Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo- lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impacts des contaminations

Marine Briand

▶ **To cite this version:**

Marine Briand. Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impacts des contaminations. Ecosystèmes. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2014. Français. NNT : 2014NCAL0055 . tel-02955519

HAL Id: tel-02955519
https://unc.hal.science/tel-02955519

Submitted on 2 Oct 2020

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

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

Université de la Nouvelle-Calédonie

Ecole Doctorale du Pacifique (ED 469)

THESE DE DOCTORAT

Discipline : Physiologie et biologie des organismes - Populations - Interactions

Présentée par Marine J. BRIAND

en vue d'obtenir le grade de Docteur de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impact des contaminations

Soutenue à Nouméa, le 30 avril 2014, devant le jury composé de :

Dr. Mireille HARMELIN-VIVIEN, CNRS - MIO, Marseille	Rapporteur
Dr. Anne LORRAIN, IRD, Nouméa	Rapporteur
Dr. François BRISCHOUX, CEBC - CNRS, Chizé	Examinateur
Dr. Laurent VIGLIOLA, IRD, Nouméa	Examinateur
Dr. Xavier BONNET, CNRS - CEBC, Chizé	Co-directeur de thèse
Pr. Yves LETOURNEUR, Université de la Nouvelle-Calédonie	Directeur de thèse
Pr. Paco BUSTAMANTE, Université de la Rochelle	Président du jury

Thèse préparée au **L**aboratoire **I**nsulaire du **V**ivant et de l'**E**nvironnement,

Equipe de Biologie et d'Ecologie Marines

Université de la Nouvelle-Calédonie

Ecole Doctorale du Pacifique (ED 469)

THESE DE DOCTORAT

Discipline : Physiologie et biologie des organismes - Populations - Interactions

Présentée par Marine J. BRIAND

en vue d'obtenir le grade de Docteur de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impact des contaminations

Photo de couverture : Matthieu Juncker

Soutenue à Nouméa, le 30 avril 2014, devant le jury composé de :

Dr. Mireille HARMELIN-VIVIEN, CNRS - MIO, Marseille	Rapporteur
Dr. Anne LORRAIN, IRD, Nouméa	Rapporteur
Dr. François BRISCHOUX, CEBC - CNRS, Chizé	Examinateur
Dr. Laurent VIGLIOLA, IRD, Nouméa	Examinateur
Dr. Xavier BONNET, CNRS - CEBC, Chizé	Co-directeur de thèse
Pr. Yves LETOURNEUR, Université de la Nouvelle-Calédonie	Directeur de thèse
Pr. Paco BUSTAMANTE, Université de la Rochelle	Président du jury

Thèse préparée au **L**aboratoire **I**nsulaire du **V**ivant et de l'**E**nvironnement,

Equipe de Biologie et d'Ecologie Marines

« A l'aube du monde, la lune dépose sa dent
sur un rocher qui émerge de l'océan des origines.
Sous l'effet de ses rayons, la dent se décompose.
Apparaissent alors les premiers êtres vivants.
Ceux qui restent sur le rocher se transforment en lézards,
ceux qui glissent dans l'eau deviennent anguilles et serpents.
De ces êtres primordiaux naît Téâ Kanaké ».

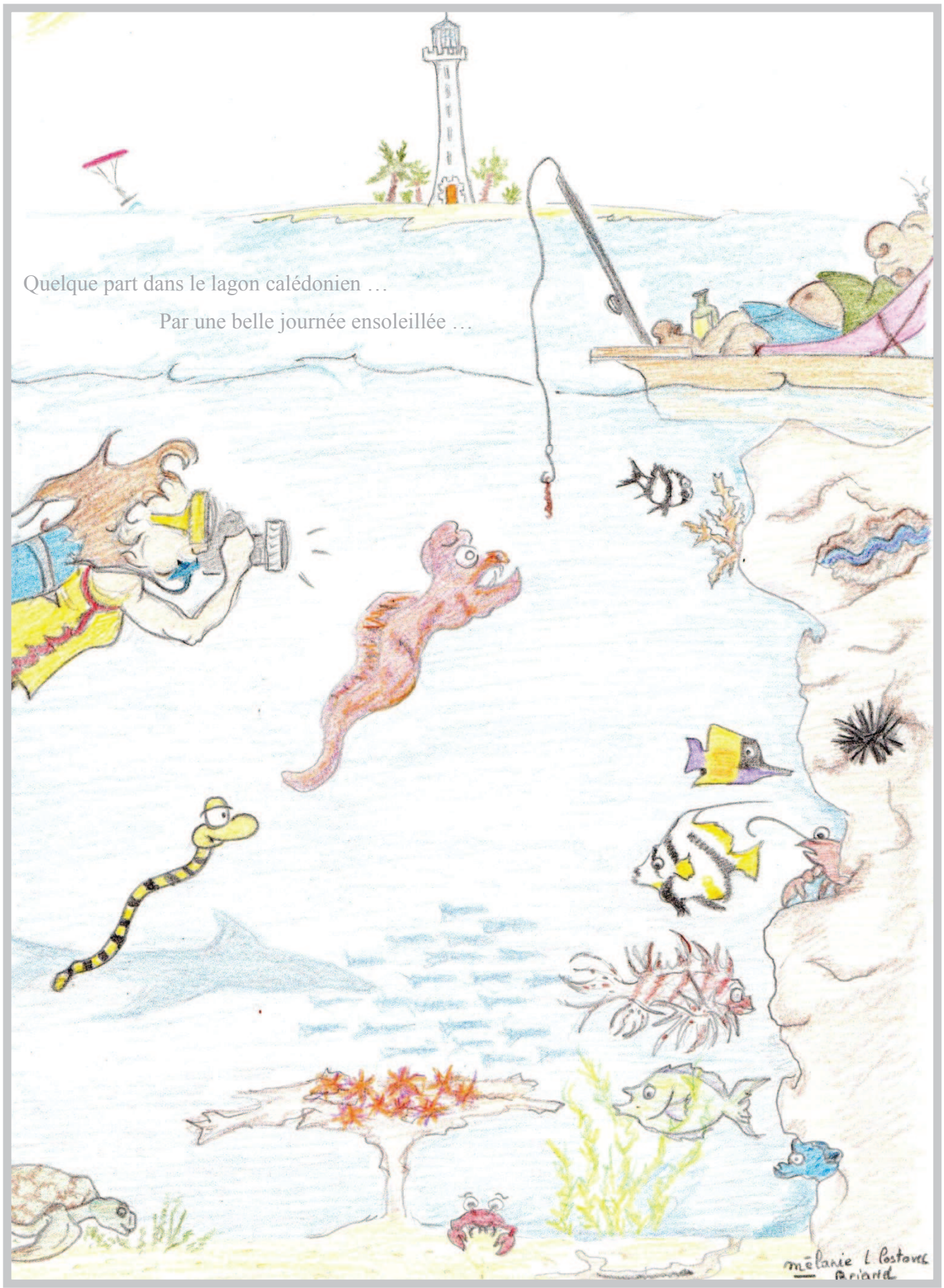
Légende kanak, le mythe fondateur
de la société kanak "Téâ kanaké" (le premier homme).

« Ce ne sont pas les choses qui troublent les hommes,
mais l'opinion qu'ils en ont » (Epictète).

Citation du document:

Briand M.J. (2014). Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impact des contaminations. Thèse de doctorat, spécialité Physiologie et biologie des organismes - Populations - Interactions. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 607 p.

Si je t'attrape, je te mange !!



Remerciements

Ces trois années de doctorat n'ont pas failli à leur réputation : un véritable marathon requérant de la persévérance, des nerfs d'acier et une bonne dose de motivation… mais quelle aventure !!!
Cette aventure, je me l'étais fixée comme objectif depuis l'enfance. Une chose est sûre, ce but n'aurait pu être ni touché du doigt, ni sur le moment de s'achever aujourd'hui, sans l'aide de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Je souhaite tout d'abord remercier mes directeurs de thèse, Yves LETOURNEUR et Xavier BONNET, qui ont contribué chacun à leur façon, mais de manière complémentaire, à enrichir cette expérience professionnelle. Yves, un grand merci pour ta disponibilité, tes conseils avisés, la confiance que tu m'as accordée dans toutes les étapes de ce travail, et pour m'avoir permis de réaliser ce projet dans des conditions optimales. Xavier, nos échanges scientifiques, nos franches rigolades, tout comme les missions de terrain avec la famille Bonnet me resteront en mémoire !

J'adresse mes remerciements à tous les membres de mon jury de thèse, qui ont accepté d'évaluer ce travail : Mireille HARMELIN-VIVIEN, Anne LORRAIN, Paco BUSTAMANTE, François BRISCHOUX et Laurent VIGLIOLA. Beaucoup d'entre vous avez contribué à son enrichissement par vos conseils avisés et vos encouragements et je vous en remercie infiniment.

Je souhaite également remercier Amid HAMIR, directeur du LIVE, ainsi que tous les membres du laboratoire pour leur accueil chaleureux. Merci à Pascal PAGAND qui a toujours été présent pour répondre à mes interrogations et m'apporter son aide.
Une pensée toute particulière pour Claire GOIRAN, ma « tantine », sans qui cette épreuve ne m'aurait pas parue si douce. Un immense merci Claire, pour tout ; ta gentillesse, ta générosité, ta bienveillance… et merci de m'avoir fait partager ton immense connaissance du caillou et de son lagon, ce bout du monde que tu aimes tant.

J'ai eu la chance au cours de différentes étapes de ce doctorat d'être épaulée par plusieurs personnes à qui je souhaite exprimer ma grande reconnaissance.
Je pense tout d'abord à l'ensemble de l'équipe de la protection du lagon (DENV, Province Sud), qui protège ce lagon merveilleux et sans qui le bon déroulement de mes missions n'aurait pas été possible ; Patrice, les Fred, les Christophe, Romain, Pételo, Michel, avec une pensée particulière pour Michou qui nous a quitté trop tôt. J'inclus également à ces remerciements Eric POTU, dont la gentillesse et la bonté ont permis de « sauver » quelques missions.
Un grand merci à tous les volontaires qui se sont proposés pour nous accompagner dans nos campagnes d'échantillonnage et qui ont fourni un travail exemplaire pour « l'amour de la science » ; Thibault, Marion, JB, Marie, Odile, Kako, Eva, Mickael, Claire, et tous les autres.

Toute ma gratitude revient également à Claude PAYRI, directrice de recherche à l'IRD, ainsi qu'à Haizea JIMENEZ, ancienne doctorante de l'IRD, pour leur aide précieuse dans l'identification de mes échantillons de macrophytes et d'invertébrés.
Merci à Pierre CRESSON, ancien doctorant du MIO à Marseille, pour sa disponibilité et ses conseils en statistiques.

Merci à Michelle KOMORNICKI, illustratrice de l'IRD, pour son travail minutieux sur la morphologie et l'anatomie des murènes.
Je remercie également mes collaborateurs Emmanuel WAFO, Gaël GUILLOU et Pierre RICHARD, pour leur implication dans les analyses de mes échantillons. Sans oublier Clément PIGOT, technicien au LIVE, dont le travail de laboratoire rigoureux m'a été d'une grande aide.

Merci à Claude. Ta gentillesse et ta bienveillance ont été pour moi un réconfort lorsque mes soirées de travail n'en finissaient pas.

Enfin, je tiens à faire part de la reconnaissance incommensurable que j'ai pour Jean-Lou JUSTINE. A la fois un mentor, un soutien sans faille et un ami. Merci à toi Jean-Lou d'avoir été l'une des pierres indispensables à l'édifice.

*P*arce que cette épopée n'aurait pu se révéler aussi fabuleuse sans être remplie de belles rencontres par ailleurs, je réserve ces derniers remerciements chaleureux à mes amis, ma famille, mes amours. A tous ceux qui font partie de ma vie, au quotidien ou de plus loin, et sans qui rien ne vaut d'être vécu.

Thank you Carol, for your kindness and all your advice.

J'ai également eu la chance de côtoyer de grands photographes avec qui je partage cette passion pour le monde sous-marin et sa mise en lumière. Merci à vous Jean-René DELEFORTERIE, Matthieu JUNCKER, Jack BERTHOMIER, et bien d'autres encore que je ne cite pas.

Tout plein de bécots à la bande de thésards et amis du caillou, Christelle, Laury, Mag, Simon, Matthieu, JB, Adrien, Thibaut, Seb, ainsi qu'à tous les autres thésards, stagiaires, patentés que j'ai rencontrés au cours de mon parcours ; Morgan, Héloïse, Manon, Jean, Baptiste, Julie, Pauline, Johan, Mohsen, et tous les autres. Vous savez par quoi je suis passée et vous comprenez ce que j'ai fait de mes journées pendant ces trois années !!
Un merci tout particulier à Thomas FAUVEL, un thésard d'exception qui m'a transmis bien volontiers ses talents de manipulateur de tricots rayés.

A mes amis, d'ici ou d'ailleurs, qui m'apportent tant ; Sandrine, Pauline, Elé, Caro, Gilles, Lolo, Sarah, Ben, Julien, Philippe, François... un big up spécial pour Eva, ma poule déjantée, indispensable à nos soirées entre nanas (« c'est ça qu'est bon ») ! A Fred et Bruno, mes premiers et mes plus fidèles amis au cours de cet épisode calédonien… et pour longtemps encore.

A ma famille, celle qui reste mon plus grand soutien depuis toujours… David, mon Loulou et bien évidemment ma *Nanou*, ma *Loutre* adorée. Comme il m'a été difficile de vivre ma passion tout en étant si loin de vous… A mes très chers parents je dédie ce travail ; vous qui avez toujours cru en moi, vous, qui m'avez donné les moyens d'atteindre mes objectifs.

Enfin, cette dernière et tendre pensée te revient… à toi… mon *Secret* du caillou, mon *Doudou* des îles, ma bouteille d'oxygène... à toi, ma plus belle rencontre… let's go for a new adventure with you…

Avant-propos

Contexte scientifique

Cette étude s'intègre dans le cadre de l'obtention du titre de Docteur en Sciences au sein de l'Ecole Doctorale du Pacifique (ED 469) de l'Université de la Nouvelle-Calédonie. Le travail a été réalisé dans son intégralité au Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE), au sein de l'équipe de Biologie et Ecologie Marines.

Plusieurs collaborations avec des laboratoires de métropole ont été entreprises, tels que le laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs - UMRi 7266) de L'Université de La Rochelle pour les analyses en contaminants métalliques (**P. Bustamante**) et les analyses isotopiques (**G. Guillou** et **P. Richard**), et également avec le laboratoire de Chimie Analytique (IMBE UMR 7263 CNRS, 237 IRD/UMR S476 UMR A1260, AMU) à Marseille pour l'analyse des polluants organiques (**E. Wafo**).
Une grande partie de la logistique des missions sur le terrain a été soutenue par la Direction de l'Environnement de la Province Sud de la Nouvelle-Calédonie (DENV) et le financement de ce projet a été possible grâce au soutien de la Fondation TOTAL.

Ce travail de recherche a bénéficié de la contribution d'étudiants en stage qui ont participé aux sorties de terrain et aux analyses en laboratoire :

- **Michael Decoux**, en Master 1 à l'Université François-Rabelais, Tours. « Validation de l'utilisation d'un prédateur comme indicateur de la biologie de ses proies : cas du couple « tricots rayés - poissons anguilliformes » en milieu lagonaire », sous la direction de X. Bonnet et F. Brischoux.
- **Mélanie Bunel**, en Master 2 à l'Université de Bretagne Occidentale, Brest. « Etude du dimorphisme sexuel et de la biologie de la reproduction de la murène *Gymnothorax chilospilus* (Bleeker, 1864) (Muraenidae) », sous la direction de Y. Letourneur et X. Bonnet.
- **Audrey Lepetit**, en Master 2 à l'Université Aix-Marseille, Centre Océanologique de Marseille. « Etude des traits d'histoire de vie de *Gymnothorax chilospilus* (Bleeker, 1864) (Anguilliforme, Muraenidae) par otolithométrie », sous la direction de Y. Letourneur et L. Vigliola.

Plusieurs valorisations sous la forme d'articles scientifiques et de communications lors de congrès ont été réalisées au cours de ces trois années de thèse, et n'apparaissent pas dans ce manuscrit présenté sous un format « classique » :

Articles :

Briand M.J., Letourneur Y., Bonnet X., Wafo E., Fauvel T., Brischoux F., Guillou G., Bustamante P., **2014**. Spatial variability of metallic and organic contamination of anguilliform fish in New Caledonia. *Environmental Science and Pollution Research,* 21: 4576-4591.

Bonnet X., **Briand M.J.**, Brischoux F., Letourneur Y., Fauvel T., Bustamante P., **2014**. Anguilliform fish reveal large scale contamination by mine trace elements in the coral reefs of New Caledonia. *Science of the Total Environment*, 470-471: 876-882.

Communications dans des congrès internationaux :

Briand M.J, Letourneur Y., Bonnet X., Guillou G. Trophic networks involving Anguilliform fish in New Caledonian coral reefs: insight from stable isotope analysis. *12th International Coral Reef Symposium, Okinawa, 9-13 Juin 2013* (Présentation orale).

Briand M.J, Letourneur Y., Goiran C., Guillou G. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of organic matter sources in New Caledonia. *12th International Coral Reef Symposium, Cairns, 9-13 Juillet 2012* (Poster).

Briand M.J, Letourneur Y., Bonnet X. Anguilliform fish and New Caledonia coral ecology. *International Symposium: Human Well-being and the Marine Environment in the Pacific Islands, Okinawa, 17 – 18 Mai 2012* (Présentation orale).

Communications aux Doctoriales de l'UNC :

Briand M.J. Place des poissons anguilliformes dans les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie: rôle trophique et contamination. *Doctoriales, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 8-9 Octobre 2012* (Présentation orale).

Briand M.J. Place des poissons anguilliformes dans les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie: rôle trophique et contamination. *Doctoriales, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 13-14 Octobre 2011* (Poster).

Ecarts aux principes taxonomiques

Afin d'en simplifier la compréhension, plusieurs taxons seront nommés selon leur appellation « commune » et non selon leur dénomination taxonomique prescrite par les classifications actuelles (Lecointre et Le Guyader 2001). Ainsi :

- le terme de « **macrophytes »** sera utilisé pour parler de l'ensemble des plantes aquatiques macroscopiques, visibles à l'œil nu.
- le terme de « **macroalgues** » (groupe polyphylétique) sera employé ici dans son sens morphologique (macroscopiques, multicellulaires et benthiques). Les trois principaux phylums seront désignés sous les termes employés par la classification suivie par *Algaebase* (principale base de données sur les « algues ») ; les **Chlorophytes** (« algues vertes »), les **Rhodophytes** (« algues rouges ») et les **Ochrophytes** (« algues brunes »). Ces termes sont comparables à ceux de Chlorobiontes, Rhodobiontes et Hétérochontes respectivement, proposés par Lecointre et Le Guyader 2001 ;
- le terme de « poissons » (groupe paraphylétique) sera utilisé ici à la place de Téléostéens (Lecointre et Le Guyader 2001) ;
- le terme « invertébrés » (groupe paraphylétique) regroupera les différents taxons dépourvus de colonne vertébrale, parmi lesquels le terme de « polychètes » (groupe paraphylétique) regroupera une partie du taxon des annélides (Struck *et al.* 2011).

Sommaire abrégé

INTRODUCTION GENERALE **1**

CHAPITRE I - CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE..... 9

CHAPITRE II - MATERIELS ET METHODES 71

CHAPITRE III - LES SOURCES DE MATIERE ORGANIQUE : producteurs primaires et réservoirs de stockage 113

CHAPITRE IV - LES CONSOMMATEURS RECIFAUX : Invertébrés et poissons du lagon 181

CHAPITRE V - LES POISSONS ANGUILLIFORMES : positionnement trophique et contamination..... 261

CHAPITRE VI - Architecture des réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes..... 335

CHAPITRE VII - Contamination des écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens 387

CONCLUSION GENERALE et PERSPECTIVES **433**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 443

LISTE DES FIGURES et DES TABLEAUX 499

ANNEXES..... 515

Sommaire détaillé

INTRODUCTION GENERALE **1**

CHAPITRE I - CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE **9**

I-1 ZONE D'ETUDE : La Nouvelle-Calédonie 10

I-1.1 Description générale 10

I-1.1.a La situation géographique et géomorphologique 10

I-1.1.b L'origine géologique 12

I-1.1.c Les caractéristiques climatiques et courantologiques 12

I-1.2 Contexte environnemental 16

I-1.2.a Le statut politique et démographique 16

I-1.2.b La situation économique 17

I-1.3 Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie 24

I-1.3.a La diversité des complexes récifo-lagonaires néo-calédoniens 24

I-1.3.b Les communautés récifales et l'ichtyofaune de Nouvelle-Calédonie 26

I-1.3.c Ecosystèmes menacés 30

I-2 MODELES D'ETUDE : les poissons anguilliformes 35

I-2.1 Présentation des poissons anguilliformes 35

I-2.1.a Les murènes (Muraenidae) 35

I-2.1.b Les congres (Congridae) 44

I-2.1.c Les poissons-serpents (Ophichthidae) 47

I-2.2 Pourquoi ce modèle d'étude ? 50

I-2.3 Portrait des espèces étudiées 51

I-2.3.a Gymnothorax chilospilus 52

I-2.3.b Conger spp. 55

I-2.3.c Les autres espèces modèles 57

I-3 OBJECTIFS DE L'ETUDE 63

CHAPITRE II - MATERIELS ET METHODES **71**

II-1 SITES D'ETUDE 72

II-1.1 Le lagon Sud 72

II-1.1.a Le « Grand Nouméa » 73

II-1.1.b Le « Grand Lagon Sud » 74

II-1.2 Plan d'échantillonnage 75

II-2 ECHANTILLONNAGE 79
II-2.1 Le suivi des communautés ichtyologiques cryptiques 79
II-2.1.a Des méthodes traditionnelles inadéquates 79
II-2.1.b Stratégie « tricots rayés » 81
II-2.1.c Système serpent-anguilliforme 83
II-2.2 Le protocole d'échantillonnage 86
II-2.2.a Récolte et préparation des poissons 86
II-2.2.b Prélèvement et préparation de l'eau et du sédiment 89
II-2.2.c Collecte et préparation des producteurs primaires et des invertébrés 91
II-3 PREPARATION DES ECHANTILLONS ET TECHNIQUES D'ANALYSE 92
II-3.1 Les outils des études trophiques 92
II-3.1.a Analyse des contenus stomacaux 93
II-3.1.b Analyses isotopiques 94
II-3.2 Analyses des contaminants 102
II-3.2.a Analyses des éléments traces 102
II-3.2.b Analyses des polluants organiques 104
II-4 EXPLOITATION DES DONNEES 105
II-4.1 Traitement des données des contenus stomacaux 106
II-4.2 Traitement des données isotopiques 106
II-4.2.a Calcul du niveau trophique 106
II-4.2.b Modèles de mélange 107
II-4.2.c Estimation des niches isotopiques 108
II-4.2.d Analyses statistiques 110
II-4.3 Traitement des données contaminants 110
II-4.3.a Calcul des indices de contamination 110
II-4.3.b Calcul du facteur d'amplification trophique 111
II-4.3.c Analyses statistiques 112

CHAPITRE III - LES SOURCES DE MATIERE ORGANIQUE : producteurs primaires et réservoirs de stockage **113**
III-1 INTRODUCTION 114
III-2 ECHANTILLONNAGE 122
III-2.1 Les sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie 122
III-2.2 Les sources des réseaux trophiques récifo-lagonaires 124
III-3 RESULTATS 126
III-3.1 Les principales sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie 126

III-3.1.a Description générale de la composition isotopique 126
III-3.1.b Contribution des apports dans les réservoirs de matière organique 130
III-3.2 Détermination des sources au sein des réseaux trophiques récifo-lagonaires 132
III-3.2.a Caractérisation des signatures isotopiques en carbone et en azote 132
III-3.2.b Variabilité spatio-temporelle 140
III-3.3 Contamination par les éléments traces 148
III-3.3.a Accumulation différentielle par les sources 148
III-3.2.b Variabilité spatio-temporelle 151
III-4 DISCUSSION 157
III-4.1 Les sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie 157
III-4.1.a Diversité de la nature et de l'origine des sources 157
III-4.1.b Influence des apports de MO sur la composition isotopique des réservoirs .. 158
III-4.2 Les sources à la base des réseaux trophiques récifo-lagonaires 162
III-4.2.a Les macrophytes : détermination de l'origine de leur signature isotopique .. 162
III-4.2.b Comparaison des sources : composition et intégration 167
III-4.2.c Variabilité spatiale et temporelle des sources de MO 170
III-4.3 Contamination des sources de matière organique par les éléments traces 175

CHAPITRE IV - LES CONSOMMATEURS RECIFAUX : Invertébrés et poissons du lagon **181**
IV-1 INTRODUCTION 182
IV-2 ECHANTILLONNAGE 186
IV-2.1 Les invertébrés récifaux 186
IV-2.2 Les poissons récifaux 189
IV-3 RESULTATS 192
IV-3.1 Caractérisation trophique des invertébrés récifaux 192
IV-3.1.a Signatures isotopiques et groupes trophiques 192
IV-3.1.b Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques 202
IV-3.2 Caractérisation trophique des poissons récifaux 206
IV-3.2.a Signatures isotopiques et groupes trophiques 206
IV-3.2.b Variabilité spatiale des signatures isotopiques 213
IV-3.3 Contamination par les éléments traces des invertébrés 214
IV-3.3.a Concentrations en éléments traces mesurées 214
IV-2.3.b Variabilité spatio-temporelle 222
IV-4 DISCUSSION 226
IV-4.1 La diversité et la complexité des relations trophiques chez les consommateurs ... 226

IV-4.1.a Intérêts de l'approche trophique 226
IV-4.1.b Intérêts de l'approche taxonomique 228
IV-4.1.c Apports des isotopes stables: réévaluation des groupes trophiques 231
IV-4.2 Structure trophique des communautés faunistiques récifales 233
IV-4.2.a Utilisation des ressources trophiques par les consommateurs récifaux 233
IV-4.2.b Régimes alimentaires des invertébrés 236
IV-4.2.c Régimes alimentaires des poissons 243
IV-4.3 Variabilité spatiale et temporelle des relations trophiques 249
IV-4.3.a Des schémas spatiaux complexes 249
IV-4.3.b Une influence mineure de la saison 252
IV-4.4 Accumulation des éléments traces par les invertébrés 253
IV-4.4.a Description du processus de bioaccumulation 253
IV-4.4.b Des indices de bioamplification 256
IV-4.4.c Influence du site et de la saison 256

CHAPITRE V - LES POISSONS ANGUILLIFORMES : positionnement trophique et contamination **261**
V-1 INTRODUCTION 262
V-2 ECHANTILLONNAGE 264
V-3 RESULTATS 271
V-3.1 Composition du régime alimentaire 271
V-3.1.a Identification des contenus stomacaux 271
V-3.1.b Signatures isotopiques des contenus stomacaux 277
V-3.1.c Contribution des proies au régime alimentaire des poissons anguilliformes 281
V-3.2 Caractérisation isotopique des anguilliformes 287
V-3.2.a Signatures isotopiques en carbone et en azote 287
V-3.2.b Modèles de mélange 292
V-3.2.c Relations entre taille, $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ 295
V-3.2.d Variabilité spatio-temporelle des signatures 289
V-3.3 Contamination des poissons anguilliformes 300
V-3.3.a Concentration des éléments traces et des POPs 300
V-3.3.b Variabilité spatio-temporelle 301
V-3.3.c Influence de la taille, de la position trophique et du contenu en lipides sur le niveau de contamination 307
V-4 DISCUSSION 309
V-4.1 Caractéristiques des poissons anguilliformes étudiés 309

V-4.2 Rôle trophique des poissons anguilliformes 311
V-4.2.a Détermination de leurs habitudes alimentaires 311
V-4.2.b Intérêts de l'approche combinée des deux méthodes 314
V-4.2.c Place des anguilliformes au sein des réseaux trophiques 320
V-4.2.d Variabilité du statut trophique et influence de différents paramètres 323
V-4.3 Contamination des poissons anguilliformes 327
V-4.3.a Niveaux de contamination et variabilité spatiale des éléments traces 328
V-4.3.b Niveaux de contamination et variabilité spatiale des polluants organiques (POPs) 330
V-4.3.c Influence des paramètres biologiques sur le niveau de contamination 332

CHAPITRE VI - Architecture des réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes 335
VI-1 Reconstruction et architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires 336
VI-1.1 Caractéristiques des différents compartiments 336
VI-1.2 Voies de transfert de la matière organique 344
VI-1.3 Niveaux trophiques et longueur des réseaux trophiques 351
VI-2 Variabilité spatiale et temporelle des réseaux trophiques 359
VI-2.1 Variations en fonction du site 359
VI-2.2 Fluctuations en fonction de la saison 367
VI-3 Place des poissons anguilliformes au sein des écosystèmes récifo-lagonaires 371
VI-3.1 Statut trophique des différentes espèces 371
VI-3.2 Rôle des anguilliformes dans les écosystèmes coralliens 380

CHAPITRE VII - Contamination des écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens 387
VII-1 Niveaux de contamination des différents compartiments composant les réseaux trophiques 388
VII-1.1 Le réservoir sédimentaire 388
VII-1.2 Les producteurs primaires 393
VII-1.3 Les invertébrés récifaux 394
VII-1.4 Les poissons anguilliformes 400
VII-2 Intégration et cheminement des contaminants au sein des réseaux trophiques 407
VII-2.1 Profil de contamination des éléments traces « miniers » 407
VII-2.1 Profil de contamination des autres éléments traces 412
VII-2.3 Caractérisation de la contamination dans les réseaux trophiques 417
VII-3 Variabilité spatio-temporelle de la contamination 427

VII-3.1 Variations en fonction du site 427
VII-3.2 Fluctuations en fonction de la saison 432

CONCLUSION GENERALE et PERSPECTIVES 433

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 443
LISTE DES FIGURES et DES TABLEAUX 499
ANNEXES 515

Introduction générale

Un écosystème est un système complexe dans lequel ont lieu des interactions entre des espèces, et entre celles-ci et leur milieu (Frontier et Pichod-Viale 1993). Ce système comprend entre autres des réseaux trophiques, représentant l'ensemble des chaînes alimentaires et impliquant des organismes (dont la taille peut varier de la fraction du micron à plusieurs mètres) caractérisés par des traits d'histoire de vie et des stratégies démographiques et alimentaires variées (Frontier 1999). De façon très simplifiée, l'architecture des chaînes alimentaires linéaires est bâtie selon une structure pyramidale composée à sa base d'organismes producteurs primaires de niveau trophique I (autotrophes), consommés par des consommateurs primaires de niveau II (herbivores), eux-mêmes mangés par les consommateurs secondaires de niveau trophique III (carnivores) et encore au-delà pour les plus longues chaînes alimentaires. Sauf exception, plus le niveau trophique est élevé, plus la biomasse des organismes est faible. Les réseaux trophiques quant à eux, traversés par ces flux de matière et d'énergie en circulation, révèlent généralement des interactions trophiques très diversifiées et complexes (organismes détritivores, omnivores, décomposeurs, *etc.*). Ces interactions aux équilibres dynamiques peuvent être directes ou indirectes, simultanées ou retardées, et présentant des réponses aux fluctuations de l'environnement souvent non linéaires (Frontier 1999).

La compréhension de ces processus écologiques qui régissent la structure et le fonctionnement des communautés est fondamentale pour tenter d'assurer la préservation et la gestion durable des écosystèmes. L'étude des communautés s'est traditionnellement développée autour de la théorie de la niche, selon laquelle les espèces ont des exigences écologiques (Grinnell 1917 ; Hutchinson 1957) et des fonctions écologiques (Elton 1927) qui leur sont propres. L'environnement joue un rôle important dans la distribution des organismes, c'est pourquoi la caractérisation du milieu et de son rôle représente un objectif majeur en écologie (Begon *et al.* 1996). Cependant, les conséquences des perturbations subies par les écosystèmes dépendent fortement de leurs capacités de résistance et de résilience. En effet, la théorie de « l'Habitat Templet » (Southwood 1977, 1988) prédit que les conditions environnementales sélectionnent des stratégies d'histoires de vie (traits biologiques par exemple) adaptées à la survie des individus et à la transmission de leurs gènes, et par conséquent à la pérennisation des espèces. Dans ce contexte, une des principales tâches

actuelles des écologues est de mesurer et de prévoir les effets des changements de l'environnement (Keough et Quinn 1991).

Les écosystèmes marins, et notamment côtiers, subissent d'importantes perturbations naturelles (cyclones, maladies, espèces invasives, Hughes et Connell 1999) et anthropiques (dégradations et pertes d'habitats, surexploitation par l'activité de pêche, pollution de l'eau, introduction d'espèces exotiques, réchauffement climatique, Gray 1997). Dans le contexte socio-économique actuel, caractérisé par l'intensification de l'urbanisation et de l'industrialisation, mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes côtiers et gérer de façon rationnelle les ressources vivantes marines est devenu une priorité. L'étude du transfert de la matière organique aux interfaces continent-océan constitue en conséquence l'un des problèmes majeurs posés aux écologues.

Les interrogations récentes sur le fonctionnement et l'état de santé des écosystèmes de la planète ont conduit à l'adoption de conventions internationales visant à la préservation, la gestion et l'utilisation durable des ressources naturelles. La Convention sur la Diversité Biologique de Rio de Janeiro en 1992 définit la diversité biologique comme « la variabilité des organismes vivants de toutes origines incluant, *inter alia*, les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques autres et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela inclut la diversité au sein des espèces, entre les espèces et entre les écosystèmes ». Cette définition reconnaît ainsi deux composantes de la diversité biologique qui nécessitent d'être protégées (Frid et Hall 2001) : la première est la richesse biologique, elle-même divisée en trois niveaux qui sont la diversité au sein et entre les écosystèmes et les habitats, la diversité des espèces et la variation génétique au sein d'une espèce. La seconde concerne le fonctionnement écologique des systèmes. Elle intègre aussi l'idée de la gestion saine et de l'utilisation durable des ressources naturelles (Stork 1994). L'OSPAR (Commission OSlo-PARis, 1992) exige de ses états membres, dont la France, la mise en œuvre de mesures d'acquisition de connaissances scientifiques et de surveillance ; leur but est de déterminer l'état de santé des écosystèmes et de promouvoir des mesures de préservation et de gestion dans un objectif de développement durable. En 1995, le mandat de Jakarta sur la Diversité Biologique Marine et Côtière définit l'approche écosystémique comme « l'application de méthodologies scientifiques focalisées sur les niveaux d'organisation biologique qui comprennent les structures essentielles, les processus, les fonctions et les interactions entre les organismes et leur environnement. Elle reconnaît que les humains, avec leur diversité culturelle, sont une composante intégrale de nombreux écosystèmes ».

Les écosystèmes côtiers, des zones prioritaires

Les écosystèmes côtiers, situés entre 0 et 200 m de profondeur, ne représentent que 7 % de l'océan global mais sont pourtant d'une grande importance pour les cycles biogéochimiques marins (Gattuso *et al.* 1998). Ils sont caractérisés par une forte complexité de leurs réseaux trophiques, où les producteurs primaires sont nombreux et diversifiés et où tous les types de consommateurs sont représentés. Constituant des zones de transition entre les milieux terrestres et océaniques, ces écosystèmes peuvent être soumis à des apports significatifs d'eau douce, de nutriments et de matière organique particulaire et dissoute d'origine continentale (Gazeau *et al.* 2004 ; Bode *et al.* 2006).

Les sources potentielles de matière organique à la base des réseaux trophiques des écosystèmes côtiers marins sont donc multiples (Mann 1982, 1988). Ces sources se distinguent par leur nature (organismes vivants ou formes détritiques) et par leur provenance (production *in situ* ou apports allochtones), et sont caractérisées par une importante variabilité spatiale et temporelle (blooms phytoplanctoniques saisonniers, crues, apports continentaux variables). La production phytoplanctonique est généralement la principale source de carbone organique des zones côtières, mais la production benthique locale représente également un contributeur non négligeable des réservoirs de matière organique, tout comme les apports de matière terrestre issus des fleuves côtiers (Riera et Richard 1996 ; Darnaude *et al.* 2004b). Le caractère détritique de la matière organique apportée au milieu marin par les fleuves, et la variabilité de ces apports, rendent complexe la détermination de leur origine et l'estimation de la part de leur contribution à la production secondaire.

Plusieurs travaux réalisés tant en milieu tempéré qu'en milieu tropical ont montré l'importance des apports terrigènes sur la dynamique des eaux côtières (Darnaude *et al.* 2004a, b ; Banaru *et al.* 2005, 2007 ; Banaru et Harmelin-Viven 2009 ; Letourneur *et al.* 2013). Leur influence est d'ailleurs particulièrement importante dans les zones oligotrophes telles que les récifs coralliens. Ceci se traduit notamment par un enrichissement des eaux en éléments nutritifs (carbone, azote) véhiculés par le ruissellement et les rivières, ce qui permet ou facilite le développement des communautés planctoniques dans les zones côtières et à proximité de celles-ci. Le bénéfice que tirent les communautés benthiques de ces apports organiques d'origine terrigène, dont une partie importante sédimente sur les fonds marins, a été souligné (Peterson *et al.* 1985). Le cas des systèmes benthiques marins est particulièrement intéressant du fait de la complexité de la structure des communautés issue

des interactions multiples entre les facteurs physiques et biologiques, la compétition entre espèces et les phénomènes de prédation et de recrutement (Menge et Sutherland, 1987).

De nombreuses études ont mis en avant l'intérêt de l'utilisation des isotopes stables, notamment ceux de carbone et d'azote, pour évaluer la structure et la dynamique des communautés écologiques (Peterson et Fry 1987 ; Kling *et al.* 1992 ; France 1995 ; Vander Zanden *et al.* 1999 ; Post *et al.* 2000). Cette méthode a été étendue à l'étude de divers écosystèmes, tels que les lacs (Vander Zanden *et al.* 1999 ; Post *et al.* 2000) ou les zones estuariennes (Odum et de la Cruz 1967 ; Peterson et Fry 1987), et s'est révélée particulièrement efficace dans des écosystèmes marins côtiers sous influence continentale (Riera 1995 ; Deegan et Garritt 1997 ; Riera et Richard 1997 ; Lee 2000). En effet, l'approche isotopique est utilisée, entre autres, pour distinguer l'origine de la matière organique dans les réseaux trophiques (Peterson 1999). Le développement de cette technique a permis à la fois des avancées significatives sur la compréhension des processus en jeu dans le fonctionnement des écosystèmes, mais a également permis d'examiner des concepts plus anciens, notamment ceux qui sont basés sur des observations classiques telles que l'analyse des contenus stomacaux. Certains auteurs ont analysé l'origine de la matière organique particulaire contenue dans l'eau marine (Brock 1999) ou le sédiment (Buscail *et al*. 1995 ; Augley *et al*. 2007), déterminé les signatures isotopiques des macrophytes (Cooper et McRoy 1988 ; Bricout *et al*. 1990), des invertébrés pélagiques (Bouillon *et al*. 2000) ou benthiques (Couch 1989) et des poissons (Badalamenti *et al.* 2002 ; Darnaude *et al*. 2004b ; Carlier *et al*. 2007).

Par leur proximité avec le compartiment terrestre, les écosystèmes côtiers sont également fortement influencés par les activités humaines. Certaines d'entre elles sont particulièrement visibles et affectent directement ces écosystèmes, telles que la surpêche ou l'urbanisation. D'autres pressions peuvent avoir lieu à distance (déboisement des terres, agriculture, élevage intensif et urbanisation du littoral mal planifiée) et affecter indirectement les zones côtières en augmentant par exemple la sédimentation et les apports de matières organiques dans leurs eaux.

Les récifs coralliens, des écosystèmes menacés

Les récifs coralliens recouvrent une superficie de 250 000 km², soit 15 % des littoraux mondiaux (Smith 1978) et moins de 0,1 % des environnements marins. Ces écosystèmes accueillent pourtant 25 % des espèces marines (Myers *et al.* 2000 ; Bellwood et Hughes 2001 ; Roberts *et al.* 2002). La structure complexe du récif abrite une myriade d'espèces, dont environ un quart des poissons marins (soit 4 000 espèces) ainsi qu'une grande diversité d'invertébrés et de macrophytes. Ils constituent donc avec la forêt tropicale l'un des écosystèmes les plus riches et les plus productifs de la planète.

Outre le fait de constituer un habitat essentiel à de nombreux organismes, les récifs coralliens fournissent également des services écosystémiques dont sont tributaires des millions de personnes (Burke *et al.* 2011). Ils sont à la base du développement économique d'une centaine de pays dans le monde et plus de 500 millions d'individus en dépendent pour s'alimenter et vivre de la pêche dans leurs eaux (39 % à 90 % des apports en protéines animales dans le Pacifique, Salvat 1992 ; Dalzell 1996). Ils constituent également une protection côtière naturelle, peuvent être utilisés comme matériel de construction et favorisent le tourisme. Près de 30 millions de personnes sont quasiment totalement dépendantes des récifs, dont les populations insulaires vivant sur une faible portion de récifs (Zakai et Chadwick-Furman 2002 ; Jobbins 2006 ; Wilkinson 2006, 2008). Des récifs en bonne santé sont potentiellement capables de générer des biens représentant plus de 300 milliards d'euros par an (Côté et Reynolds 2006).

Protéger les récifs coralliens est devenu un enjeu crucial, d'autant que ces écosystèmes font face à une crise profonde (Linden et Sporrong 1999 ; Bousquet *et al*. 2000 ; Levitus *et al.* 2000 ; McClanahan 2002 ; Pandolfi *et al.* 2003 ; Wilkinson 2006). Depuis 1950, 19 % des récifs coralliens ont été détruits. Parmi les récifs encore présents, 15 % sont dans un état critique (possible perte dans les prochaines 10 à 20 années), 20 % sont sérieusement menacés (destruction prévisible dans les 20 à 40 ans) et seulement 46 % sont considérés comme étant en bon état et préservés d'une menace immédiate de destruction (Wilkinson 2008). Un rapport récent alerte notamment sur la possibilité d'un effondrement des écosystèmes récifaux à court terme à travers le monde, avec près de 75 % des récifs coralliens exposés à un niveau de menace très élevé, voire critique d'ici 2050 (Burke *et al.* 2011).

Même si ces écosystèmes ont un fort potentiel de résilience face à des perturbations de faible niveau, ils sont confrontés à une grande variété de menaces qui ne cessent de s'intensifier. Les communautés récifales sont soumises à de nombreuses perturbations naturelles, comme les cyclones, les crises dystrophiques, la mortalité massive d'espèces clés ou les proliférations de prédateurs. Elles subissent également des pressions anthropiques de plus en plus intenses, se manifestant à l'échelle mondiale telles que la menace globale du changement climatique engendrant stress thermique et acidification des eaux, et à une échelle plus localisée telles que la surpêche, l'urbanisation du littoral, la déforestation, les rejets agricoles et le trafic maritime (Bird *et al*. 1984 ; Richer de Forges et Garrigue 1997 ; Chevillon 1997 ; Richer de Forges 1998 ; Hughes *et al*. 2003 ; Clavier *et al.* 2005). Parmi les perturbations liées à l'activité humaine, la surpêche constitue la menace la plus immédiate et la plus pernicieuse, affectant plus de 55 % des récifs coralliens de la planète (Burke *et al.* 2011). Des formes de pêche destructrice (l'utilisation d'explosifs et de poisons pour tuer ou capturer les poissons) sont par exemple encore courantes à travers toute l'Asie du Sud-est, ainsi que dans de nombreuses parties du Pacifique Ouest et de l'Afrique de l'Est (Burke *et al.* 2011). L'urbanisation du littoral et la pollution des bassins versants par les sédiments, engrais, pesticides et autres ruissellements contaminés d'origine terrestre sont deux types de menaces pesant chacune sur environ 25 % des récifs, dont 10 % à un niveau élevé (Burke *et al.* 2011). La plus grande proportion de récifs menacés par le développement côtier se trouve en Asie du Sud-est où la forte densité des populations côtières des petites îles menace au moins un tiers des récifs de la région. Les déchets solides, la matière organique, les toxines et les dégâts causés par les navires (dommages mécaniques) sont largement répandus et menacent environ 10 % des récifs (dont 1 % seulement à un niveau élevé). Cette pression, exercée tout autour du globe, se concentre sur les ports et reste forte dans les couloirs maritimes. L'Atlantique, le Moyen-Orient et l'Australie sont les régions les plus menacées.

La majorité des récifs coralliens sont donc soumis aux perturbations liées aux activités humaines : plus de 60 % d'entre eux sont sous menaces immédiates et directes d'au moins une source locale. La région Pacifique, dont environ la moitié des récifs est menacée, affiche la plus grande augmentation des risques au vu de son évolution depuis 1998. L'Asie du Sud-est est particulièrement affectée par les menaces locales avec 95 % de ses récifs menacés, alors que les récifs d'Australie sont les plus protégés (Burke *et al.* 2011).

Recouvrant près de la moitié du globe, l'océan Pacifique abrite un peu plus du quart des récifs coralliens (près de 66 000 km²). Environ 7,5 millions de personnes vivent sur la

côte à moins de 30 km d'un récif corallien, soit 50 % de la population totale régionale. Dans la région Pacifique au sens large, les pressions sur les ressources côtières sont relativement faibles, toutefois près de 50 % des récifs sont actuellement considérés comme menacés, et 20 % le sont à un niveau élevé ou très élevé (Burke *et al.* 2011). La surpêche et les rejets d'origine terrestre sont les deux menaces dominantes, même si le développement côtier exerce également une pression majeure dans certaines zones. Les récifs des atolls les plus isolés des archipels de Polynésie française, des États fédérés de Micronésie, d'Hawaï (États-Unis) et des îles Marshall subissent le plus faible niveau de menaces. En revanche, dans ces mêmes pays ou territoires, les menaces pesant sur les récifs situés autour des îles plus développées sont d'un niveau élevé (Burke *et al.* 2011).

Projet d'étude sur les récifs de la Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie, quatrième plus grande île du Pacifique, est l'un des hauts lieux mondiaux de la biodiversité. Son domaine marin récifal est exceptionnel pour plusieurs raisons. D'abord de par son étendue, puisqu'avec 1 600 km de récifs linéaires, la Nouvelle-Calédonie possède la deuxième plus grande barrière récifale du monde. Mais également de par sa position géographique stratégique proche du cœur de diversité maximale (« Coral Triangle », Indonésie, Malaisie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Philippines, îles Salomon). Ce « point chaud » de biodiversité marine est un terrain de recherche unique. Mais cet archipel est aussi soumis à des pressions et menaces localisées à proximité des centres urbains et au droit des exploitations minières (Wilkinson 2004). En raison de l'activité minière intensive, de la mauvaise gestion des eaux usées, de l'urbanisation et de l'industrialisation, de grandes quantités de métaux et de contaminants organiques (polluants organiques persistants ou « POPs ») atteignent les zones côtières. Étonnamment, les évaluations globales de ces contaminations sur les récifs coralliens du Pacifique Sud-ouest sont encore rares et très localisées, étant presque toutes concentrées en Australie (Queensland). Il est donc essentiel d'étudier la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie, d'évaluer les niveaux de contamination à grande échelle spatiale, et d'examiner la possible relation entre eux (l'impact des contaminants sur les organismes). L'hypothèse dominante est que, pour l'essentiel, la contamination « suit » le réseau trophique. Il est important d'étudier le couplage entre l'architecture du réseau trophique et le cheminement des contaminants (organiques ou métalliques), *via* l'utilisation d'outils performants tels que les isotopes stables.

Il est impossible d'étudier l'ensemble des espèces vivant dans des écosystèmes complexes comme les récifs coralliens. L'une des approches les plus efficaces et les plus pertinentes consiste à les étudier à travers quelques espèces clés. Les grands prédateurs, à longue espérance de vie et situés au sommet de chaînes trophiques, sont considérés comme étant des indicateurs utiles dans une telle démarche (Hindell *et al.* 2003 ; Burger 2006). En effet, ils intègrent le fonctionnement des niveaux trophiques sous-jacents et sont potentiellement soumis à la bioaccumulation (des éléments traces et des polluants organiques persistants -POPs - Tanabe 2002). Mais l'importance des grands prédateurs ne se limite pas à leur utilité de fournir des informations sur l'écotoxicité des contaminants présents dans le milieu. Etant sensibles à l'altération de l'habitat et à la pollution de l'environnement (Sergio *et al.* 2006), leur éventuel déclin peut avoir de profonds effets en cascade sur les écosystèmes. Les grands prédateurs exercent donc un rôle fondamental de régulation et ils favorisent la résilience des écosystèmes (Heithaus *et al.* 2008).

Ce projet de thèse a donc pour objectif principal de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie, 1) en identifiant les voies par lesquelles la matière organique chemine dans les réseaux trophiques aboutissant à des prédateurs ciblés de ces milieux et 2) en déterminant si divers contaminants (éléments traces et polluants organiques) suivent ou non le cheminement des réseaux trophiques en s'accumulant dans les organismes qui les composent, tels que ces prédateurs. Les modèles biologiques retenus pour cette étude représentent un ensemble de prédateurs largement méconnus : les poissons anguilliformes (essentiellement les murènes, les congres et les poissons-serpents). Il s'agira d'appréhender le rôle que jouent ces poissons dans le fonctionnement de l'écosystème corallien néo-calédonien, en explorant notamment les interactions existantes entre les différentes populations d'anguilliformes et en examinant leur manière d'exploiter les différents habitats récifaux (récifs frangeants, fonds meubles, récifs barrières).

CHAPITRE I

CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE

(Photo : Jean-Paul Mugnier)

I-1 ZONE D'ETUDE : LA NOUVELLE-CALEDONIE

I-1.1 Description générale

I-1.1.a La situation géographique et géomorphologique

La Nouvelle-Calédonie est composée d'un ensemble d'îles et d'archipels de l'Océan Pacifique Sud-Ouest en Mélanésie (21°30′S, 165°30′E). Situé en mer de Corail, à approximativement 1 400 km à l'est de l'Australie et 1800 km au nord-est de la Nouvelle-Zélande, le territoire est bordé par les îles Salomon au nord, le Vanuatu au nord-est et les îles Fidji à l'est (Fig. 1.1). D'une superficie de 18 575 km² (Bonvallot *et al.* 2012) et bordée d'environ 3 400 km de côtes, la Nouvelle-Calédonie est la quatrième plus grande île du Pacifique Sud après la Papouasie Nouvelle-Guinée et les deux îles de Nouvelle-Zélande. Trois grands ensembles composent l'archipel : la Grande Terre et son complexe récifo-lagonaire, les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré) et leurs dépendances, ainsi que le complexe récifo-lagonaire de Chesterfield-Bellona et de Lansdowne-Fairway (Fig. 1.1).

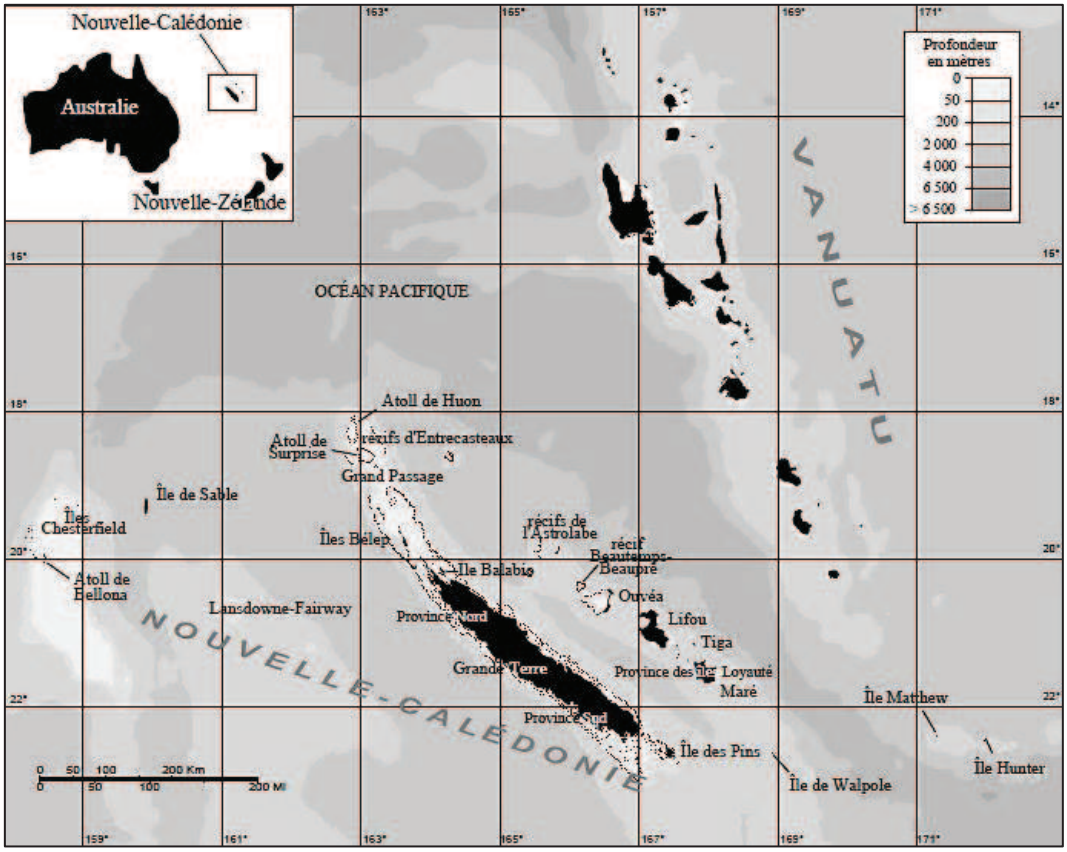


Figure 1.1 : Localisation géographique de la Nouvelle-Calédonie *(O. Château, fond de carte IFRECOR)*.

La Grande Terre constitue l'île principale. Elle s'étire sur plus de 400 km de long selon un axe sud-est/nord-ouest (entre 20° et 22°30'S), avoisine les 50 à 70 km de large et dispose d'un espace lagonaire qui s'étend sur près de 800 km du nord au sud. Elle est traversée par une chaîne montagneuse dont certains sommets culminent à plus de 1 600 m (ISEE 2012). Ce massif dissymétrique sépare la Grande Terre en deux régions ayant des caractéristiques différentes : la côte occidentale (sous les vents dominants) est caractérisée par de larges plaines, tandis que la côte orientale (au vent) est escarpée et entrecoupée de vallées profondes. Aux extrémités de la Grande Terre se trouvent l'île des Pins au sud et les atolls de Huon et des Surprises (récifs d'Entrecasteaux) au nord.

Positionnées à une centaine de kilomètres à l'est, les îles Loyauté s'alignent sur un axe parallèle à celui de la Grande Terre. Lifou est la plus vaste des îles (1 196 km^2), viennent ensuite Maré (642 km^2), Ouvéa (132 km^2) et Tiga (11 km^2). Les Loyauté se scindent en deux groupes : les îles surélevées (Lifou, Maré et Tiga) et les atolls ou pseudo-atolls (Ouvéa, Beautemps-Beaupré, récifs de la Gazelle et de l'Astrolabe). Les îles surélevées forment de grands plateaux calcaires d'origine corallienne, entourés par un récif frangeant en général très étroit à l'exception de quelques petites baies. Il n'existe aucun récif-barrière autour de ces îles, ni de rivière ce qui réduit les apports terrigènes. Les atolls sont quant à eux de taille et de nature diverses : Ouvéa est un atoll basculé relativement grand entouré d'un récif-barrière et d'une ceinture d'îlots (les Pléiades) sur les deux tiers de son périmètre, le dernier tiers étant constitué par l'île principale de nature corallienne. Les autres atolls sont de taille nettement plus réduite, seul Beautemps-Beaupré est bien fermé et possède un îlot.

Enfin, l'archipel des Chesterfield se situe à 550 km au nord-ouest de la Grande Terre. Cet immense plateau d'origine corallienne, entouré de son chapelet d'îlots, se scinde en deux grandes zones : Chesterfield et Bellona. Sa façade ouest est en grande partie bordée par un récif-barrière, alors qu'à l'est le récif-barrière n'est continu qu'au sud de Bellona. Les plateaux des Chesterfields et Bellona sont parsemés de pinacles coralliens de taille parfois très importante, puisque certains font plus de 60 m de hauteur, cependant aucun ne dépasse la surface. L'ensemble de ces récifs est à mi-distance entre la Grande Terre et l'Australie et de fait, ils sont peu fréquentés.

I-1.1.b L'origine géologique

Contrairement aux autres îles du Pacifique, la Nouvelle-Calédonie est une île continentale n'ayant pas d'origine volcanique. Séparée de la côte est australienne depuis environ 80 Ma (Pelletier 2007), son origine remonte à plus de 250 Ma lorsqu'elle n'était encore qu'une partie de l'ancienne marge orientale du Gondwana (super-continent qui regroupait l'Antarctique, l'Amérique du sud, l'Afrique, l'Inde et l'Australie). Entre le Crétacé inférieur (-170 Ma) et supérieur (-150 Ma), un étirement de la partie occidentale du Pacifique entraîna l'ouverture de la mer de Tasman, et par conséquent des bassins de la Grande Terre et des Loyauté. L'île est actuellement située sur la plaque Australienne, qui suit une lente dérive vers le nord pour s'enfoncer sous la plaque Pacifique au niveau de la fosse de subduction des Nouvelles-Hébrides (Bard et Gonord 1971 ; Paris 1981 ; Cluzel et Meffre 2002 ; Cluzel *et al.* 1998 ; Avias et Gonord 1973).

La Grande Terre est majoritairement constituée de formations sédimentaires et volcaniques datant du Permien (300-250 Ma) au Tertiaire (65-36 Ma). A l'Eocène supérieur (-40 Ma), par phénomène d'obduction[1], des lambeaux de manteau ont été charriés par-dessus le socle néo-calédonien (Cluzel *et al.* 1997). Cet évènement, qui concerne de vastes zones de la Grande Terre, signe la mise en place d'une couverture de roches magmatiques ultrabasiques (les péridotites), à l'origine des gisements de nickel actuels (Van de Beuque 1999 ; Pelletier 2007).

I-1.1.c Les caractéristiques climatiques et courantologiques

La Nouvelle-Calédonie se situe en région tropicale, juste au nord du tropique du Capricorne, et subit donc des influences saisonnières à la fois tropicales et tempérées. L'île est soumise aux vents des alizés de secteur sud-est dominants (60 à 70 % des vents), qui tempèrent son climat qualifié de tropical océanique. Les basses pressions intertropicales, ainsi que la variation annuelle de la position de la ceinture anticyclonique subtropicale, déterminent deux saisons principales :

[1] **Obduction :** Phénomène géodynamique par lequel des portions de croûte océanique (ophiolites), ayant échappé à la subduction, sont charriées sur la marge continentale ou l'arc insulaire.

- l'été austral chaud et humide (mi-novembre à mi-avril), caractérisé par des vents dominants de sud-est et des périodes de dépressions tropicales ou de cyclones ;
- l'hiver austral plus frais et plus sec (mi-mai à mi-septembre), avec des vents d'ouest générés par des masses d'air subtropicales à polaires.

Ces deux saisons principales sont entrecoupées de deux intersaisons ; une période de transition de mi-avril à mi-mai et une saison sèche de mi-septembre à mi-novembre. Au cours de l'année, deux saisons des pluies peuvent avoir lieu. La principale se manifeste en été de janvier à mars (précipitations de 140 à 218 mm) et la secondaire, plus modeste, se produit à la saison fraîche aux alentours de juillet (précipitations de 120 mm). Les pluies sont inégalement réparties sur la Grande Terre, car sa dissymétrie engendre des précipitations plus importantes sur la côte est (au vent) que sur la côte ouest (sous le vent).
L'alternance des saisons, ainsi que l'extension en latitude de l'île ont pour conséquence directe une variabilité spatio-temporelle de température des eaux de surface. Celles-ci sont comprises entre 26 et 28°C en saison chaude (avec >29°C au nord et ~25°C au sud), contre 22 à 24°C en saison fraîche (gradient nord/sud moins prononcé, >25°C au nord et ~20°C au sud) (Rougerie 1986) (Fig. 1.2).

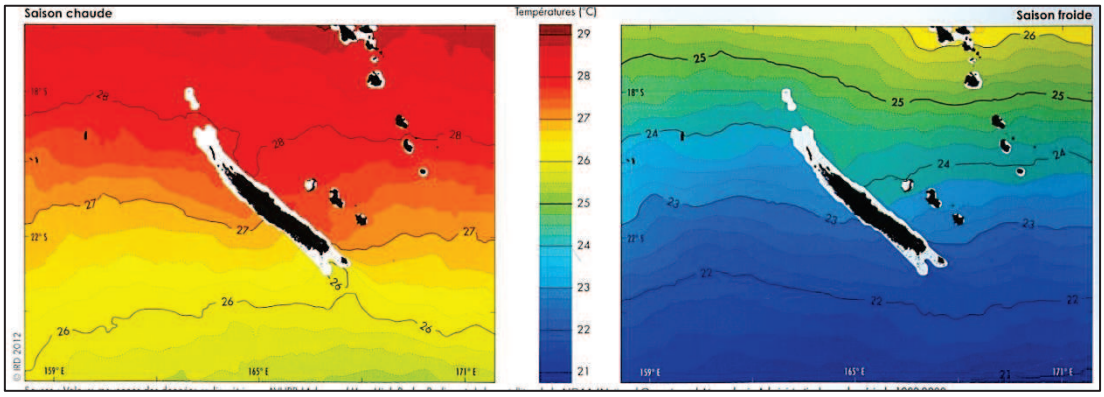


Figure 1.2 : Températures moyennes des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en été austral (gauche) et en hiver austral (droite) *(Données de la NOAA pour la période 1982-2000, IRD 2012)*.

La salinité suit également un gradient nord-sud résultant du bilan entre le régime des précipitations et l'évaporation (Fig. 1.3). Ce bilan étant négatif au sud et plus positif au nord, la salinité est donc plus élevée au sud qu'au nord. Au gradient nord-sud s'associe un gradient de salinité selon l'axe est-ouest, où les salinités sont plus élevées le long de la côte ouest que le long de la côte Est (Fig. 1.3).

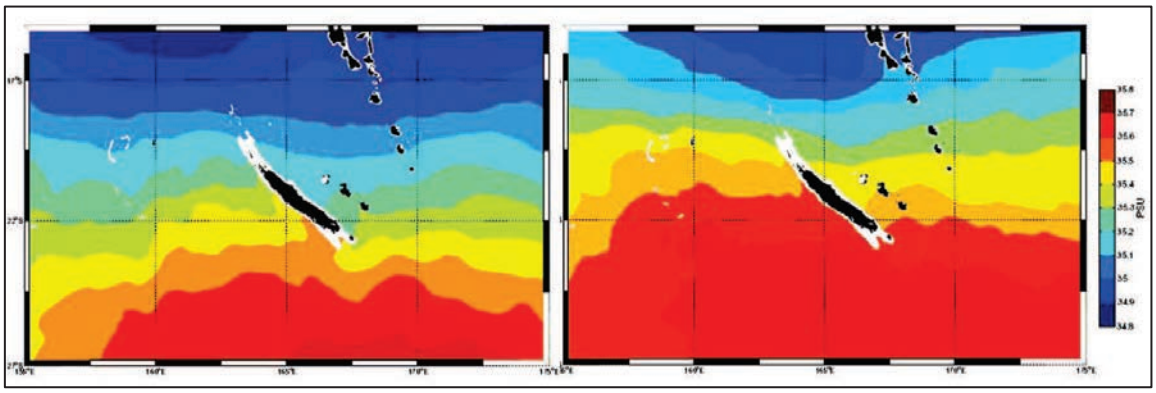


Figure 1.3 : Salinité des eaux de surface de la Nouvelle-Calédonie en saisons chaude (à gauche) et fraîche (à droite) *(Vega et al. 2005).*

La circulation à grande échelle des eaux superficielles de la Nouvelle-Calédonie est conditionnée par deux grands systèmes de courants distincts (Fig. 1.4) : le courant sud équatorial (SEC) au nord, se dirigeant vers l'ouest et amenant de l'eau d'origine équatoriale chaude et peu salée, et une branche du courant est australien (EAC) au sud, ramenant de l'eau froide salée qui coule vers l'est. Les variabilités saisonnières de ces deux systèmes influent sur les caractéristiques des couches d'eaux superficielles des eaux marines calédoniennes (Hénin *et al.* 1984). Ainsi globalement en saison fraîche (de juin à octobre) les courants de surface auront tendance à s'intensifier, alors qu'ils seront plus homogènes et faibles en saison sèche (de janvier à mai) (Vega *et al.* 2005).

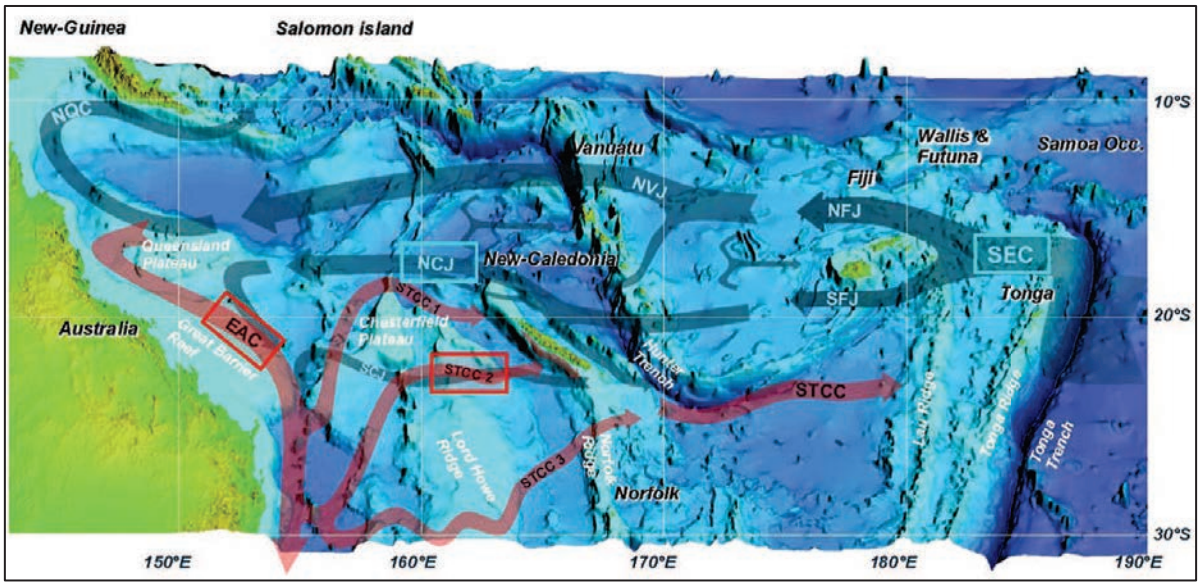


Figure 1.4 : Circulation océanique à l'échelle du Pacifique Sud-Ouest *(Marchesiello et al. 2009). Légende : en bleu le système du courant sud équatorial (SEC) avec le jet nord de Calédonie (NCJ) ; en rouge le système du courant est australien (EAC) avec le contre-courant subtropical (STCC).*

Divers paramètres environnementaux (bathymétrie, météorologie régionale) rendent la circulation océanique superficielle autour de la Grande Terre relativement complexe. L'analyse des systèmes de courants et par conséquent encore imprécise. Une circulation superficielle permanente a toutefois été mise en évidence autour de la Nouvelle-Calédonie. Deux courants côtiers transportant des eaux chaudes vers le sud le long du récif-barrière ont été identifiés (Fig. 1.5) : le courant de Vauban dirigé est/sud-est et le courant de l'Alis dirigé ouest/nord-ouest (Donguy *et al.* 1976 ; Hénin *et al.* 1984 ; Marchesiello *et al.* 2010). Selon le régime météorologique des vents, deux schémas de circulation sont possibles ; en régime d'alizé, les deux types de circulations s'opposent et le courant résultant est généralement faible, alors qu'en régime de vent d'ouest, les circulations s'ajoutent et le courant résultant peut atteindre des vitesses élevées (Hénin *et al.* 1984). Toutefois, lorsque les alizés sont forts (entre 10 et 40 nœuds), des phénomènes de convergence sur la côte est et de divergence sur la côte ouest s'associent à des mouvements verticaux appelés respectivement downwelling et upwelling (Hénin et Cresswell 2005 ; Marchesiello *et al.* 2010 - Fig. 1.5). Ces phénomènes sont essentiellement détectés dans la partie sud du récif-barrière.

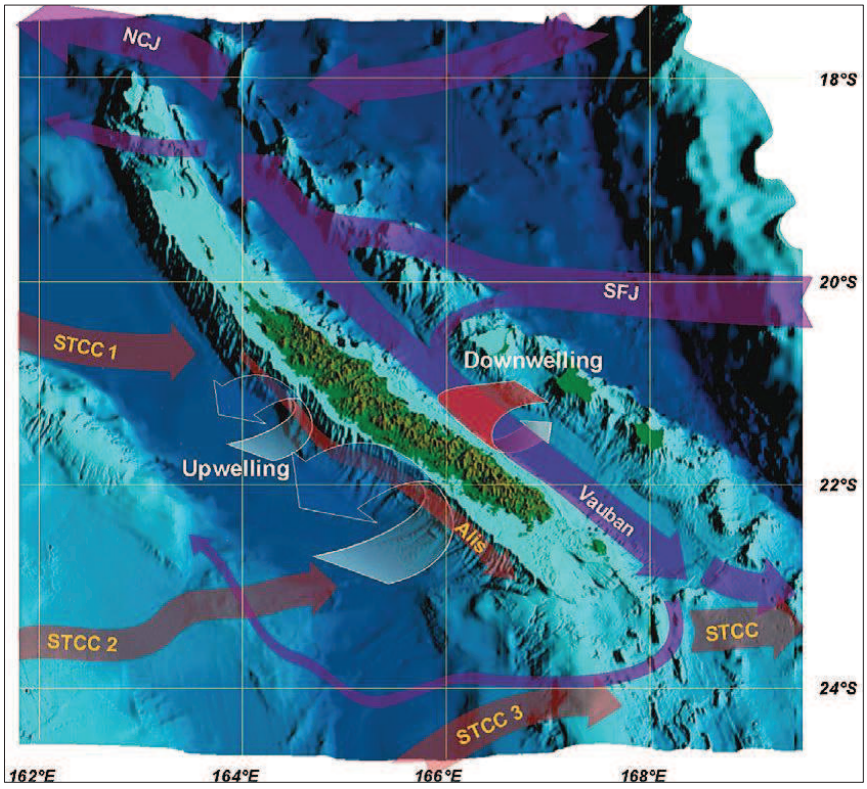


Figure 1.5 : Circulation océanique dans la région calédonienne *(Marchesiello et al. 2010)*.

Enfin, la circulation des eaux dans le lagon sud-ouest est due à trois agents principaux : la marée, le vent local et le déferlement de la houle par-dessus le récif-barrière. L'effet de ces trois facteurs est étudié depuis quelques années à l'aide de modèles numériques calibrés et validés grâce à un réseau de mesures installé depuis 1988 (Douillet 1998 ; Douillet *et al.* 2001 ; Jouon *et al.* 2006 ; Bonneton *et al.* 2007). L'hydrodynamisme lagonaire est d'une grande hétérogénéité, avec des zones exposées et d'autres plus protégées (Douillet *et al.* 2001). L'influence du vent est par exemple dominante dans les processus d'échanges en eaux peu profondes et engendrent des taux d'érosion importants dans les eaux inférieures à 20 m. La marée quant à elle contrôle le transport de particules, les mélanges verticaux, ou encore les taux de sédimentation dans les zones ou l'influence du vent est faible (Douillet *et al.* 2001).

I-1.2 Contexte environnemental

Les données présentées ci-dessous proviennent essentiellement des rapports de l'Institut de la Statistique et des Études Économique de la Nouvelle-Calédonie (ISEE), et de la Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales, Service de l'eau et des statistiques et études rurales - Affaires rurales / Section statistiques – (DAVAR).

I-1.2.a Le statut politique et démographique

La Nouvelle-Calédonie est une collectivité océanienne rattachée à la France. Son organisation institutionnelle actuelle bénéficie d'un statut particulier de large autonomie *sui generis* (« de son propre genre »), instauré par l'accord de Nouméa le 20 Mai 1998. La loi organique résultant de cet accord prévoit notamment un transfert progressif des compétences jusqu'au référendum local sur l'accession à la pleine souveraineté, prévu au cours du mandat du Congrès qui débutera en 2014. L'organisation institutionnelle du territoire se compose du Congrès et d'un Gouvernement, ainsi que de trois collectivités : la Province des îles Loyauté, la Province Nord et la Province Sud. Ces dernières disposent d'une compétence dans les domaines qui ne sont pas réservés à l'Etat par la loi organique, comme par exemple l'environnement.

En multipliant par plus de deux sa population depuis les années 70, la Nouvelle-Calédonie connaît une importante croissance démographique, résultant à 85 % du solde naturel et à 15 % du solde migratoire (Fig. 1.6). Cette croissance concerne surtout la province Sud et plus

modérément la province Nord, alors que les îles Loyauté ont plutôt tendance à voir décroître leur population.

La Nouvelle-Calédonie recense actuellement plus de 250 000 habitants, dont 75 % vivent en Province Sud contre 18 % en Province Nord et 7 % aux Loyauté. Cette concentration en Province sud s'explique essentiellement par l'attractivité croissante de l'agglomération de Nouméa, principale commune et seule grande ville de l'île. Nouméa comptait en 2009 97 600 habitants (ISEE 2009), soit presque 40 % de la population totale du territoire et 52 % de la population de la Province Sud. Cette polarisation de la population s'accroit par l'urbanisation des communes limitrophes (Païta, Dumbéa et Mont-Dore), formant le « Grand Nouméa » et englobant les deux tiers des personnes peuplant l'archipel.

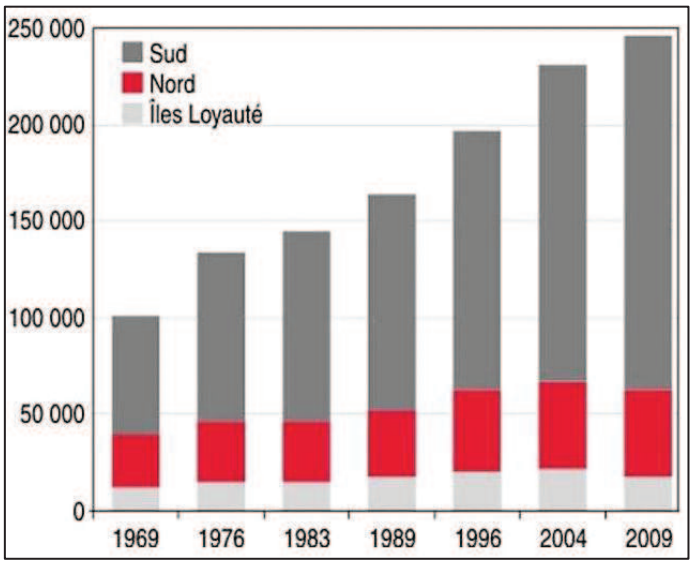


Figure 1.6 : Population de la Nouvelle-Calédonie par province entre 1969 et 2009 *(INSEE-ISEE, recensements de la population 2009)*.

I-1.2.b La situation économique

La Nouvelle-Calédonie a enregistré ces dernières années une croissance soutenue du Produit Intérieur Brut (PIB), au rythme annuel moyen de 3,3 % en dix ans (de 2000 à 2010). Le PIB du territoire s'élevait en 2010 à 6,8 milliards d'euros, soit 26 900 euros par habitant, situant la Nouvelle-Calédonie entre la Nouvelle-Zélande et l'Australie, au-dessus des autres pays d'Outre-Mer français et très loin devant les autres petites économies insulaires du Pacifique Sud (ISEE 2011).

Les industries du nickel (extraction minière et métallurgie) constituent une part importante du PIB (8,4 %), alors que celle de l'agriculture (y compris l'élevage, la sylviculture, la pêche et l'aquaculture) est plus modeste (1,3 % du PIB, Fig. 1.7). Cependant, le secteur agricole demeure globalement stable depuis une dizaine d'années (autour de 1,5%), tandis que le poids de l'industrie du nickel est tributaire de la conjoncture internationale. En effet, la Nouvelle-Calédonie est un acteur important sur le marché du nickel, et celui-ci occupe une place emblématique dans l'économie du pays. Pour autant, s'il constitue bien la principale ressource d'exportation, le poids relatif du secteur nickel a globalement tendance à décliner.

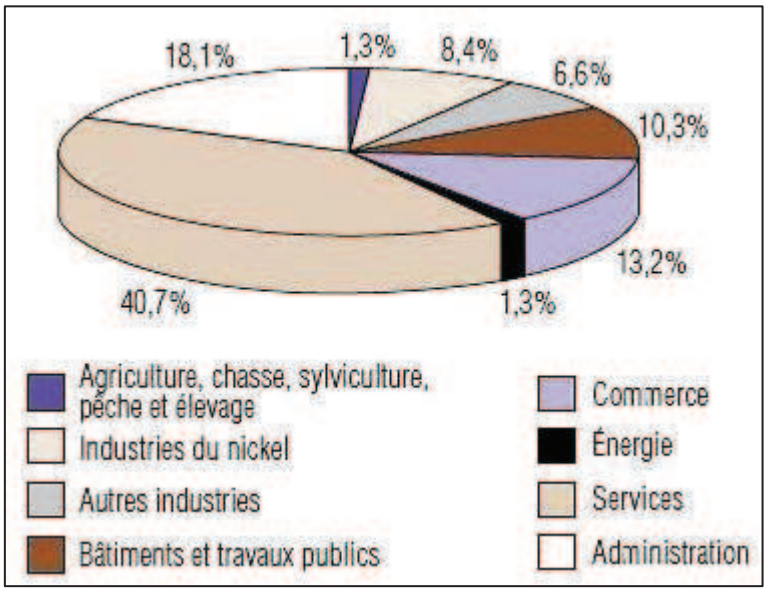


Figure 1.7 : Répartition de la valeur ajoutée du PIB en 2010 *(ISEE 2011)*.

L'exploitation minière

L'activité minière en Nouvelle-Calédonie est dominée par le nickel, seul minerai dont l'exploitation a été continue. Les terrains miniers occupent une superficie de 5 500 km^2 (Fig. 1.8), soit près du tiers de la superficie de l'île (Lafoy et Auzende 2003 ; Pelletier 2007). Selon les estimations, le l'île détiendrait entre 20% et 25% des réserves mondiales connues de nickel (Dalvi *et al.* 2004).

Le marché mondial du nickel s'est développé dès 1873 avec la multiplication des utilisations de ce métal (production d'aciers inoxydables principalement), entraînant une augmentation importante de la consommation. En réponse à cette demande croissante, l'histoire de la métallurgie du nickel sur le Territoire a débuté dès 1877 avec la Société Le Nickel (SLN). La

Nouvelle-Calédonie compte aujourd'hui de nombreux sites miniers et trois pôles métallurgiques : l'usine de Doniambo-SLN, l'usine de Vale Nouvelle-Calédonie ou « l'usine du Sud », et l'usine de Koniambo Nickel SAS ou « l'usine du Nord» tout récemment mise en route (Fig. 1.8).

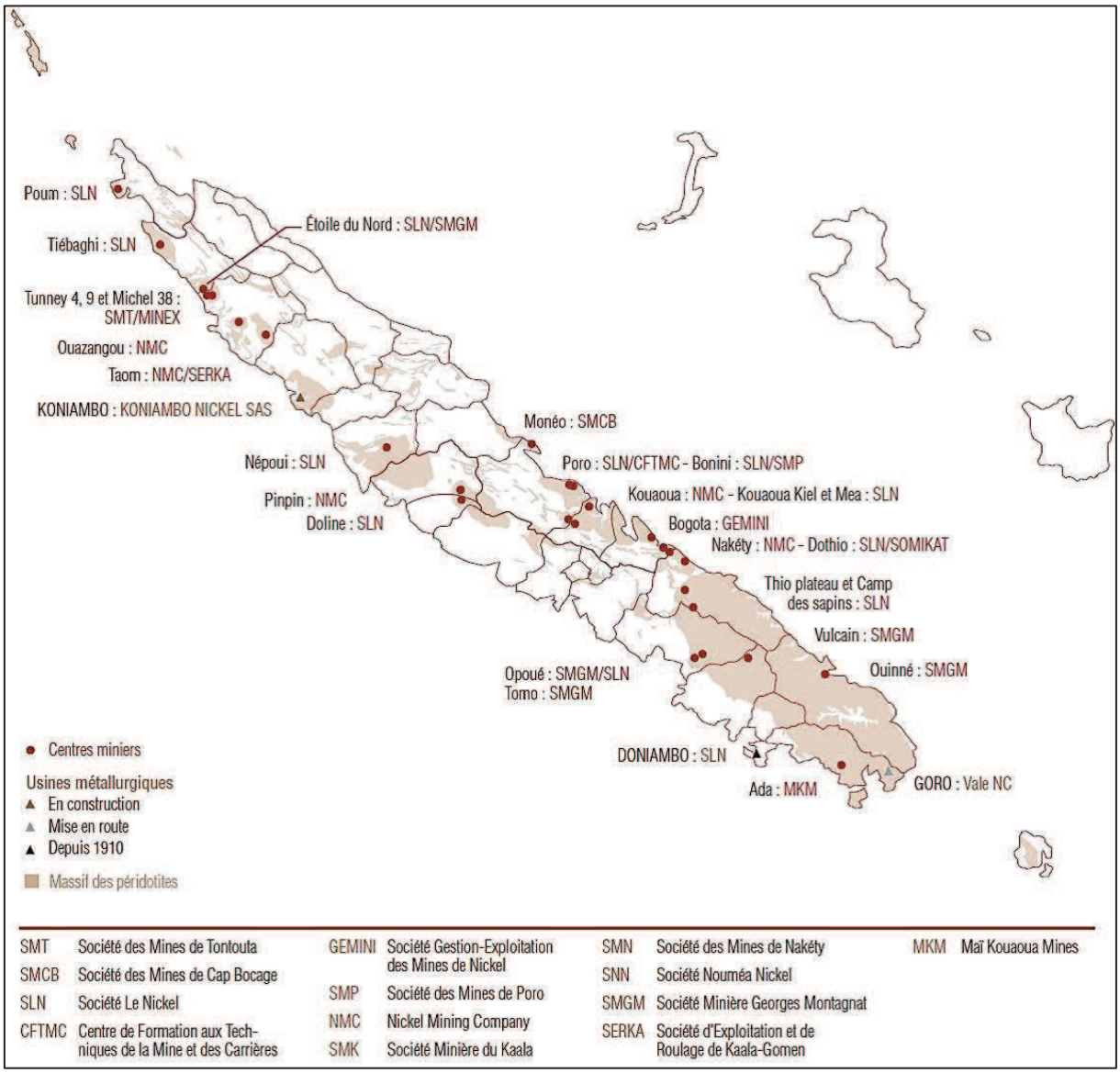


Figure. 1.8 : Implantation des centres miniers et métallurgiques actifs en 2011 *(DIMENC : www.dimenc.gouv.nc). Note : l'usine métallurgique de Koniambo « Koniambo Nickel SAS » a été récemment mise en route, au premier semestre 2013.*

La production avoisine aujourd'hui les 180 000 tonnes de nickel (130 000 tonnes de minerai et 54 000 tonnes de produits de fusion), soit près de 10 % de la production mondiale (ISEE 2011). Le nickel constitue donc un secteur essentiel du développement industriel du Territoire : il correspond à presque 95 % du montant des exportations calédoniennes et

représentait 8 % du PIB en 2010 (ISEE 2011). L'économie du pays s'appuiera encore certainement fortement sur ce secteur emblématique, puisque les prévisions sont d'augmenter par trois la production de nickel dans les prochaines années.

L'agriculture

D'apparence, la Nouvelle-Calédonie possède des atouts certains au développement de l'activité agricole. Son caractère insulaire permet de préserver un environnement sanitaire de qualité, son climat favorise le développement des cultures à la fois « tropicales » et « tempérées », et certains sols de bonne qualité agronomique (notamment dans le Nord) permettent d'envisager le développement de grandes cultures. En outre, la situation géographique de la Nouvelle-Calédonie dans le bassin Pacifique favorise les relations commerciales et permet une activité d'exportation privilégiée de ses produits agricoles.

Pourtant, la pérennité du secteur agricole marchand est encore incertaine. D'abord, le contexte humain du secteur agricole reste difficile, puisque corrélativement à la concentration urbaine (156,2 habitants au km²), la densité de population sur le reste du territoire reste particulièrement faible (5,6 habitants au km²). De plus, les caractéristiques topographiques du territoire limitent fortement son potentiel agricole, ce qui explique que seulement 13,3 % de la superficie du territoire soit exploitée de nos jours (dont 97 % est utilisé pour l'élevage bovin – DAVAR 2011). En effet, la Grande Terre présente une côte est (au vent) ayant une faible surface cultivable et une côte ouest (sous le vent) occupée par de grandes plaines, mais souvent peu fertiles et très sèches. Elle est en outre traversée du nord au sud par un massif montagneux peu propice à la culture. On notera, par ailleurs, que 1/3 de la surface de la Grande Terre est occupé par des sols ultrabasiques, impropres à la culture. Enfin, les îles Loyauté possèdent une ressource en eau fragile, difficilement accessible (lentilles d'eau douce) et présentent de nombreux affleurements calcaires rendant les cultures difficilement mécanisables. S'ajoute également les difficultés liées à une météorologie capricieuse et les accidents climatiques à répétition (dépressions tropicales, cyclones).

Dans ce contexte, seulement 5 574 exploitations ont été recensées sur le territoire en 2002, dont 31 % en Province Sud, 40 % en Province Nord et 29 % en Province des îles Loyauté (DAVAR 2012, Fig. 1.9). Les unités agricoles sont caractérisées par un fort pourcentage de très petites exploitations (< 1 hectare), en particulier dans les îles Loyautés.

Selon les estimations, le nombre d'exploitations agricoles est en baisse (-34 % par rapport à 1991) sur le territoire, entre 4 000 et 4 200 en 2 009. La production agricole finale marchande (hors aquaculture et sylviculture) représentait en 2010 moins de 2 % du PIB et couvrait près de 42 % des besoins locaux, le reste étant assuré par les importations (ISEE 2011). En 2011, la production s'élevait à 93,5 millions d'euros (77 % en Province Sud, 20 % en Province Nord et 3 % en Province des îles), dont 32,5 % concernait les fruits et les légumes et près de 15 % était attribué à l'agriculture bovine et l'aviculture (DAVAR 2012). Aux agricultures marchandes s'ajoutent de nombreuses agricultures non marchandes, largement sous-estimées (IAC 2013). Parfois qualifiées de « traditionnelles » ou « horticoles », ces types d'agriculture d'autoconsommation ou de dons sont majoritairement pratiqués en tribu, surtout dans le nord, la côte Est de la Grande Terre et dans les îles Loyauté (Fig. 1.9).

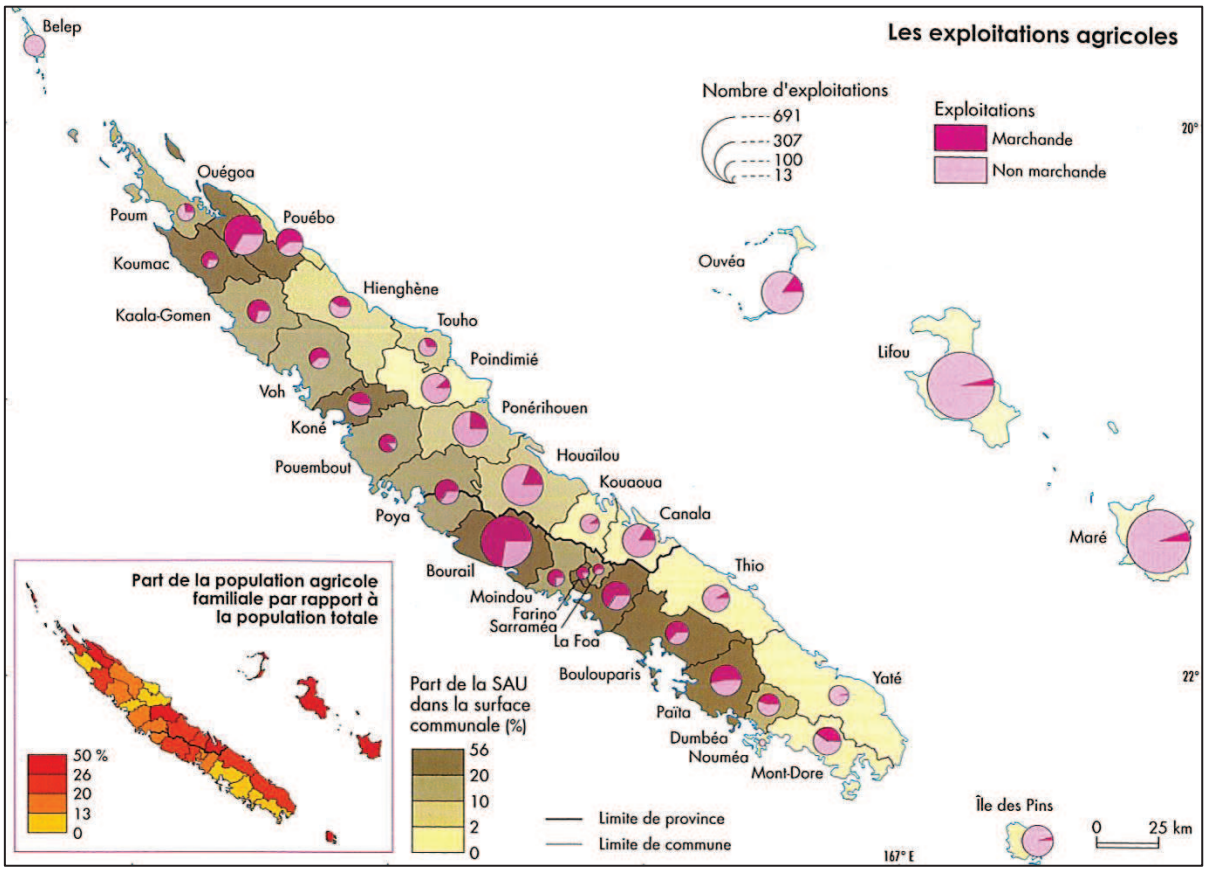


Figure 1.9 : Les exploitations agricoles recensées en Nouvelle-Calédonie *(Bonvallot et al. 2012)*.

En lien avec l'activité agricole, 3 674 tonnes d'engrais ont été commercialisés en 2011, (+ 8 % par rapport à 2010), dont 90 % ont été vendus aux professionnels et un peu moins d'un tiers étaient destinés aux cultures maraîchères (DAVAR 2012). La Province Sud

est la plus grande consommatrice d'engrais et utilise 85 % des produits importés (utilisation de 3 130 tonnes en Province Sud, 544 tonnes en Province Nord et 1,3 tonne en Province des îles en 2009 – DAVAR 2011). Des produits phytosanitaires sont également importés en Nouvelle-Calédonie (152 tonnes en 2011) tels que les herbicides (121 t), les insecticides (9,1 t), les fongicides (6,8 t) et les aérosols (15,1 t) (*cf.* liste sur le site de la DAVAR, *http://www.davar.gouv.nc/portal/page/portal/davar/)*. Environs 30 % de ces produits (sauf aérosols) ont été vendus à des professionnels de l'agriculture.

L'aquaculture et la pêche

En Nouvelle-Calédonie, le secteur de l'aquaculture repose essentiellement sur la filière crevettes (*Litopenaeus stylirostris*), même s'il s'est diversifié à partir de 1999 avec l'ostréiculture. On notera une tentative d'élevage de chevrettes (crevettes d'eau douce) dans les années 80, sans succès. L'activité aquacole a pris une ampleur telle que, en un peu plus de dix ans, l'aquaculture de crevettes se situe au premier rang des exportations du secteur rural (DAVAR 2011). Une grande partie de la production de crevettes est exportée, le marché local n'en absorbant que 27 %. Après un pic de production et des exportations en 2005 (2 400 tonnes produites, 1 710 t exportées), une régression dans le secteur a suivi jusqu'en 2010 (seulement 1160 tonnes dont 750 exportés) suite à l'apparition de vibrioses (Goarant *et al.* 2006). La crevetticulture représente moins de 1 % du PIB calédonien, moins de 0,2 % du marché mondial de la crevette, mais reste toutefois au premier rang des exportations calédoniennes des produits de la mer (DAVAR 2011). Récemment, la production en écloserie d'holothuries et l'activité d'une société piscicole ont également émergés.

La zone économique exclusive (ZEE) de la Nouvelle-Calédonie et de ses dépendances est de 1,4 millions km² (ISEE 2012), soit près de 14 % du total de la ZEE française. Ceci en fait la seconde plus importante zone économique des territoires français après celle de la Polynésie française, et la neuvième d'Océanie. Trois types de pêche professionnelle sont pratiqués en Nouvelle-Calédonie :

- la pêche lagonaire pratiquée au sein du lagon et utilisant des embarcations de petites tailles ; prise de poissons, crustacés (crabes, langoustes), mollusques (trocas en particulier) et holothuries (exportation) ;

- la pêche côtière pratiquée à l'extérieur du lagon (jusqu'à 12 miles du récif) et utilisant des navires polyvalents ; exploitation des ressources de la pente récifale externe (poissons profonds) ;
- la pêche au large ou hauturière pratiquée dans la ZEE et utilisant des navires palangriers ; capture de thons (exportation), marlins, espadons ou requins.

La production de la pêche a été évaluée en 2009 à 967 tonnes de produits récifo-lagonaires (dont 556 tonnes de poissons et 411 tonnes d'autres produits) et 2 548 tonnes issus de la pêche hauturière. Près de 70 % des produits de la pêche sont exportés, principalement au Japon (ISEE 2011).

A la pêche professionnelle s'ajoute la pêche vivrière traditionnelle et plaisancière. Ces pratiques hétérogènes (pêche à l'épervier et au filet maillant, à la traîne aux gros pélagiques, au fusil-harpon, *etc.*) sont particulièrement développées dans la zone côtière sud-ouest. Ces activités prélèveraient 12 fois plus que le secteur professionnel (environs 3 600 t de poissons par an en 2004), ce qui laisse supposer l'existence d'un marché parallèle important (ISEE 2011).

Le tourisme

Le développement du tourisme sur l'île reste relativement assez récent puisqu'il démarra dans les années 1980, en partie à cause de l'importance prioritaire donnée à l'exploitation minière après le boom du nickel dans les années 60-70. Le tourisme se développe alors progressivement pour atteindre un maximum en 2000 avec 110 000 touristes. Depuis, la fréquentation stagne autour de 100 000 touristes par an.

Malgré son faible poids direct dans la création de richesse, le tourisme est un secteur important pour le développement de l'économie calédonienne (création d'emplois et d'investissements, opportunités de diversification économique, aménagement du territoire, *etc.*). Ce secteur représentait près de 4 % du PIB en 2006 et générait 5 000 emplois salariés en 2009.

I-1.3 Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie

I-1.3.a La diversité des complexes récifo-lagonaires néo-calédoniens

Les complexes récifo-lagonaires néo-calédoniens couvrent une surface totale de 40 000 km² (Clavier *et al.* 1995). Le lagon principal encerclant la Grande Terre fait 23 400 km², ce qui lui vaut le titre de « plus grand lagon du monde » (Testau et Conand 1983 ; Ouillon *et al.* 2005). La morphologie des complexes lagonaires du Territoire est essentiellement marquée par l'opposition des lagons profonds de la côte est, qui bordent un littoral abrupt, et des lagons de moindre profondeur de la côte ouest, qui prolongent les plaines côtières. La barrière récifale ceinturant ce lagon principal s'étend linéairement sur 1 600 km, incluant des segments noyés (Chevalier 1971 ; Guilcher 1988), et s'écarte entre 2 et 50 km des côtes de la Grande Terre ; ces caractéristiques la placent au rang de première plus longue barrière continue et seconde plus grande barrière au monde après celle de l'Australie (Flamand *et al.* 2008). En outre, la barrière récifale de Nouvelle-Calédonie est, en certains tronçons, double ou triple, ce qui rend la rend très atypique (Chevillon 1989).

Les complexes récifaux constituant l'archipel sont d'une diversité structurale remarquable, avec 150 types géomorphologiques couvrant une surface de 7 284 km² (Andréfouët *et al.* 2004, Fig. 1.10). Ces formations se répartissent en deux grands ensembles : les récifs océaniques (îles Loyauté, récifs d'Entrecasteaux, archipel des Chesterfield, récifs éloignés) et les récifs continentaux (Grande Terre, île des pins, archipel des Belep) (Andréfouët *et al.* 2004).

Autour de la Grande Terre, quatre sous-ensembles continentaux délimités par le récif-barrière, de structure, superficie, forme et bathymétrie variées, sont identifiables (Testau et Conand 1983 ; Richer de Forges *et al.* 1987) (Fig. 1.10) :

- le lagon Sud : s'étend de l'ile des Pins jusqu'à Bourail sur la côte ouest. Ce grand lagon (5 000 km²) s'élargit et gagne en profondeur vers le sud (largeur : de 2 km à Bourail à 50 km à l'extrémité sud, profondeur : de quelques mètres à 80 m au sud). Celui-ci comprend un récif-barrière bien formé interrompu par de nombreuses passes, des récifs frangeants, des îlots coralliens et des récifs intra-lagonaires dont le nombre augmente vers le sud ;
- le lagon Ouest : s'étend de Bourail jusqu'au nord de Koumac. Ce petit lagon est relativement étroit (< 2 km) et peu profond (généralement moins 15 m) ;

- le lagon Nord : s'étend du « grand passage » au nord jusqu'à l'île de Balabio à l'est. Ce lagon peut atteindre des profondeurs de plus de 60 m dans sa partie nord. Les récifs intra-lagonaires y sont peu nombreux et l'archipel des Belep est constitué d'îles hautes ;
- le lagon Est : s'étend de Balabio au nord-est jusqu'à la passe de la Sarcelle au sud de la Grande Terre. Ce lagon se caractérise par un récif-barrière irrégulier, parfois immergé, voire double par endroits (Menu 2006). Sa profondeur est généralement supérieure à 30 m et le relief y est tourmenté.

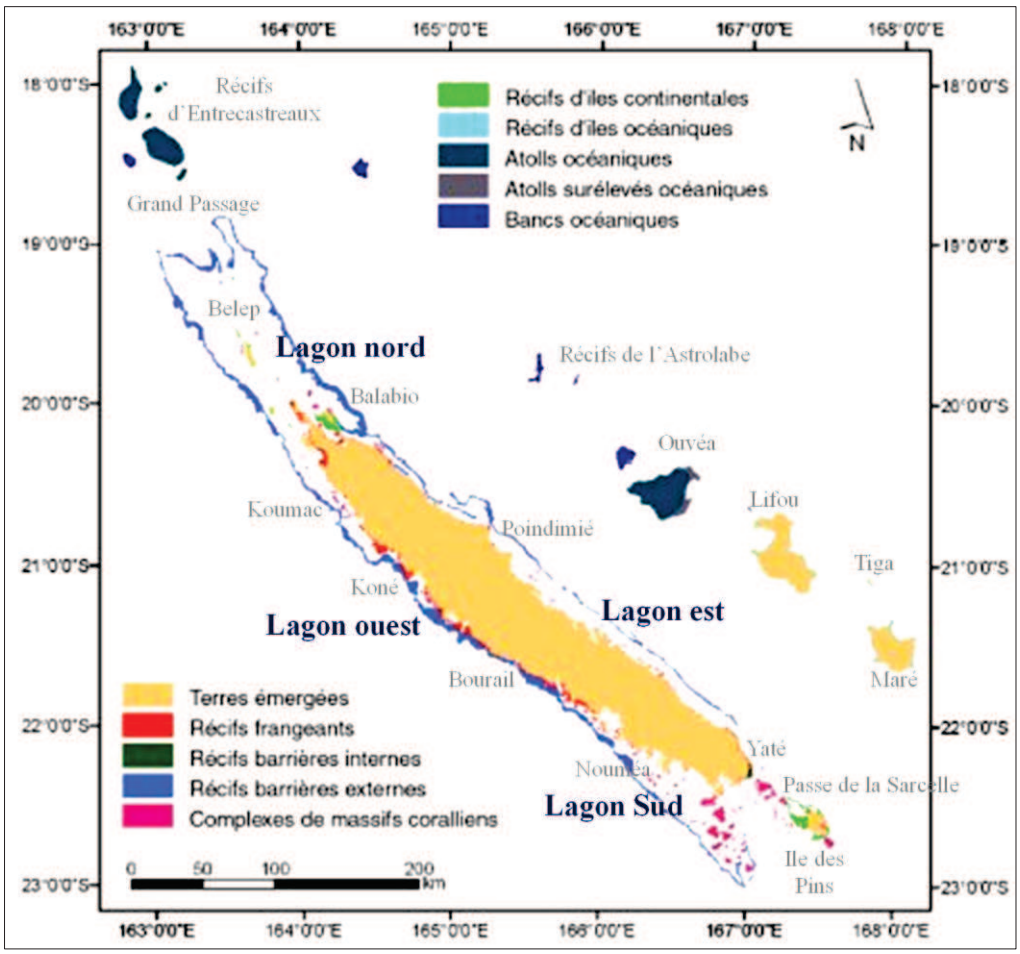


Figure 1.10 : Répartition des grands complexes récifaux autour de la Nouvelle-Calédonie et localisation des différents sous-ensembles récifo-lagonaires de la Grande-Terre et des îles Loyauté *(fond de carte Andréfouët et al. 2004)*.

Ces sous-ensembles se regroupent en 11 régions biogéographiques, de conditions environnementales et caractéristiques géomorphologiques et biogéographiques relativement homogènes (Fig. 1.11).

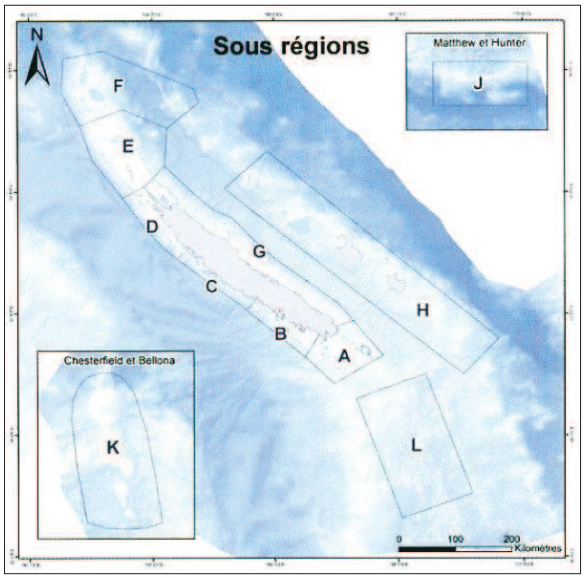


Figure 1.11 : Carte des régions néo-calédoniennes ; A : lagon sud, B : lagon sud-ouest, C : lagon ouest, D : lagon nord-ouest, E : lagon nord, F : Récifs d'Entrecasteaux, G : lagon est, H : Ride Loyauté, J : Matthew et Hunter, L : Monts sous-marins, K : Chesterfield et Bellona *(Gabrié et al. 2008)*.

Au-delà de l'extrême diversité géomorphologique de ces récifs, l'île compte une forte éco-diversité de ces habitats marins (mangroves, herbiers, algueraies, estuaires, plaines lagonaires). Cette richesse d'habitats permet à la Nouvelle-Calédonie de receler une biodiversité marine remarquable, contribuant à son statut de « hot spot » de biodiversité inscrit au patrimoine mondial de l'Humanité par l'UNESCO (*cf.* I-1.3.c).

I-1.3.b Les communautés récifales et l'ichtyofaune de Nouvelle-Calédonie

Les communautés récifales

Le bilan des connaissances actuelles sur la biodiversité marine fait état d'environ 9 370 espèces d'organismes marins recensées en Nouvelle-Calédonie (Payri et Richer de Forges 2007). Les inventaires disponibles recensent environ 310 espèces de coraux scléractiniaires, plus de 2 150 espèces de mollusques, sans compter de très nombreuses espèces appartenant à d'autres groupes taxonomiques (Annexe 1.1). Malgré la multitude des travaux d'inventaires réalisés, ceux-ci sont loin de couvrir la totalité des taxons. La considérable variété des milieux côtiers qui bordent la Grande Terre, l'originalité des îles Loyauté et l'étendue conséquente en latitude et longitude du territoire laissent penser que cette biodiversité récifale est bien plus

riche. Notamment, les collections actuellement disponibles renferment encore de très nombreux spécimens d'espèces non décrites, et certains habitats, comme les fonds durs algo-coralliens et les zones de débris coralliens, hébergeant beaucoup d'espèces cryptiques n'ont pas fait l'objet de récoltes systématiques à ce jour.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la richesse spécifique de cette écorégion ; son origine géologique (non volcanique, ancien morceau du Gondwana), la proximité du foyer de richesse spécifique indo-malais, le 'Coral Triangle', sa position hydroclimatique (position allongée entre le tropique du Capricorne et l'équateur sur 4° de latitude, dont résultent des peuplements très différents des zones nord au sud), la diversité géomorphologique des formations coralliennes, la présence de zones d'upwelling (côte ouest) ou encore l'importance relative des influences terrigènes et océaniques (Kulbicki 2007 ; Payri et Richer de Forges 2007).

Les peuplements de poissons marins

L'ichtyofaune de Nouvelle-Calédonie est l'une des mieux échantillonnées du Pacifique Sud. Les premiers travaux d'importance et faisant référence à la systématique datent de l'après-guerre avec la mission Singer-Polignac et les travaux des Catala. Puis le premier ouvrage sur les poissons marins de cette région (Fourmanoir et Laboute 1976), marque un tournant dans les inventaires des poissons de récifs. Ces travaux ont été suivis par un ensemble d'échantillonnages réalisés pour l'essentiel par l'IRD (ORSTOM à l'époque) qui menèrent une série de publications sur l'ichtyofaune néo-calédonienne (Rivaton *et al.* 1990), des Chesterfield (Kulbicki *et al.* 1994) et de l'atoll d'Ouvéa (Kulbicki et Williams 1997). Ces travaux d'inventaire se sont accompagnés de travaux sur la biologie, l'écologie et la distribution des espèces récifales.

Sur les 5000 espèces de poissons récifaux recensées dans toute la province Indo-Pacifique intertropicale, près de 2 320 espèces (241 familles) sont répertoriées en Nouvelle-Calédonie pour l'ensemble du domaine marin, dont environ 1 851 espèces côtières situées dans la tranche bathymétrique 0-80 m (Fricke *et al.* 2011, Annexe 1.2). La plupart des espèces connues sont présentes autour de la Grande Terre, et en de moindres proportions aux Loyauté et aux Chesterfield. La biodiversité des poissons côtiers a bien été étudiée dans le lagon sud-ouest de la Grande Terre (entre baie St Vincent et Mont-Dore, Wantiez 1994) ainsi qu'à Ouvéa (Kulbicki et Williams 1997), mais reste mal connue ailleurs. En effet de nombreuses

zones restent toutefois encore à mieux explorer voir à découvrir en Nouvelle-Calédonie parmi lesquelles les îles Surprises, certains récifs du nord de la Grande Terre (récifs des Français, récif Cook et récifs plus au nord), les formations récifales océaniques (Pétrie, Bellona, Landsdowne, Astrolabe, Durand), certaines parties de l'île des Pins ou encore les petits îlots isolés (Walpole, Matthew et Hunter).

En comparaisons d'autres régions côtières, la Nouvelle-Calédonie possède une communauté ichtyologique côtière très riche qui s'explique par sa position biogéographique (385 espèces pour toutes les côtes françaises métropolitaines, 546 espèces sur l'ensemble des côtes Méditerranéennes, 710 en Nouvelle-Zélande, 2 161 sur la Grande Barrière de Corail, 2298 en Papouasie Nouvelle-Guinée, Fricke *et al.* 2011- Fig. 1.12). Toutefois, le taux d'endémisme reste faible, avec moins de 3 % des espèces côtières connues endémiques à l'archipel. Cette faune est rattachée à la région biogéographique du Pacifique sud-ouest, d'où sa forte similarité avec celles de la Grande Barrière de Corail, du Vanuatu, des îles Salomon et de la Papouasie.

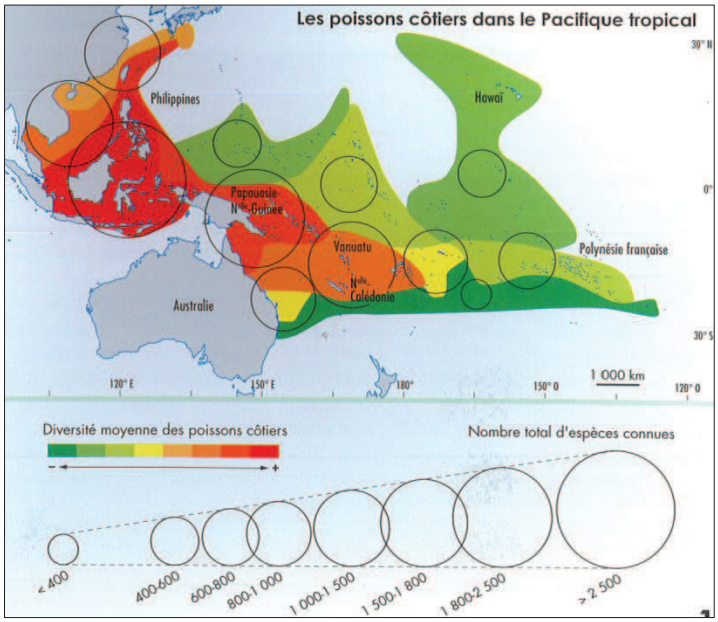


Figure 1.12 : Les poissons côtiers dans le Pacifique tropical *(Bonvallot et al. 2012, source IRD).*

La biodiversité des poissons côtiers varie selon le type de récif (frangeant, intermédiaire ou barrière) et selon la côte considérée (est ou ouest). La répartition des espèces au sein d'une même région est fonction de l'habitat et de l'importance relative des influences terrestres et océaniques (Rivaton *et al.* 1990 ; Grimaud et Kulbicki 1998 ; Kulbicki 2007). Les

habitats envasés de fonds de baies proches du littoral sont les plus pauvres ; les plus riches étant les récifs qui subissent une forte influence océanique. D'autres paramètres tels que la taille ou le régime alimentaire de la faune structurent également fortement les communautés de poissons côtiers. La proportion de grandes espèces et celle des espèces de haut rang trophique (piscivore et carnivores) augmente généralement lorsque l'on s'éloigne de la côte et que le milieu devient plus profond et moins complexe.

Les communautés ichtyologiques récifales sont les plus abondantes et les plus diversifiées de Nouvelle-Calédonie. Toutefois, d'autres peuplements de poissons sont à considérer dans cette mosaïque d'habitats dont sont constitués les lagons calédoniens (Wantiez 1994 ; Thollot 1996 ; Kulbicki 1997 ; Fricke *et al.* 2011) :

- les mangroves abritent environ 200 espèces de poissons (Mugilidés, Carangidés) ; les piscivores y sont proportionnellement plus abondants que dans les récifs et on compte aussi de nombreux détritivores. Certains poissons de grande taille y sont également bien représentés (murènes, requins, raies, tarpons, barracudas,..) ;
- la colonne d'eau ou domaine pélagique lagonaire comptabilise peu d'espèces (environs 100) réparties en 2 grands groupes ; les espèces de petite taille en général planctonophages (sardines, anchois, prêtres) et les espèces de grande taille très mobiles et piscivores (carangues, barracudas, thazards) ;
- les fonds meubles, vaseux ou sableux répertorient plus de 450 espèces dont un grand nombre sont inféodées à ce milieu. Les peuplements sont fortement structurés par la profondeur et la granulométrie, avec généralement des fonds vaseux moins riches que les fonds sableux et une diversité qui diminue avec la profondeur. La plupart des familles de fonds meubles sont aussi présentes dans les récifs, même si les espèces diffèrent. La structure trophique de ces milieux est très similaire à celle des mangroves avec cependant davantage d'espèces de petite taille (< 15 cm) et une proportion moindre d'espèces de très grande taille ;
- Les fonds d'arrière-récifs comptent plus de 800 espèces. Cette zone formée de sédiments grossiers associés à des formations coralliennes éparses constitue une zone tampon entre les fonds meubles et les récifs. Les limites de la zone étant mal définies, celle-ci comprend la plupart des espèces récifales et de fonds meubles ;
- les herbiers abritent environs 200 espèces dont très peu sont restreintes à cet habitat. Ce milieu est le plus souvent associé à des fonds sableux et présente une faible diversité

paysagère. Les herbiers constituent des lieux de nourricerie de juvéniles de plusieurs espèces (becs de cane, bossus, picots) ;

- les algueraies recensent plus de 250 espèces. Caractérisées par une diversité d'habitats, les algueraies sont généralement associées à des fonds durs, et présentent un développement saisonnier plus contrasté que les herbiers.

I-1.3.c Ecosystèmes menacés

En comparaison avec les îles voisines du Pacifique sud-ouest, les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie sont globalement en bon état de santé ; seulement 10 % des récifs coralliens sont endommagés, la couverture corallienne atteignant en moyenne 27,5 % et variant de 6 à 75 % (Wantiez 2008). Néanmoins les récifs coralliens sont soumis à de nombreuses perturbations. Vingt pressions et menaces liées aux perturbations naturelles ou aux activités humaines ont été recensées (Juncker 2006). Parmi les perturbations naturelles, le phénomène de blanchissement corallien (Richer de Forges et Garrigues 1997), les périodes de pullulations d'*Acanthaster planci* (Adjeroud 2012) ou encore le passage de cyclones (Massel et Done 1993 ; Wantiez *et al.* 2006) sont les plus fréquentes. Les effets de ces perturbations sont dévastateurs, mais celles-ci restent très ponctuelles dans l'espace et le temps. Au total 17 pressions d'origine anthropiques ont également été identifiées ; elles sont issues de l'aménagement du littoral, des pollutions marines chimiques et biologiques, de l'érosion et de l'exploitation des ressources marines (Juncker 2006).

La généralisation de l'exploitation des minerais par excavation des sols (mines à ciel ouvert) a entraîné la destruction de milieux naturels terrestres remarquables sur des surfaces importantes (Fig. 1.13a). Le « boom » du nickel s'est accompagné de la multiplication d'ouvertures de pistes parfois anarchiques, de décharges de déblais et d'autres pratiques destructrices. La destruction du couvert végétal sur de vastes superficies a pour conséquence une érosion très active des sols calédoniens. Les particules arrachées transitent par les cours d'eau pour sédimenter par gravité depuis les estuaires jusqu'aux pentes externes du récif où parviennent les particules les plus fines (Bird *et al*. 1984). Ce processus d'hyper-sédimentation est à l'origine de l'altération voire de la destruction d'habitats marins. L'impact est d'autant plus important sur les environnements côtiers et les récifs frangeants, en particulier au niveau des zones situées en aval de bassins versants abritant des exploitations

(anciennes ou en activité, Fig. 1.13b - Bird *et al.* 1984). En effet, il s'accompagne d'une forte turbidité de l'eau qui réduit l'activité photosynthétique en entravant la pénétration de la lumière, engendre un colmatage qui produit une forte mortalité des organismes benthiques et prévient la fixation des formes larvaires susceptibles de restaurer les peuplements. L'hyper-sédimentation et ses effets sont très perceptibles en Nouvelle-Calédonie où des estuaires sont « encrassés » par des bouchons vaseux (Fig. 1.13c - Bird *et al*. 1984 ; Chevillon 1997), des platiers récifaux frangeants sont morts et des tombants sont appauvris en espèces. Plus inquiétant encore, les nouveaux procédés d'extraction à l'acide chlorhydrique permettent d'exploiter des couches latéritiques dont la teneur en métaux est plus faible que celles exploitées par le passé. Cette percée technologique a pour conséquence d'ouvrir à l'exploitation de vastes superficies auparavant considérées comme sans intérêt. Le minerai de ces nouveaux sites étant plus pauvre que celui exploité jadis, les surfaces décapées devront être plus importantes que par le passé pour assurer une production rentable de métal et la vitesse de leur mise en exploitation devra s'accroître pour les mêmes raisons de rentabilité.

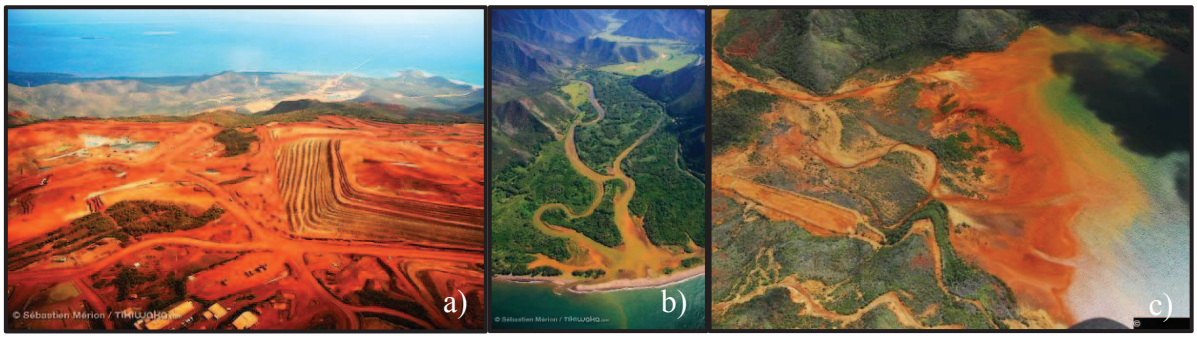


Figure 1.13 : a) mine de nickel « à ciel ouvert », Tiébaghi (côte ouest), b) embouchure de la rivière koua (cote est), c) hypersédimentation après ruissellement, entre Canala et Nakety (côte est) Risques *(photos © Sébastien Mérion).*

Par le passé, cette « ruée vers le nickel » de la seconde moitié du XX siècle s'est faite dans un contexte réglementaire permissif et peu regardant sur les aspects environnementaux jusqu'en 1975. Les activités minières sont maintenant réglementées et des mesures ont été prises pour limiter la sédimentation sur les bassins versants et dans le lagon. Toutefois, l'impact des nouvelles mines reste important sur les écosystèmes côtiers (creusement de chenaux de navigation, apport de particules fines aux points de chargement, *etc.*) et la pollution des anciennes mines continue tant que celles-ci ne sont pas réhabilitées (revégétalisation). Certes, la seule information des apports terrigènes dans le lagon ne permet pas d'estimer précisément la part d'érosion liée aux activités anthropiques (prospection ou

exploitation minière, feux de forêt, *etc.*) de celle résultant de mécanismes naturels. Néanmoins, l'érosion qui découle de l'anthropisation du milieu semble contribuer très largement aux transports de matières en suspension par les bassins versants (Danloux et Laganier 1991). Par ailleurs, des quantités massives d'effluents peuvent être directement rejetées en mer par certaines industries minières. L'usine Goro-Nickel (Vale Inco Nouvelle Calédonie), récemment établie dans la baie de Prony, libère par exemple plus de 10 million m^3 de résidus liquides par an (avec un débit moyen du rejet estimé entre 1 200 et 1 500 m^3/h, variant de 600 à 3 000 m^3/h selon les précipitations). Les suivis environnementaux considèrent que le risque de pollution est négligeable en raison de la rapide dilution des effluents déclarés peu nocifs (Fernandez et Bréau 2011). Ne prenant pas en compte toute la complexité des écosystèmes coralliens, de tels suivis s'avèrent incomplets et sont donc systématiquement sujet à controverses et débats. Il est en tous cas avéré que l'ensemble de ces activités minières génèrent des dépôts massifs de sédiments et une contamination métallique des eaux de mer marquée (Hédouin *et al.* 2009) qui peuvent menacer les récifs coralliens (Walker et Ormond 1982 ; Rogers 1990).

Outre l'extraction minière du nickel, le développement urbain et industriel, l'agriculture, la pêche lagonaire et le tourisme sont autant d'activités qui constituent des menaces potentielles pour les récifs coralliens. Certaines de ces activités humaines contribuent notamment au relargage de multiples contaminants vers le milieu marin, tels que les composés organiques (eaux usées), les composés azotés et phosphorés (intrants agricoles et rejets domestiques), les pesticides, les hydrocarbures ou les métaux traces (activités agricoles et industrielles). L'introduction de ces substances peut se faire de manière indirecte via les émissions atmosphériques, les rivières, les eaux usées domestiques, les effluents industriels, les eaux de lixiviation, ou encore par les voies directes de déversement de substances (pétrole lors d'échouement ou de dégazage) et de matériaux solides (plastiques). Les conséquences de ces perturbations sont souvent sévères, avec une détérioration globale de la qualité et de la productivité de l'environnement marin par eutrophisation du milieu et modification physico-chimique du milieu et des assemblages d'organismes qui le composent.
Plus de 250 pesticides sont officiellement autorisés en Nouvelle-Calédonie, dont 26 sont interdits dans l'Union européenne en raison de leur toxicité élevée et sont pourtant encore largement utilisés sur le territoire. Les pesticides sont abondamment utilisés en agriculture afin de répondre aux problèmes phytosanitaires importants. Deux tiers des pesticides importés

sont également utilisés pour des traitements non agricoles (sanitaire, domestique), comme certains produits très toxiques interdits en Europe (malathion dégradé en malaoxon extrêmement toxique). De tels usages généraux des pesticides échappent pratiquement à tout contrôle avant ou après traitements. En effet, seulement environs 200 analyses de pesticides sont officiellement effectuées chaque année par la Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales (DAVAR, *http://www.davar.gouv.nc/portal/page/portal/davar/*), et la plupart se concentrent sur la production localisée de fruits. Les pesticides ne représentent pas l'unique source de contamination organique. La production animale utilise par exemple une grande diversité de produits chimiques (antibiotiques, désinfectants, hormones) qui sont également déchargées dans le lagon lors des pluies. Par ailleurs, le traitement des eaux courantes des principales villes (Nouméa notamment) est un problème environnemental d'ampleur en Nouvelle-Calédonie. Pendant des décennies, les eaux usées du territoire ont été rejetées directement dans les ports et au lagon. Les capacités actuelles des usines de traitement des eaux sont très insuffisantes, et ne peuvent répondre à la rapide urbanisation et industrialisation que connaît la ville principale de Nouméa et ses environs. En dépit de la construction de nouvelles usines, moins de 20 % des eaux usées seront traitées dans les prochaines décennies.

À ce jour, une trentaine d'aires marines protégées, d'une surface cumulée de près de 4 000 km² (tous statuts de protection confondus) ont été créées en Province Sud et en Province Nord (Fig. 1.14). Elles sont principalement localisées en Province Sud (21) et concentrées dans le parc du « Grand Nouméa » (12). Cette solution semble encourageante puisque l'abondance et la diversité des invertébrés et des poissons sont plus élevées au sein des aires marines protégées (Lovell *et al.* 2004 ; Garrigue et Virly 2005). En outre, depuis juillet 2008, un bien en série composé de six sites (représentant 15 750 km^2) répartis dans les quatre collectivités a été inscrit sur la liste des biens naturels du patrimoine mondial de l'UNESCO (*www.ifrecor.nc/projetpatrimoine* et *http://whc.unesco.org/fr/list/1115*) (Fig. 1.14).

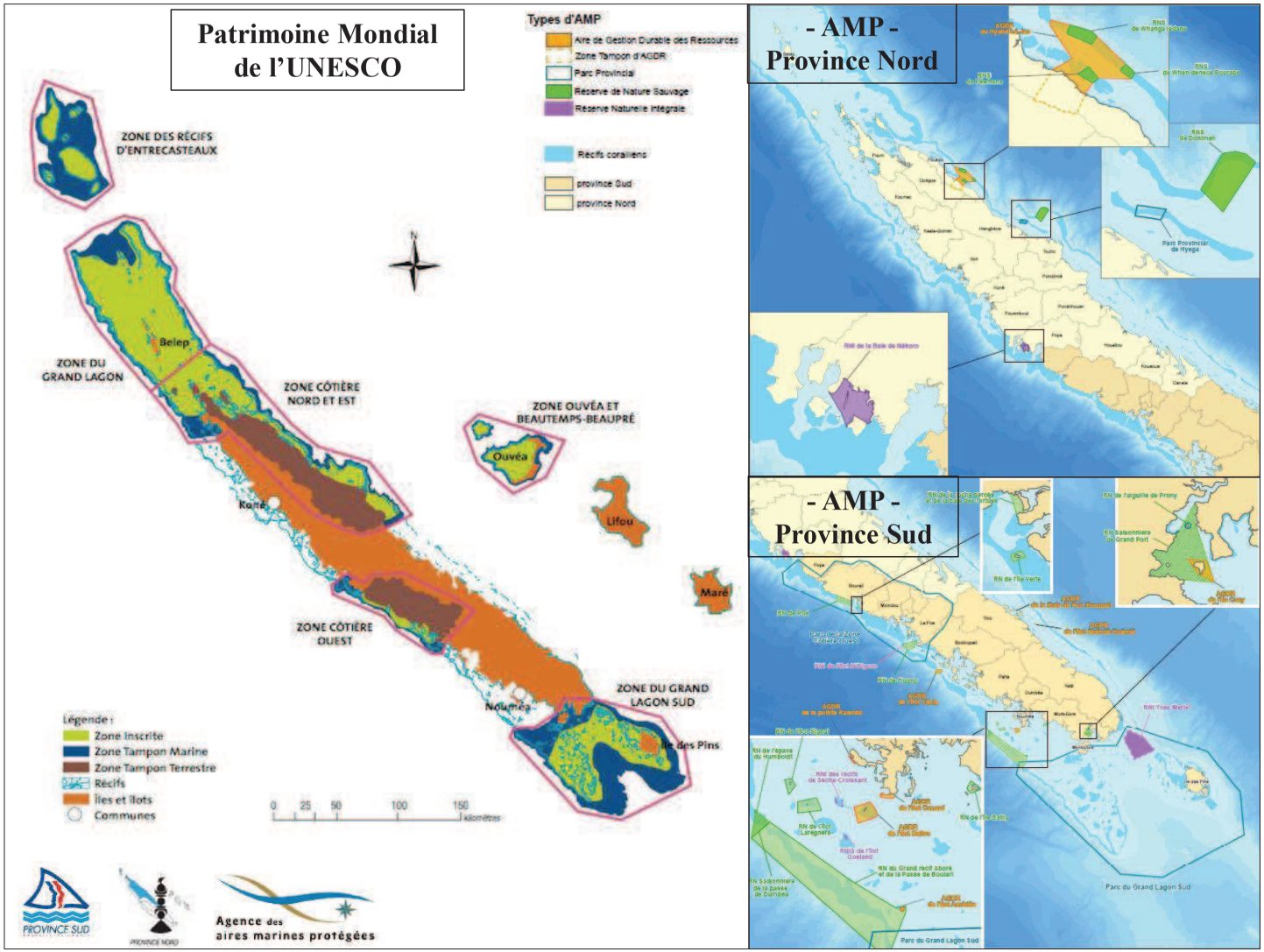


Figure 1.14 : Sites reconnus au Patrimoine mondial de l'Unesco et localisation des aires marines protégées en Province Nord et Sud *(cartes du comité ZCO-Province-Sud et de l'Agence des aires marines protégées)*.

I-2 MODELES D'ETUDE : LES POISSONS ANGUILLIFORMES

I-2.1 Présentation des poissons anguilliformes

Les anguilliformes (Actinopterygii, Teleostei, Elopomorpha, Annexe. 1.3) regroupent plus de 900 espèces de poissons, parmi lesquels sont comptées les anguilles, les murènes, les congres et les poissons-serpents (Nelson 2006 ; Eschmeyer et Fong 2013, Tab. 1.1). Ces Téléostéens, apparus au milieu du Crétacé (-80 Ma) (Nelson 2006), ont colonisé tous les environnements aquatiques et connaissent de nos jours une répartition mondiale, à l'exception des pôles. Les poissons anguilliformes sont notamment bien représentés en Nouvelle-Calédonie, où 139 espèces marines, d'eau douce et saumâtre ont été recensées (Fricke *et al.* 2011, Tab. 1.1). Ces poissons sont caractérisés par un corps allongé « serpentiforme » de section transversale réduite, par la réunion des nageoires dorsale, anale et caudale en une seule nageoire et par l'absence de nageoires pelviennes (Robins 1989). L'ensemble de ces caractères morphologiques permet à cette faune de vivre dans des espaces confinés, favorisant un style de vie reclus et énigmatique dit « cryptique » (Herrel *et al.* 2011). Parmi les 16 familles composant l'ordre des Anguilliformes, les Ophichthidae (les poissons-serpents), les Muraenidae (les murènes) et les Congridae (les congres et hétérocongres) sont les plus représentées avec respectivement 318, 198 et 196 espèces valides recensées à ce jour (Tab. 1.1). Ces trois familles principales ont fait l'objet de ce travail de recherche, avec une attention particulière pour les murènes et les congres, du fait d'une moindre abondance des poissons-serpents dans notre échantillonnage.

I-2.1.a Les murènes (Muraenidae)

Généralités

La famille des Muraenidae rassemble 198 espèces de murènes réparties en 15 genres, soit le quart de la diversité mondiale des Anguilliformes (Nelson 2006 ; Eschmeyer et Fong 2013). L'apparition de la plupart des lignées de ce groupe monophylétique remonte au Tertiaire supérieur (Miocène -20 Ma, Berg 1958). Les murènes vivent dans tous les environnements aquatiques, le plus souvent en milieu marin. Ces poissons cosmopolites représentés à la fois dans les mers tropicales et tempérées des Océans Indien, Pacifique et Atlantique ont le plus faible niveau d'endémisme des poissons récifaux (Hourigan et Reese 1987).

Tableau 1.1 : Nombre d'espèces valides de poissons anguilliformes recensées par famille dans le monde et en Nouvelle-Calédonie. En gras, les trois familles principales faisant l'objet de cette étude *(Eschmeyer et Fong 2013 ; Fricke et al. 2011)*.

Famille	Nombre d'espèces valides dans le monde	Nombre d'espèces valides en Nouvelle-Calédonie
Anguillidae	18	5
Chlopsidae	22	7
Colocongridae	10	2
Congridae	**196**	**23**
Derichthyidae	3	2
Heterenchelyidae	8	0
Moringuidae	15	4
Muraenesocidae	15	1
Muraenidae	**198**	**49**
Myrocongridae	5	1
Nemichthyidae	9	2
Nettastomatidae	43	2
Ophichthidae	**318**	**28**
Protanguillidae	1	0
Serrivomeridae	10	5
Synaphobranchidae	38	8
	909	**139**

En zone tropicale, les murènes sont particulièrement abondantes et diversifiées. C'est notamment le cas au sein de la région Indo-Pacifique où celles-ci sont largement distribuées avec environ 150 espèces décrites (contre 50 espèces en Atlantique, Böhlke *et al.* 1989 ; Böhlke et Smith 2002). La famille des Muraenidae est par ailleurs très représentée en Nouvelle-Calédonie, avec 49 espèces (Fricke *et al.* 2011). A l'échelle de l'ichtyofaune côtière, les Muraenidae se placent au 6ème rang des familles les plus diversifiées (sans espèce endémique) et représente 2,1 % de la faune ichtyologique totale de l'île (Fricke *et al.* 2011).

Description morphologique

La taxonomie des murènes fut initialement proposée par Günther (1870), puis des travaux de taxonomie régionaux plus récents ont été menés en Atlantique (Böhlke *et al.*

1989), à Hawaii (Böhlke et Randall 2000), en Indo-Pacifique (Böhlke et Smith 2002), en Mer Rouge (Randall et Golani 1995) et en Australie (Böhlke et McCosker 2001).

Les murènes couvrent l'une des plus larges gammes de taille parmi les poissons récifaux (Hourigan et Reese 1987), allant de moins de 20 cm pour les plus petites (*Gymnothorax fuscomaculatus*) à plus de 3,50 mètres pour les plus grandes espèces (*Strophidon sathete*) (Böhlke *et al.* 1999). Elles sont également réputées pour arborer de grandes variations de couleur aussi bien entre espèces qu'au sein d'une même espèce, selon la taille ou entre individus de même taille (Randall 2005).

Leur corps allongé (Fig. 1.15) est dépourvu d'écaille et enrobé d'un mucus protecteur (Allen *et al.* 2003 ; Böhlke *et al.* 1999 ; Fishelson 1996 ; Randall 2005). La plupart des espèces ont un corps musclé, robuste et puissant, tandis que certaines petites espèces sont proches du corps « vermiforme ». Leur tête est pourvue d'yeux bien développés, d'un museau court à allongé et d'une large bouche dépourvue de lèvres à brides charnues, souvent étendues au-delà de la marge postérieure de l'œil. Sur la tête, sont généralement placés 1 à 3 pores de la ligne latérale (absente sur le reste du corps) et plusieurs pores entourant la mâchoire. Il y a systématiquement un pore antérieur tubulaire placé près des lèvres et un second pore postérieur, simple ou tubulaire, positionné sur la tête au-dessus ou en avant de l'œil. L'ouverture branchiale ronde ou en fente, particulièrement petite, est localisée en arrière de la tête. Les nageoires pectorales sont absentes, alors que les nageoires caudale, dorsales et anales sont jointes formant ainsi une nageoire continue qui commence derrière la tête (généralement avant les ouvertures des branchies), encercle la queue et s'étend jusqu'au milieu du ventre (Fig. 1.15).

La classification actuelle mentionne deux sous-familles monophylétiques (Muraeninae [162 sp.] et Uropterygiinae [36 sp.]), dont la morphologie diffère notamment au niveau de la nageoire continue (Böhlke *et al.* 1999). En effet, chez les Uropterygiinae, les nageoires médianes sont confinées à la partie postérieure de la queue (Fig. 1.15).

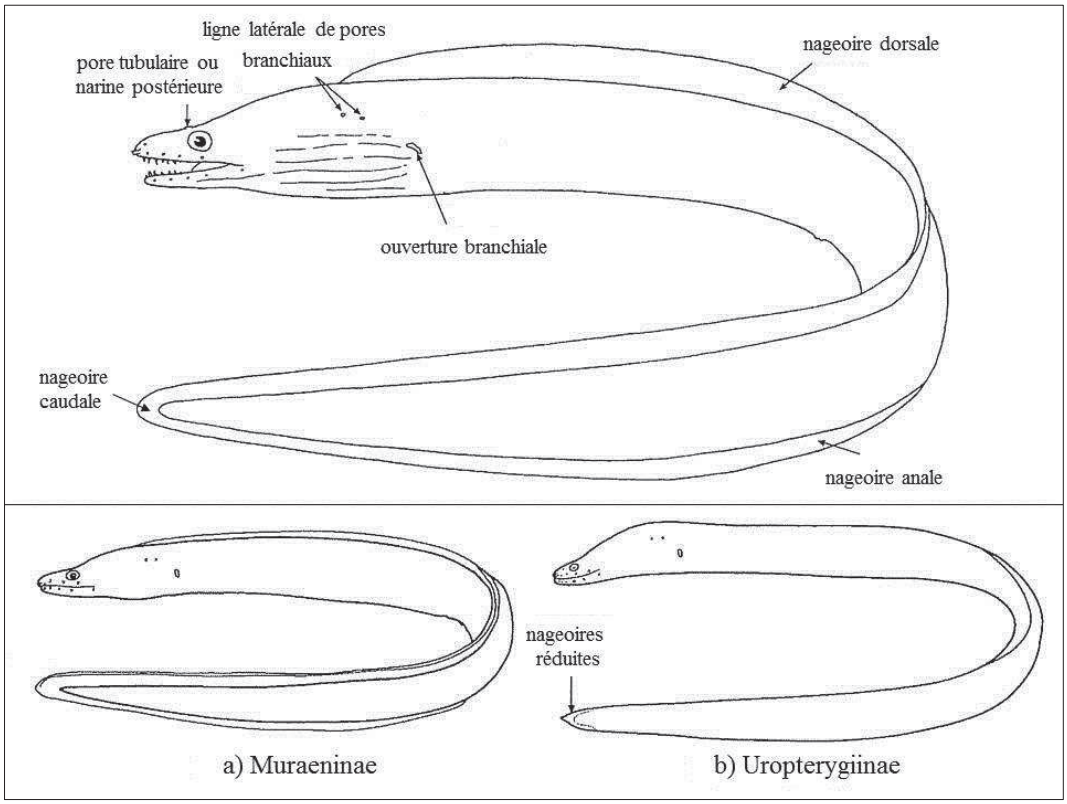


Figure 1.15 : Description morphologique d'une murène (Muraenidae). Détail des différences anatomiques entre les deux sous-familles a) Muraeninae et b) Uropterygiinae *(Böhlke et al. 1999)*.

Ces poissons sont munis d'une mâchoire puissante pour mordre et capturer leurs proies (Mehta et Wainwright 2007a, b). Les proies varient selon les espèces et deux grands types de régimes alimentaires ont été mis en évidence chez les murènes : piscivores (type I) ou carnivores d'invertébrés benthiques (type II). Cette spécialisation alimentaire induit l'existence de deux groupes de murènes, distincts dans leurs formes crâniales ainsi que dans leur morphologie dentaire (Mehta, 2009). La plupart des espèces de type alimentaire I, comme celles des genres *Gymnothorax* et *Enchelycore*, sont pourvues d'une tête étroite, de mâchoires longues et de grandes canines recourbées vers l'intérieur. Cette morphologie leur permet de se nourrir principalement de poissons et occasionnellement de crustacés et de céphalopodes. Les espèces de type II, comme celles du genre *Echidna*, possèdent des mâchoires plutôt courtes, une plus grande profondeur dentaire et des dents émoussées et écrasées de type nodulaire à molariforme, ce qui leur permet de se nourrir principalement de crustacés (Allen *et al.* 2003 ; Randall 2005).

L'existence d'un second système de mâchoires, appelée « mâchoires pharyngiennes », a également été mise en évidence (Mehta et Wainwright 2007a ; Fig 1.16). Celles-ci servent

exclusivement au transport des proies de la mâchoire orale à l'œsophage, en se propulsant du fond du crâne jusqu'à la cavité orale où elle saisit la proie (Fig. 1.16 ; Mehta 2009). Du fait des capacités réduites des murènes à créer un mouvement d'eau à travers leur bouche lors de la capture et le transport des proies, les mâchoires orales et pharyngiennes se sont spécialisées pour mordre la proie durant ces deux phases d'alimentation (Mehta et Wainwright 2007a, b). Cette innovation majeure pourrait avoir contribué au succès des murènes en tant que prédateurs chassant dans la matrice corallienne (Mehta et Wainwright 2008).

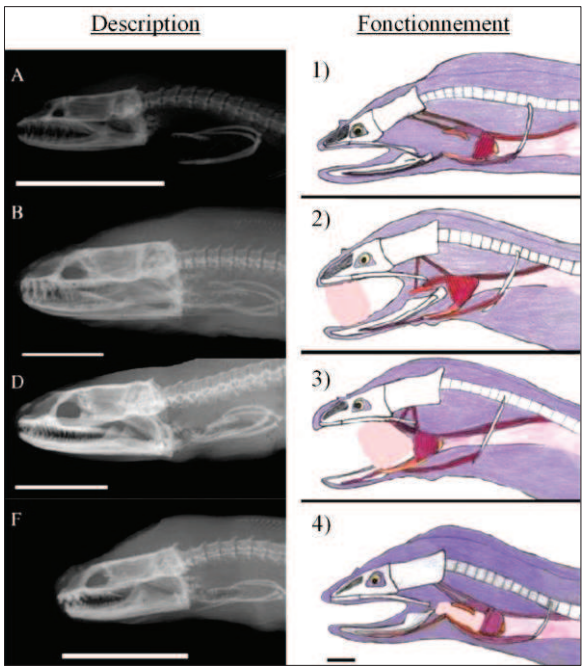


Figure 1.16 : Les mâchoires pharyngiennes des murènes. A gauche, des radiographies mettant en évidence l'appareil de la mâchoire pharyngienne bien développé chez A) *Anarchias seychellensis*, B) *Gymnothorax javanicus*, C) *Uropterygius macrocephalus* et D) *Echidna nebulosa* (barre d'échelle = 1cm). A droite, une représentation schématique de la morphologie fonctionnelle des mâchoires pharyngiennes durant le transport d'une proie chez *Muraena retifera* ; 1) appareil rétracté « au repos », 2) phase de prolongation, 3) phase de contact, 4) phase de rétractation *(Mehta and Wainwright, 2007a).*

Les murènes révèlent dans certains cas un dimorphisme sexuel morphologique. La taille peut par exemple varier entre le mâle et la femelle suite à une croissance différentielle (*G. chilospilus*, Bunel 2012 ; Lepetit 2012). De même, les caractéristiques de la mâchoire (taille, nombre et disposition des dents) sont fonction du sexe de l'individu chez de nombreuses espèces (*Gymnothorax chilospilus*, *G. richardsoni*, *G. robinsi, Echidna nebulosa*, *E. polyzona* ; Hatooka 1986 ; Böhlke 1997 ; Bunel 2012).

Reproduction

Tandis que la morphologie des murènes est globalement uniforme, leur mode de reproduction varie considérablement d'une espèce à l'autre. Trois stratégies reproductrices ont été observées (Fishelson 1992 ; Mank *et al.* 2006 ; Sadovy de Mitcheson et Liu 2008) : le gonochorisme (sexes séparés – nombreuses espèces du genre *Gymnothorax*, *Pseudechidna brummeri*, *Echidna delicatula*), l'hermaphrodisme protogyne (les gonades mâles se développent secondairement en ovaires – *Gymnomuraena zebra*, *Gymnothorax fimbriata*, *G. margoritophorus*, *G. gracilicauda*, *Uropterygius fasciolatus*, *U. polyspilus*) ou encore l'hermaphrodisme simultané (les gonades mâles et femelles se développent simultanément chez un même individu : toutes les espèces du genre *Siderea*).

Très peu d'information sont disponibles sur le comportement reproducteur des murènes, et de manière plus générale des poissons anguilliformes (Deraniyagala 1930 ; Brock 1972 ; Moyer et Zaiser 1982). Seules quelques scènes d'enlacement et de contact (morsures, rapprochements d'abdomens) entre deux ou plusieurs murènes ont pu être observées. Comme tous les poissons élopomorphes dont elles font partie, les murènes donnent naissance à l'issue de la reproduction à une larve nommée « leptocephale » (Lecomte-Finiger *et al.* 2004). Cette larve autonome, de forme allongée et translucide, est parmi les formes vertébrées les plus simples. La durée de vie au stade larvaire pélagique de ces poissons est longue, pouvant persister jusqu'à deux ans dans l'environnement par assimilation de carbone organique dissous, consommation de pelotes fécales et de déchets de zooplancton et d'autres larves (Mochioka et Iwamizu 1996 ; Bishop et Tores 1999 ; Ishikawa *et al.* 2001). Il s'agit de la plus longue durée de vie à l'état larvaire pélagique des poissons récifaux observée jusqu'à présent (au-delà de 80 jours, Lester and Ruttenberg 2005). Cette caractéristique confère aux murènes la capacité de se disperser sur de longues distances et donc une importante connectivité génétique des populations au sein et entre provinces biogéographiques. Les Muraenidae sont par ailleurs les premiers poissons récifaux connus pour être génétiquement homogènes au sein de l'Indo-Pacifique (Reece *et al.* 2010).

Habitats

La majorité des murénidés vivent dans les mers tropicales et subtropicales. Ces poissons fréquentent préférentiellement les eaux sublittorales et récifales peu profondes (Bardach *et al.* 1959 ; Chave et Randall 1971 ; Abrams et Schein 1986), mais peuvent

également occuper les hauts-fonds rocheux de la zone intertidale jusqu'à plus de 200 m. Cachés dans les anfractuosités du corail, ce sont des organismes peu visibles au mode de vie discret (Abrams *et al.* 1983 ; Böhlke *et al.* 1989 ; Böhlke et Mc Cosker 2001 ; Randall 2005 ; Gilbert *et al.* 2005).

La plupart des individus restent invisibles au fond de leur abri, faisant de rares incursions diurnes. Toutefois, certaines espèces de grande taille sortent parfois la tête hors de leur trou et peuvent donc être aperçues en journée. Adultes et juvéniles sont généralement hautement phylopatriques et territoriaux, fidèles à une petite surface de récif (généralement quelques mètres, Böhlke *et al.* 1989). Le temps de résidence dans un même abri n'est pas bien connu, mais semble être variable entre les espèces, de l'ordre de moins d'un jour à plusieurs mois (Abrams *et al.* 1983 ; Abrams et Schein 1986 ; Fishelson 1997 ; Young et Winn 2003). Communément considérés comme étant des animaux solitaires, plusieurs observations soulignent la haute tolérance des murènes pour et par d'autres poissons et invertébrés du récif. Des regroupements inter et intraspécifiques de murènes ont été à plusieurs reprises recensés, donnant naissance au terme de « fosses à murènes » (Abrams *et al.* 1983 ; Abrams et Schein 1986).

Comportement et régime alimentaire

Ce sont des carnivores de haut rang trophique de la plupart des écosystèmes coralliens (Parrish *et al.* 1986 ; Hixon et Beets 1993 ; Carr et Hixon 1995). De par leur forme et leur comportement, ces prédateurs sont parfaitement adaptés pour chasser la cryptofaune évoluant à l'intérieur même du réseau cavitaire (Harmelin-Vivien 1979). Le régime alimentaire de plusieurs espèces récifales a été précédemment décrit par l'analyse des contenus stomacaux (Hiatt et Strasburg 1960 ; Randall 1967 ; Hobson 1968, 1974 ; Merceron 1969 ; Vivien 1973 ; Harmelin-Vivien 1979). De jour comme de nuit, les murènes se nourrissent principalement de poissons et de crustacés (brachyoures et crevettes), et plus occasionnellement de céphalopodes (Santos et Castro 2003 ; Gilbert *et al.* 2005 ; Hiatt et Strasburg 1960 ; Chave et Randall 1971). Certaines espèces peuvent également consommer de petits invertébrés tels que des microcrustacés (amphipodes, isopodes) et des annélides polychètes (*Echidna nebulosa*, *Gymnothorax undulatus*, Harmelin-Vivien 1979). Selon leur taille, ces carnivores sont capables de consommer de grandes proies (Randall 1967 ; Parrish *et al.* 1986 ; Yukihira *et al.* 1994 ; Young et Winn 2003). Malgré un travail préliminaire certain, le régime alimentaire de ces poissons reste encore peu documenté et méconnu.

Le degré de digestion souvent avancé des contenus stomacaux, mais également le faible nombre d'échantillons disponibles (dû à la collecte difficile des poissons et au nombre important d'estomacs vides), expliquent les difficultés rencontrées pour obtenir une identification poussée des proies, au niveau de l'espèce par exemple.

De nombreux auteurs considèrent que leur activité de chasse est principalement nocturne (Hiatt et Strasburg 1960 ; Starck et Davis 1966 ; Randall 1967 ; Collette et Talbot 1972), bien que leurs habitudes soient en réalité encore peu connues. D'autres scientifiques les qualifient plutôt de prédateurs opportunistes, chassant à l'affût et attendant qu'une proie appropriée passe à leur portée pour s'en saisir (Vivien 1973 ; Hobson 1974 ; Harmelin-Vivien 1979), ou cherchant activement de jour comme de nuit des proies sorties de leur abri (Abrams et Schein 1986). Des scènes de chasse en plein jour ont par exemple été relatées par plusieurs auteurs ayant observés des murènes (*Gymnothorax pictus*) en abondance et sortant sur les rochers pour capturer leurs proies (*Grapsus tenuicrustatus* ou crabe de rochers, Lieske et Myers 1994 ; Graham *et al.* 2009). Les murènes pourraient également être, au même titre que d'autres grands prédateurs, des organismes « nettoyeurs » des écosystèmes en chassant en particulier les organismes blessées ou perturbés (Hobson 1968).

La majorité des espèces est pourvue de systèmes de chémoréception performants, leur permettant de détecter par olfaction la nourriture à l'intérieur des cavités coralliennes (Uchihashi 1953 ; Bardach et Winn 1959 ; Bardach *et al.* 1959 ; Bardach et Lowenthal 1961 ; Kapoor et Ojha 1972 ; Bardach et Villars 1974 ; Abrams *et al.* 1983 ; Fishelson et Tannenbaum 1991 ; Tannenbaum *et al.* 1992 ; Gerking 1994). Néanmoins, alors que certaines espèces semblent chasser par olfaction (*Siderea* et *Echidna*), d'autres semblent plutôt favoriser la vue (*Gymnothorax* et *Lycodontis*) (Fishelson 1995).

Les murènes sont généralement perçues comme étant des chasseurs solitaires. Pourtant, plusieurs études ont révélé l'existence d'interactions entre les murènes et d'autres poissons récifaux au moment de la chasse (Fricke 1972 ; Karplus 1978 ; Montgomery 1975 ; Dubin 1982 ; Abrams *et al.* 1983 ; Abrams et Schein 1986 ; Vail *et al.* 2013 ; Naumann et Wild 2013). Ces associations mutualistes facultatives (ou protocoopération) auraient pour but d'améliorer les performances de chasse. Le cas le plus connu est celui de l'association entre mérous et murène ; la forme de leur corps permet aux murènes de prospecter facilement les anfractuosités du corail, ce qui fournit aux mérous l'accès à des proies alimentaires difficiles à

capturer ou non accessibles usuellement (Montgomery 1975). Ce type d'association peut augmenter l'abondance des prises en comparaison d'une chasse solitaire. Toutefois, l'avantage conféré aux murènes reste encore peu compris. Celles-ci pourraient juste jouer le rôle d'espèce « nucléus », offrant aux autres prédateurs opportunistes un meilleur rendement lors d'une chasse. Une telle association pourrait même s'avérer être au désavantage des murènes en cas de compétition (Craig et Erisman 2010).

Dangerosité : info ou intox ?

De par leur taille et leur capacité à infliger des blessures traumatiques, les murènes sont classées parmi les animaux dits « dangereux » (Maillaud et Lefèvre 2008). Le comportement agressif occasionnel de certains individus pourrait contribuer à perpétuer la traditionnelle mauvaise réputation de ces poissons acquise dès l'Antiquité gréco-romaine, une époque durant laquelle les esclaves étaient soi-disant jetés en pâture dans les fosses à murènes. Peu d'informations sont en réalité disponibles à ce sujet : quelques cas de morsures ont été répertoriés dans la littérature dont la plupart restent superficielles (Riordan *et al.* 2004). Certaines espèces semblent accompagner leur morsure de venin (*G. albimarginatus*, Randall 2005), favorisant alors la nécrose des plaies. La majorité des blessures se produisent lorsque les plongeurs posent leurs mains dans des trous occupés par des murènes (Randall 2005), ou lorsque celles-ci sont attirées par de la nourriture apportée par les plongeurs. Peu de données sont disponibles sur le comportement des grandes murènes adultes, toutefois les espèces ou individus de petite taille semblent davantage éviter la confrontation en battant en retraite (Riordan *et al.* 2004).

Intérêt commercial

Les murènes sont des poissons assez peu commercialisés ; seules quelques espèces sont exploitées à Taiwan (*Gymnothorax javanicus*, Tsai *et al.* 2009), ou trouvées occasionnellement sur les marchés aux poissons des pays Méditerrannéens, du Vietnam, d'Okinawa (Hatooka et Randall 1992) et encore de Nouvelle-Calédonie. La chair de la murène est réputée bonne et sans arrêtes par certains amateurs. Néanmoins, de nombreux cas d'intoxication alimentaire appelée « ciguatera » ont été recensés dans plusieurs pays, rendant ces poissons impropres à la consommation (Chan *et al.* 2011). En outre, sa pêche professionnelle est rendue difficile par ses mœurs ; bien que leur récolte via divers moyens

(flèches de harpons, canne à pêche, pièges et chaluts) soit possible, il n'est définitivement pas rentable d'aller chercher les murènes dans chacun de leurs repères rocheux.

I-2.1.b Les congres (Congridae)

Généralités

La famille des Congridae rassemble 196 espèces de poissons (congres, hétérocongres et autres) appartenant à 32 genres (Nelson 1994 ; Smith 1999 ; Eschmeyer et Fong 2013). L'apparition de ces poissons remonte au Crétacé supérieur (-99,6 à -65,5 Ma, Berg 1958). Ces espèces exclusivement marines, sont présentes dans les Océans Atlantique, Indien et Pacifique. Avec 23 espèces recensées (Tab. 1.1), les Congridae sont assez faiblement représentés en Nouvelle-Calédonie (Fricke *et al.* 2011). A l'échelle de l'ichtyofaune côtière de l'île, ils se placent au-delà des 20 familles les plus représentées en nombre d'espèces (Fricke *et al.* 2011). Néanmoins, cette famille révèle un taux d'endémisme non négligeable en Nouvelle-Calédonie, avec trois espèces endémiques à l'île (soit 13 % des espèces recensées, Fricke *et al.* 2011).

Description morphologique

Les Congridae couvrent une gamme de taille plutôt moyenne, ne dépassent généralement pas 1,50 m. Certains congres peuvent toutefois atteindre pour les plus gros individus près de 3 m (*Conger conger*). Ces poissons se parent d'une coloration peu variable, passant de l'uni crème, marron, gris à noir, et souvent légèrement soulignée par une bordure noire au niveau des nageoires dorsales et anales (Castle 1986). Leur corps allongé dépourvu d'écailles est de forme quasi cylindrique dans sa partie antérieure. La tête est pourvue d'un museau émoussé à pointu, d'yeux bien développés et d'une bouche modérément large caractérisée par la présence de lèvres charnues sur ses bords. Les dents de la mâchoire, bien que de formes variables selon les genres, sont typiquement petites, coniques, tranchantes, multi ou unisériées, mais rarement crochues. La fente branchiale se positionne en avant ou sous la base de la nageoire pectorale et une ligne latérale complète longe l'ensemble du corps. Les nageoires dorsales et anales très développées sont jointes pour former une queue fine et élancée relativement fragile et facilement endommageable. Les nageoires pectorales sont le plus souvent proéminentes (Allen *et al.* 2003 ; Randall 2005). La famille des Congridae se

subdivise en trois sous-familles de morphologie et d'écologie totalement différentes (Congrinae ou congres [112 sp.] / Hétérocongrinae ou Hétérocongres appelés communément « anguilles de jardins » [34 sp.] / Bathymyrinae [50 sp.] ; Eschmeyer et Fong 2013).

Les congres (Congrinae) se distinguent des autres Congridae par plusieurs aspects. Leur corps modérément allongé se compose d'une queue plus longue que la tête et le tronc combinés, de nageoires pectorales bien développées et d'une nageoire caudale présente bien que souvent réduite. Au niveau de la tête, le museau est plus long que le diamètre de l'œil, la bouche légèrement oblique et les dents sont bisériées, la rangée externe formant un bord en cisaille (Fig. 1.17). Comme souligné chez certaines espèces, un dimorphisme sexuel au niveau de la taille peut exister (chez *C. conger* les femelles sont plus grandes que les mâles, Cau et Manconi 1983).

Reproduction

Bien que les congres constituent une composante importante des zones côtières et des plateaux continentaux externes des écosystèmes marins, leur reproduction est très peu connue. Seules quelques informations se rapportant à des espèces de milieux tempérés sont disponibles (*Conger oceanicus*, *C. conger*). Celles-ci se reproduisent principalement dans les eaux profondes ou tempérées, ce qui induit des phénomènes de migrations de populations durant ces périodes d'accouplement et de ponte (Lythgoe et Lythgoe 1971 ; Cau et Manconi 1983). Ces poissons gonochoriques ne se reproduisent qu'une seule fois au cours de leur vie, produisant des millions d'œufs, et meurent après la reproduction (Lythgoe et Lythgoe 1971 ; Bagenal et Kenney 1973 ; Wheeler 1978, 1985 ; Cau et Manconi 1984).

A l'issue de la reproduction, les Congridae donnent naissance comme tous les poissons anguilliformes à une larve leptocephale de longue durée de vie au stade pélagique (Lythgoe et Lythgoe 1971 ; Wheeler 1985 ; Bauchot et Saldanha 1986 ; Miller *et al.* 2006). Comme pour tous les poissons anguilliformes marins, les larves leptocéphales de congres migrent du milieu océanique au milieu estuarien lors de leur métamorphose (Otake *et al.* 1994, 1997 ; Cheng et Tzeng 1996 ; Arai *et al.* 1997, 1999, 2002 ; Marui *et al.* 2001 ; Correia *et al.* 2003, 2004).

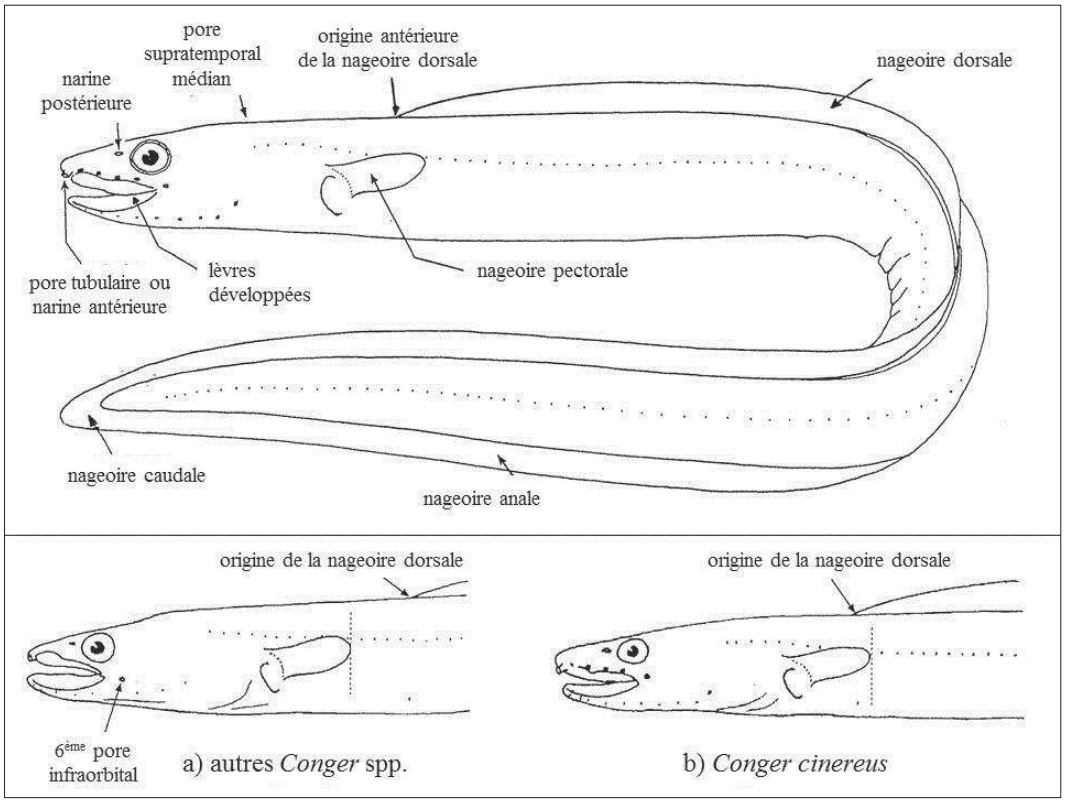


Figure 1.17 : Description morphologique d'un congre (Congridae). Détail des différences anatomiques de la tête entre les trois sous-familles A) Congrinae, B) Heterocongrinae et C) Bathymyrinae (Fiche FAO, Castle 1983).

Ecologie

Présents en mers tropicales à tempérées, les congres vivent généralement dans les eaux marines peu profondes et affectionnent les substrats durs comme meubles (Cohen *et al.* 1990). Ils vivent principalement sur le plateau et la pente de la barrière récifale, mais ils peuvent parfois être observés sur la côte. En de plus rares occasions, certains individus peuvent également se trouver en eaux profondes (200-400 m, Menezes *et al.* 1998).

Ce sont des prédateurs actifs, chassant principalement de nuit des proies benthiques près du fond ou des espèces benthopélagiques présentes dans la colonne d'eau (Morato *et al.* 1999). Leur régime alimentaire se compose majoritairement de poissons, mais également de crustacés et de mollusques (céphalopodes). Certaines espèces peuvent également consommer de petits crustacés tels que les isopodes, les amphipodes et les stomatopodes (*C. cinereus*, Harmelin-Vivien 1979). Leur alimentation peut varier dans sa composition en fonction de la zone géographique (Cau et Manconi 1984 ; Macpherson 1981) et du type d'habitat (Morato *et al.* 1999 ; Cau et Manconi 1984).

L'écologie des congres contraste radicalement avec celle d'autres espèces de Congridae, comme les hétérocongres (Hétérocongrinae). En effet, ces derniers sont visibles de jour comme de nuit au niveau des grandes plaines et pentes sableuses, où ils forment des colonies plus ou moins importantes. Les « anguilles de jardins » ne sont pas mobiles et vivent dans le sable, dont seulement une partie du corps sort pour s'alimenter de plancton (Allen *et al.* 2003 ; Randall 2005).

Réputation et intérêt commercial

Comme la murène, les congres n'attaque que très rarement mais peuvent montrer un comportement plus agressif s'ils se sentent importunés ou s'ils sont blessés, auquel cas ils peuvent occasionner des morsures profondes.
Dans de nombreux pays, les congres sont des poissons à valeur commerciale (*C. conger* aux Açores et en Irlande, Morato *et al.* 1999 ; O'Sullivan *et al.* 2003). De par leur faible taux de reproduction, ces espèces sont toutefois très sensibles à l'exploitation. Ce poisson commercial est apprécié dans certaines régions pour sa chair ferme et un peu grasse. Le congre se pêche surtout à la palangre ou en chasse sous-marine, mais il peut également être capturé aux nasses et plus accessoirement au chalut.

I-2.1.c Les poissons-serpents (Ophichthidae)

Généralités

La famille des Ophichthidae rassemble 318 espèces de poissons-serpents réparties en 52 genres (Tab. 1.1, Nelson 2006 ; Eschmeyer et Fong 2013). Ce groupe monophylétique est apparu entre le début du Tertiaire et l'Eocène inférieur (-65 Ma à –35 Ma, Berg 1958) et se compose de poissons vivant dans tous les environnements aquatiques (eau douce, eau saumâtre, eau marine).
Seules 28 espèces de poissons-serpents sont recensées en Nouvelle-Calédonie, dont trois sont endémiques (soit plus de 10 % d'endémisme, Fricke *et al.* 2011). Malgré une faible représentativité apparente, les Ophichthidae se placent tout de même au 18ème rang des familles les plus diversifiées à l'échelle de l'ichtyofaune côtière de l'île (Fricke *et al.* 2011).

Description

Les Ophichthidae arborent des colorations très diverses, variant de l'uni clair ou foncé à des patrons très différents (points, bandes ou barres). Ces poissons sont généralement plus foncés dorsalement que ventralement. Leur corps dépourvu d'écailles est particulièrement allongé (serpentiforme à vermiforme), cylindrique dans sa partie antérieure et compressé ou cylindrique postérieurement (Fig. 1.18). Une ligne latérale complète composée de pores bien développés sur la tête et le corps en suit le prolongement. Leur tête est pourvue d'un museau pointu, d'yeux de taille variable (de bien développés à rudimentaires) ainsi que d'une bouche modérée à large. Les dents de la mâchoire sont de forme et de disposition variables, de forme pointues, coniques ou molariformes et placées sur une à trois rangées ou par plaques sur le palais. La narine tubulaire antérieure est proche de l'extrémité du museau, tandis que la narine postérieure sur trouve généralement sur la lèvre ou crée une ouverture dans la bouche. L'ouverture branchiale ronde ou en fente se trouve en position latérale au milieu du corps ou en position ventrale. Cette région branchiale est renforcée par de nombreux rayons branchiostégaux (15 à 49 paires) qui se chevauchent ventralement pour former une structure en « panier » libre de l'arc hyoïde. Les nageoires dorsales, anales, pectorales et caudales sont présentes ou absentes selon l'espèce. En cas d'absence de la nageoire caudale, l'extrémité de la queue est souvent dure et pointue.

Cette famille se subdivise en deux sous-familles (Myrophinae [60 sp.] / Ophichthinae [258 sp.], Eschmeyer et Fong 2013), différenciables morphologiquement par la finition de la queue (Fig. 1.18).

Ecologie générale

De nouveau, peu de données sont disponibles sur la reproduction des poissons-serpents. Certaines espèces habitant les herbiers (d'estuaires, de mangroves, de récifs) sont réputées pour migrer en pleine mer lors de la période de frai (*Myrophis punctatus*) et donner naissance à une larve pélagique leptocéphale (Smith et McCosker 1999). La larve leptocéphale migre à son tour vers les estuaires et les baies peu profondes lors du processus de recrutement, puis elle se transforme en juvénile (Warlen et Burke 1990).

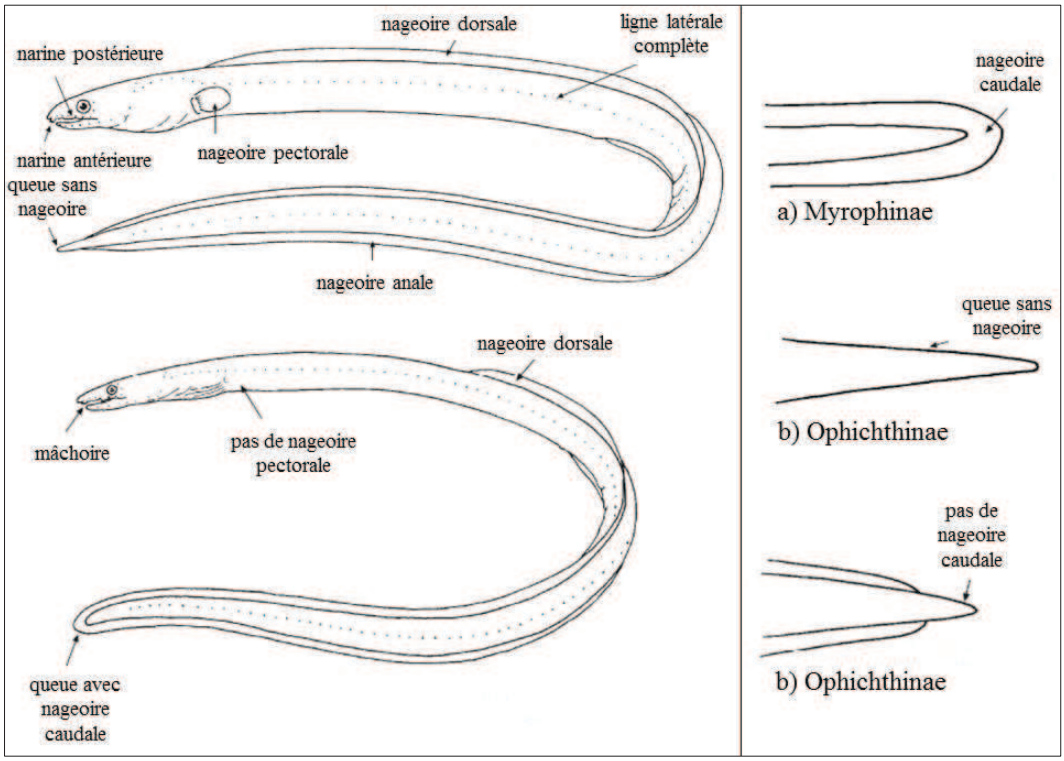


Figure 1.18 : Description morphologique des poissons-serpents (Ophichthidae). Détail des différences anatomiques entre les deux sous-familles a) Myrophinae et b) Ophichthinae *(Smith et McCosker 1999)*.

Les poissons-serpents sont présents dans les eaux tropicales à tempérées chaudes, et plus généralement dans les eaux continentales qu'insulaires. Même si ce sont des poissons plutôt côtiers (< 200 m de profondeur), certaines espèces vivent en eaux profondes à plus de 700 ou 800 m. Les Ophichthidae fréquentent donc une grande variété d'habitats, allant des estuaires meubles aux récifs coralliens, en passant par les eaux intermédiaires. Certaines fréquentent même les rivières (Smith et McCosker 1999).

La plupart des espèces de poissons-serpents vivent enfouies dans le sédiment ou cachées dans les anfractuosités du récif (Randall 2005). Leurs caractéristiques morphologiques (forme du museau, de la queue et du corps cylindrique et musclé) sont parfaitement adaptées à ce mode de vie atypique. Seul un genre fait exception à la règle avec son mode de vie totalement pélagique (*Benthenchelys,* Smith et McCosker 1999). Ce sont des prédateurs de petits poissons, de petits crustacés (crabes et amphipodes) et d'annélides polychètes (Randall 1967 ; Harmelin-Vivien 1979), qui utilisent leur odorat et balaient le substrat à l'aide de leur queue pour chasser leurs proies majoritairement de nuit (Allen *et al.* 2003 ; Araujo *et al.* 2009).

Les Ophichthidae comptent le plus grand nombre d'espèces d'Anguilliformes et sont pourtant parmi les espèces les plus méconnues et les moins étudiées de ce genre. En outre, leur mode de vie cryptique et leurs activités plutôt nocturnes, les poissons-serpents n'ont pas de valeur commerciale. Toutes ces raisons expliquent en grande partie la grande méconnaissance et le désintérêt général pour ces poissons.

I-2.2 Pourquoi ce modèle d'étude ?

Les communautés de poissons coralliens sont parmi les assemblages de vertébrés les plus diversifiés au monde (Choat et Bellwood 1991 ; Caley 1995). Une telle diversité complexifie l'identification et la quantification de cette ichtyofaune. Les nombreuses espèces de petite taille ou cryptiques sont d'autant plus difficiles à prendre en compte (Munday et Jones 1998). Par conséquent, leur contribution au sein des communautés ichtyologiques et dans les processus écologiques sont encore largement méconnus (Gilbert *et al.* 2005). Les poissons anguilliformes en sont le parfait exemple. De par leur habitat discret et leur activité plutôt nocturne, l'observation et la collecte de ces poissons s'avèrent rares et ardues (Shipp 1986 ; Kulbicki 1997). Hormis les anguilles (Anguillidae), peu de données sur leur densité, leur biologie et leur rôle au sein des écosystèmes récifaux sont disponibles dans la littérature en comparaison d'autres groupes de Téléostéens (Bardach 1959 ; Bardach *et al.* 1959 ; Smith et Tyler 1972 ; Christensen et Winterbottom 1981 ; Brock 1982 ; Abrams et Schein 1986 ; Parrish *et al.* 1986 ; Fishelson 1997 ; Young et Winn 2003 ; Böhlke et McCosker 2001 ; Gilbert *et al.* 2005). Beaucoup de questions restent donc encore sans réponse ; quels sont les traits d'histoire de vie de ces poissons ? Quelle place tiennent-ils dans les communautés récifales et quels rôles jouent-ils au sein des écosystèmes récifaux ?

Malgré le manque d'intérêt à l'égard de ces poissons, quelques études ont tout de même souligné l'importance de leur abondance et de leur rôle écologique (Christensen et Winterbottom 1981 ; Gilbert *et al.* 2005). En Nouvelle-Calédonie, alors qu'il est admis que la diversité des poissons côtiers du Territoire est bien évaluée, de récentes études ont mis en évidence que la diversité des poissons anguilliformes était jusqu'alors largement sous-estimée (Ineich *et al.* 2007). Plus de 30 espèces d'anguilliformes ont notamment été recensées pour la première fois dans les eaux calédoniennes ces 10 dernières années, pour une richesse totale de

139 espèces. La diversité et l'abondance des poissons anguilliformes en Nouvelle-Calédonie soulignent la pertinence de travaux de recherches sur ces poissons si particuliers. Au-delà d'une meilleure compréhension de la biologie et de l'écologie du modèle, l'étude de ces poissons permet également de répondre à de plus larges questions environnementales. En effet, leur place de prédateur de haut rang dans les écosystèmes coralliens leur confère un intérêt majeur dans l'étude du cheminement de la matière organique au sein des réseaux trophiques. De plus, dans un contexte environnemental comme celui de la Nouvelle-Calédonie, le statut des poissons anguilliformes (prédateurs, poissons sédentaires) peut s'avérer favorable à la détection et au suivi d'une éventuelle contamination des réseaux trophiques par divers polluants.

I-2.3 Portrait des espèces étudiées

La détermination des poissons anguilliformes au niveau de l'espèce est encore difficile, de par leur extrême variabilité inter et intraspécifique, et parce que la taxonomie actuelle manque cruellement de caractères discriminants. Certains caractères morphologiques sont prioritairement utilisés pour l'identification des individus adultes, tels que l'élongation relative du corps, la position des nageoires dorsales et anales, la position de l'anus, le nombre moyen de vertèbres (prédorsal-préanal-total), la position de la narine, la disposition des dents et leur morphologie ou encore le patron de coloration (Böhlke 1997 ; Böhlke *et al.* 1989). Certains critères, comme ces deux derniers par exemple, peuvent changer facilement au cours de la croissance, c'est pourquoi l'identification au stade juvénile est plus difficile. La taxonomie de ces poissons, et en particulier celle des murènes de l'Indo-Pacifique, reste largement incomplète avec beaucoup de remaniements des genres et des espèces ces dernières années. La description des espèces ci-dessous est tirée des principaux écrits disponibles sur ces organismes (Castle 1986 ; Böhlke *et al.* 1999 ; Allen *et al.* 2003 ; Randall 2005 ; Smith et McCosker 1999).

La stratégie d'échantillonnage utilisée pour ce travail (*cf.* II-3.1.b) permet de recueillir une cinquantaine d'espèces de poissons anguilliformes sur les 139 présentes en Nouvelle-Calédonie (Brischoux *et al.* 2007b). Un travail exhaustif sur l'ensemble de ces anguilliformes n'étant pas envisageable, seules les espèces les plus abondantes de l'échantillonnage ont fait l'objet de cette étude. En outre, la diversité des régimes alimentaires des poissons a également

été un critère déterminant dans le choix des modèles, de façon à couvrir les différentes voies possibles des transferts de matière au sein des réseaux trophiques. Au total 18 espèces de poissons anguilliformes ont été étudiées (15 espèces de murènes, 1 groupe de congres et 2 espèces de poissons-serpents), dont deux majeures, *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp.

I-2.3.a Gymnothorax chilospilus

Gymnothorax chilospilus, Bleeker 1865 (Anguilliformes, Muraenidae, Muraeninae), est une petite espèce de murène dont la taille moyenne est de l'ordre de 30 cm (Randall 2005) et qui atteint au maximum 50,5 cm (Chen *et al.* 1994, Fig. 1.19 et 1.20).
Cette espèce tropicale marine a été répertoriée en Océan Indien (Mozambique, Seychelles, Archipel des Chagos) ainsi que dans le Pacifique Indo-Asiatique (Sumatra, îles Moluques, îles Ryukyus, Philippines, Papouasie Nouvelle-Guinée, Australie, Tahiti). *G. chilospilus* est une espèce benthique (Munby 2005), solitaire, qui vit généralement dans les crevasses et fissures des platiers récifo-lagonaires des eaux peu profondes et de la pente externe (de 0 à 45 m, et généralement dans moins de 5 m, Randall 1985 ; Kuiter et Tonozuka 2001).
Le premier signalement de cette espèce en Nouvelle-Calédonie a été faite par Rivaton *et al.* en 1990. Son abondance sur le Territoire semble être plus forte en Province nord (Fricke *et al.* 2011).

Très peu d'informations sont disponibles sur la biologie et l'écologie de cette espèce. Deux études menées en parallèle de ce travail de recherche ont apporté de nouvelles données sur la croissance et la dispersion des populations de Nouvelle-Calédonie (étude des traits d'histoire de vie par otolithométrie, Fig. 1.21, Lepetit 2012), ainsi que sur l'existence d'un dimorphisme sexuel au sein de cette espèce (Bunel 2012). Les conclusions avancées par Lepetit (2012) semblent indiquer l'existence d'une seule population présente dans tout le lagon néo-calédonien, au sein de laquelle est dénotée une forte variabilité individuelle de la croissance. Une croissance différentielle entre les individus mâles et femelles a également été mise en évidence, avec une croissance plus rapide des mâles dès l'âge d'un an. Ces résultats concordent avec les conclusions obtenues par Bunel (2012), mettant en évidence un dimorphisme sexuel morphologique chez *G. chilospilus*.

Diagnose :

- **vertèbres** *(prédorsal-préanal-total)* **:** 5-49-124 ;
- **mâchoire :** dents antérieures de la mâchoire supérieure (la plus longue) sur 1 rangée / dents antérieures de la mâchoire inférieure usuellement sur 2 rangées (rangée intérieure plus longue / chez les femelles : 2 rangées de dents sur le côté avec la rangée intérieure contenant 1 à 3 longues dents (pas chez mâle) ;
- **position de la nageoire / anus :** nageoire dorsale plus proche de l'ouverture branchiale que du coin de la bouche / anus avant la moitié du corps ;
- **coloration :** varie du brun clair à blanchâtre, finement tacheté de brun foncé, avec minimum deux rangées longitudinales de tâches noires à brunes dendritiques parfois jointes pour former des barres irrégulières ;
- **caractères distinctifs :** plusieurs pores de la mâchoire fréquemment encerclés de points blancs / tache brun foncé au coin de la bouche précédée par une large tache blanche sur la lèvre inférieure continue sur la mâchoire supérieure.

Figure 1.19 : Critères d'identification de *Gymnothorax chilospilus (Böhlke 1999 ; Randall 2005)*.

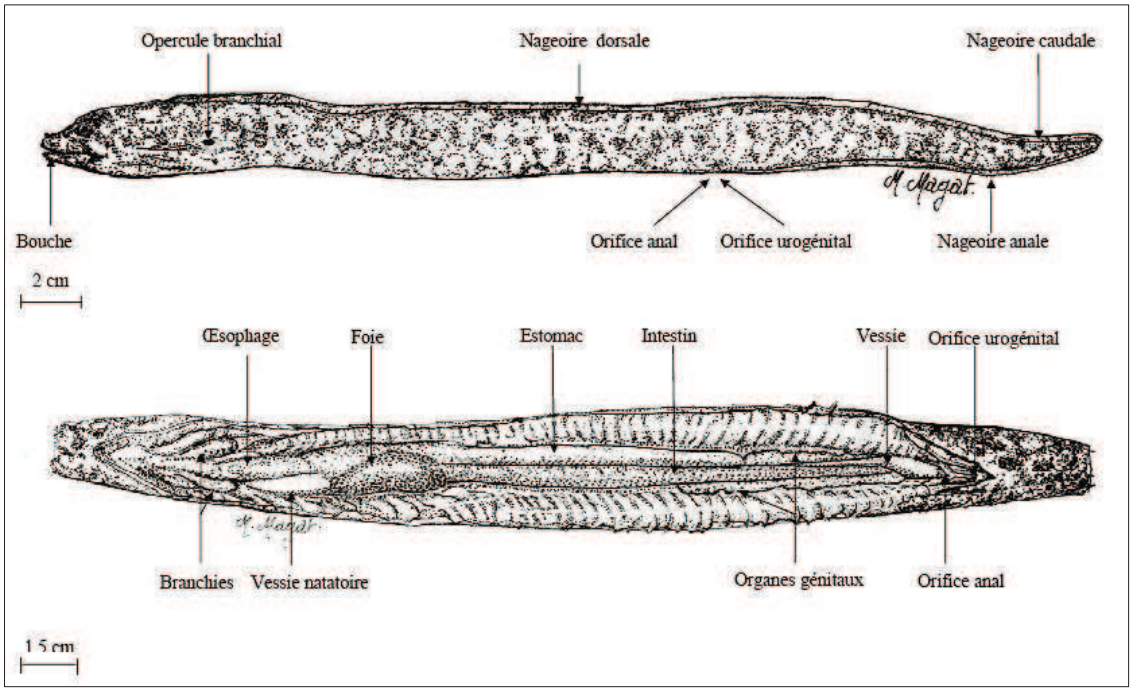


Figure 1.20 : Morphologie générale (en haut) et anatomie interne (en bas) de *G. chilospilus (réalisation Komornicki-Magat, IRD, Bunel 2012)*.

Le corps ainsi que la mâchoire des individus mâles sont de plus grande taille que chez les femelles. De plus, les femelles possèdent des canines sur la mandibule et le maxillaire, absentes chez les mâles, ce qui augmente le nombre de dents chez ces dernières (Fig. 1.22). Enfin cette étude sera, à notre connaissance, la première à tenter de déterminer le régime alimentaire et le rôle écologique de *G. chilospilus*.

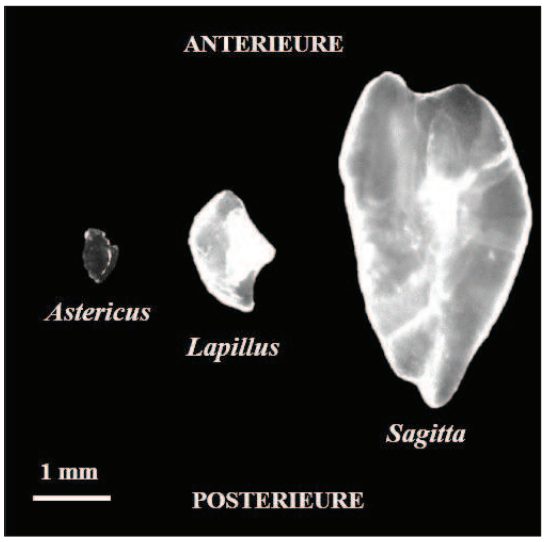


Figure 1.21 : Otolithes (Astericus, lapillus et sagitta) de G. *chilospilus (Lepetit 2012)*.

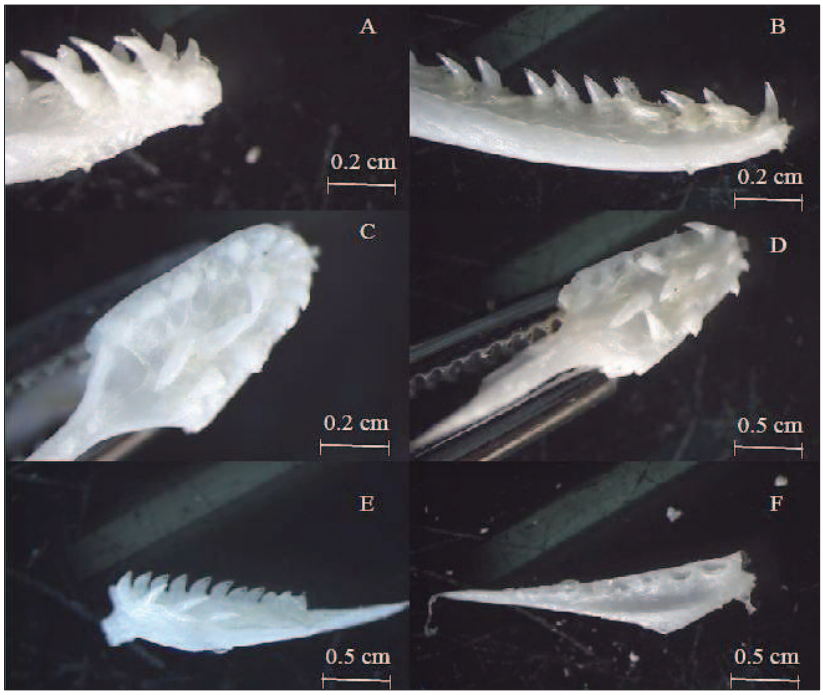


Figure 1.22 : Comparaison de la dentition de chaque partie de la mâchoire des individus mâles (B, D, F) et femelles (A, C, E) chez *G. chilospilus*. De haut en bas : mandibule, prémaxillaire, maxillaire *(Bunel 2012)*.

I-2.3.b Conger spp.

Trois espèces de congres sont répertoriées en Nouvelle–Calédonie : *Conger cinereus*, *C. wilsoni* et *C. verreauxi* (Fricke *et al.* 2011).

Conger cinereus Rüppell, 1828 (Anguilliformes, Congridae, Congrinae) est un congre mesurant en moyenne 50 cm et dont la taille maximale atteint 1,30 m (Castle 1986 ; Smith 1999, Fig. 1.23). Cette espèce tropicale est largement distribuée dans l'Indo-Pacifique (Mer Rouge, Afrique de l'Est, Marquises, îles de Pâques, Japon et îles d'Ogasawara, Australie et îles Lord Howe 32°N-47°S, 24°E-140°W, Fricke 1999) et dans l'Océan Indien (île de la Réunion, Quéro et Saldanha 1995 ; Letourneur *et al.* 2004).

Diagnose :

- **vertèbres** *(prédorsal-préanal-total)* **:** 139 à 146 ;
- **mâchoire :** 2 rangées de dents, dont celles de la rangée externe sont rapprochées et compressées pour former un bord en cisaille ;
- **rayons pectoraux :** 15-21 ;
- **pores de ligne latérale** (avant anus) **:** 36-41 ;
- **position de la nageoire :** origine de la dorsale au niveau de la moitié antérieure de la pectorale ;
- **coloration :** gris brunâtre avec parfois des barres grises foncées à noir de nuit ;
- **caractères distinctifs :** bande noirâtre au dessus et parallèle à la lèvre supérieure / nageoires médianes avec marge noire prédominante / nageoires pectorales avec souvent une zone noirâtre / pore en arrière et au-dessus de l'angle de la bouche.

Figure 1.23 : Critères d'identification de *Conger cinereus (Castle 1986 ; Smith 1999 ; Randall 1985)*.

C. cinereus affectionne les platiers récifaux tout comme les herbiers des lagons peu profonds (Myers 1991 ; Munby 2005). Il peut également être observé sur la pente externe jusqu'à 80 m de profondeur (Lieske et Myers 1994), et fréquente parfois les eaux saumâtres telles que les estuaires, les baies sableuses et les mangroves (Fishelson 1971). En journée, ce

congre vit caché dans les cavités (amas de bloc de la levée détritique, formations construites du platier interne et surtout pâtés coralliens des mares de l'herbier) et recherche probablement activement des proies à l'intérieur même du réseau cavitaire récifal. La nuit, ce chasseur sort à découvert pour capturer les proies des herbiers ou des chenaux du platier interne émergeant du sédiment ou des cavités voisines (Harmelin-Vivien 1979). C'est un prédateur solitaire benthique qui se nourrit de crustacés (Brachyoures) et de poissons (Harmelin-Vivien 1979).
La première description de l'espèce en Nouvelle-Calédonie a été faite par Fowler en 1928, précédemment décrit comme *Conger* sp. par Jouan (1861) et comme *C. marginatus* (non Valenciennes dans Eydoux et Souleyet, 1850) par Jouan (1879). Cette espèce est répartie tout autour de la Nouvelle-Calédonie (Fricke *et al.* 2011).

Conger wilsoni (Bloch et Schneider, 1801) (Anguilliformes, Congridae, Congrinae) une espèce ne dépassant pas 1,50 m (Castle 1986, Fig. 1.24). Cette espèce tropicale est présente dans l'ouest de l'Océan Indien (Sud du Mozambique au Cap de bonne espérance, Maldives, Réunion ; Quéro et Saldanha 1995 ; Letourneur *et al.* 2004), ainsi que dans le Pacifique Ouest (Australie, Nouvelle-Zélande) et peut-être au Japon. *C. wilsoni* est une espèce démersale de substrat dur (May et Maxwell 1986) fréquentant les eaux côtières marines du plateau continental ainsi que les estuaires, dans une gamme de profondeur inférieure à 30 m (Castle 1986). La première description de *C. wilsoni* en Nouvelle-Calédonie a été faite par Castle en 1964. Cette espèce est principalement distribuée en Province Nord (Fricke *et al.* 2011).

Diagnose :

- **vertèbres** *(prédorsal-préanal-total)* **:** 140 à 142 ;
- **rayons pectoraux :** 15-19 ;
- **position de la nageoire :** origine de la dorsale au niveau de l'extrémité de la pectorale ;
- **coloration :** gris brunâtre dorsalement, blanc crème ventralement ;
- **caractères distinctifs :** large marge sombre sur les nageoires médianes / pore sensoriel en arrière de la bouche dans le prolongement de la fente buccale.

Figure 1.24 : Critères d'identification de *Conger wilsoni (Castle 1986 ; Smith 1999 ; Randall 1985)*.

Conger verreauxi Kaup, 1856 (Anguilliformes, Congridae, Congrinae) est une espèce dont la taille moyenne avoisine 1,25 m et dont la taille maximale atteint 2,0 m (Gomon *et al.* 1994, Armitage *et al.* 1994) (Fig. 1.25). Cette espèce tempérée a été répertoriée dans l'est de l'Océan Indien (Australie Occidentale) ainsi que dans le Pacifique Sud-Ouest (Nouvelle-Zélande). *C. verreauxi* vit en milieu récifal et fréquente les milieux rocheux du plateau continental.

Son premier recensement en Nouvelle-Calédonie a été réalisé par Castle (1964) et sa distribution se concentre en Province Nord (Fricke *et al.* 2011). Bien que cette espèce ne puisse être omise avec certitude des échantillons de congres récoltés, *C. verreauxi* est probablement beaucoup moins représenté que *C. wilsoni* et C. *cinereus* (espèce vraisemblablement majoritaire) compte tenu de ses caractéristiques morphologiques (taille), de son habitat préférentiel et de sa distribution géographique en Nouvelle-Calédonie.

Figure 1.25 : *Conger verreauxi (photos © SeaFIC, © B. Coates).*

I-2.3.c Les autres espèces modèles

(références : Castle 1986 ; Böhlke et al. 1999 ; Allen et al. 2003 ; Randall 2005 ; Smith et McCosker 1999).

Parmi les Muraenidae (Muraeninae):

❖ ***Gymnothorax albimarginatus* (Temminck et Schlegel, 1846)** (Fig 1.26.a)

- *distribution :* espèce tropicale (Pacifique – Japon, Taiwan, Indonésie, Hawaï, Samoa, îles de la Société) ;
- *habitat :* espèce marine benthique / crevasses récifales lagonaires et des pentes externes (profondeur 30-180 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 100 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 5-92-189 / queue mince et effilée / haute nageoire dorsale dont l'origine se trouve entre le coin de la bouche et l'ouverture branchiale ;

- *mâchoire :* dents sur 1 rangée, longues et espacées / rangée médiane de 3 longues canines en avant de la mâchoire supérieure / dents antérieures des adultes ciselées basalement ;
- *coloration :* marron clair avec la marge des nageoires blanche / pores des mâchoires blancs / iris pâle ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Rivaton *et al.* (1990) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* rencontrée partout sur la Grande Terre, mais semble rare aux Loyautés.

❖ ***Gymnothorax eurostus*** **(Abbott, 1860) (**Fig 1.26.b)

- *distribution :* antitropicale, autour de 15° de l'équateur (Japon, Taiwan, Hawaï, Seychelles, Pacifique Est – du Costa Rica et de l'île de Pâques au Chili, Océan Indien – sud du Mozambique et Mauritanie) ;
- *habitat :* espèce marine benthique / crevasses récifales (profondeur 0-75 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 60 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 5-48-120 / anus antérieur au milieu du corps ;
- *mâchoire :* dents maxillaires bisériées, avec les séries internes et externes de longueur égales / dents intermaxillaires disposées en séries périphériques / séries de dents médianes et séries intermédiaires sur chaque côté (entre les séries médianes et périphériques) ;
- *coloration :* hautement variable, parfois couvert de petits points blancs avec des points noirs superposés, parfois tacheté de façon irrégulière / tête tachetée et présence de points pâles sur la queue non étendus en barres irrégulières (sauf exception parfois sur les nageoires) ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Rivaton *et al.* (1990) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* rencontrée partout sur la Grande Terre, mais semble rare aux Loyauté.

❖ ***Gymnothorax fimbriatus*** **(Bennett, 1832)** (Fig. 1.26.c)

- *distribution :* tropicale, 30°N - 28°S (Seychelles aux îles de Micronesie, Mauritanie, îles de la Société (Polynésie Française), îles Marquises, Japon sud-ouest à la côte Est Australienne) ;
- *habitat :* espèce marine, eaux saumâtres récifales / lagons, platiers récifaux et pente récifale, vivant dans les crevasses récifales ou débris offrant un abri dans le lagon (profondeur 0-45 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 80 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 5-53-132 / anus légèrement antérieur au milieu du corps / origine de la nageoire dorsale légèrement antérieure à l'ouverture branchiale ;
- *mâchoire :* mâchoires étroites, l'inférieure légèrement incurvée / dents en avant sur une rangée, les canines de la mâchoire supérieure alternant avec de petite dents pointues / courte rangée interne de canines sur le côté de la mâchoire supérieure / 2 paires de longues canines antérieurement dans la mâchoire inférieure ;
- *coloration :* 2 à 3 rangées de points obliques derrière l'œil / rangée de points le long de la base de la nageoire anale / points sur la partie postérieure de la nageoire dorsale formant des bandes obliques / tête généralement plus foncée que le corps, avec des variations parfois jaunâtre et verdâtres / grand point blanc au coin de la bouche ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Fourmanoir (1981) comme *Lycodontis fimbratus* et par Whithley (1961) comme *L. melanospilus* (non Bleeker, 1955) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* « cosmopolite ».

❖ ***Gymnothorax margaritophorus* Bleeker, 1864** (Fig. 1.26.d)

- *distribution :* Indo-Pacifique (Afrique de l'Est aux îles de la Société, nord des îles Ryukyu, Sud de la Grande Barrière Australienne) ;
- *habitat :* espèce marine / platiers récifaux et pente externe (profondeur 1-45 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 70 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 6-59-129 / anus avant la moitié du corps ; origine de la nageoire dorsale sur la tête, plus près de l'ouverture branchiale que du coin de la bouche ;
- *mâchoire :* avant de la mâchoire supérieure contenant 3 rangées de dents, la rangée externe de chaque côté possédant 3 à 4 canines et de petites dents intercalées et la rangée intermédiaire avec 2 canines / côtés de la mâchoire supérieure possédant une rangée externe de petites dents et une rangée interne de 4 larges dents / mâchoire inférieure avec une seule rangée de petites dents sur chaque côté et 2 paires de canines à l'avant ;
- *coloration :* corps marron pâle à jaunâtre, tacheté et irrégulièrement parsemé de hachures brunes à blanchâtres devenant plus distinctes vers la queue / série longitudinale de 2 à 7 larges patches foncés s'étendant dorsalement à l'œil et s'amenuisant en partie postérieure / une rangée unique de généralement 3 points allongés derrière les yeux / coin de la bouche foncé ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Rivaton *et al.* (1990) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* « cosmopolite ».

❖ ***Gymnothorax moluccensis* (Bleeker, 1864)**

- *distribution :* espèce tropicale (Indo-Pacifique Ouest – Mer Rouge, Indonésie, Mer de Corail, Océan Indien) ;
- *habitat :* espèce marine / eaux récifales peu profondes (profondeur 5-15 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 45 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 6-61-134 / anus au-delà du milieu du corps ;
- *coloration :* marron foncé avec des petits points blancs espacés (taille et pattern des points plus ou moins uniforme le long du corps) ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Ineich *et al.* (2007).

❖ ***Gymnothorax pindae* Smith, 1962** (Fig. 1.26.e)

- *distribution :* Indo-Pacifique (Afrique de l'Est aux îles de la Société, Japon, îles Marshall, Hawaï, Sud au Sud-Est de la Grande Barrière de Corail en Australie) ;
- *habitat :* espèce marine / platiers récifo-lagonaires (profondeur 1-45 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 40 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 6-44-121 / corps court et robuste avec une queue effilée / anus antérieur au milieu du corps / origine de la nageoire dorsale entre l'extrémité de la bouche et l'ouverture branchiale ;
- *mâchoire :* dents finement ciselées (compressées et triangulaires) sur 1 rangée / usuellement 2 dents médianes en avant de la mâchoire supérieure, la première courte et conique, la seconde est une mince canine ;
- *coloration :* corps et nageoires marron foncé devenant noir en partie postérieure (queue et nageoires) / anneau marron foncé diffus autour de l'œil ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Rivaton *et al.* (1990) et Kulbicki *et al.* (1994) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* « cosmopolite ».

❖ ***Gymnothorax reticularis*** **Bloch, 1795** (Fig. 1.26.f)

- *distribution :* Seychelles et Indo-Pacifique ouest (de la Mauritanie au Sud du Japon et en Indonésie) ;
- *habitat :* espèce marine / substrat sablo-graveleux (jusqu'à 100m de profondeur)
- *morphologie :* taille maximale de 60 cm ;
- *coloration :* larges bandes foncées distinctes chez les juvéniles et bien séparées chez les adultes ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Ineich *et al.* (2007).

❖ ***Gymnothorax undulatus*** **(Lacepède [ex Commerson], 1803)** (Fig. 1.26.g)

- *distribution :* Mer Rouge, Afrique de l'Est à Hawaï, îles Australes, Panama, nord au sud-ouest du Japon ;
- *habitat :* espèce marine / platiers récifaux, lagons et pentes récifales (profondeur 0-26 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 100 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 5-53-132 ;
- *coloration :* pâle jaunâtre avec de larges taches brun foncé irrégulières / larges points joints postérieurement pour former des barres irrégulières étendues aux nageoires / haut de la tête souvent verdâtre-jaune ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Fourmanoir et Laboute (1976) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* « cosmopolite ».

Parmi les Muraenidae (Uropterygiinae) :

❖ ***Cirrimaxilla formosa*** **Chen et Shao, 1995** (Fig. 1.26.h)

- *distribution :* subtropicale (Pacific Nord-Ouest - Taiwan) ;
- *habitat :* espèce marine / récifale (profondeur 0-5 m) ;
- *morphologie :* taille maximale 17 cm / corps très robuste, musclé, elliptique antérieurement, compressé postérieurement / museau pointu, bouche large (faiblement prognathe et légèrement incurvée vers le haut) ;
- *mâchoire :* canines crochetées ;
- *coloration :* fauve avec de nombreuses bandes brunes tigrées ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* par Séret *et al.* (2008) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* îles Bélep et lagon nord, Grand Passage, nord-est de la Grande Terre, Province Nord, sud-ouest de la Grande Terre, Province Sud ;

❖ ***Scuticaria tigrina*** **(Lesson, 1828)** (Fig. 1.26.i)

- *distribution :* tropicale 28°N-18°S (Indo-Pacifique - Afrique de l'Est aux îles de la Société, nord des Philippines et Taiwan, Hawaï - Pacifique Centre-Est – Mexique, Costa Rica et Panama) ;
- *habitat :* espèce marine / récifale, milieux sableux et rocheux (profondeur 0-20 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 120 cm / vertèbres (prédorsal-préanal-total) 164-164-173 / corps allongé / anus postérieur, la queue représentant moins de 1/3 de la longueur totale ;
- *mâchoire :* rangée externe de petites dents / 5 rangées de dents à travers l'avant de la mâchoire supérieure, les 3 rangées moyennes contenant chacune 3 canines / côté de la

machoire supérieure avec une rangée interne de 4 à 9 canines / avant de la mâchoire inférieure avec une rangée interne de 3 à 8 canines de chaque côté
- *coloration :* claire à jaunâtre / corps couvert de proéminents points noirs ou taches ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* comme *Uropterygius tigrinus* par Rivaton *et al.* (1990) ;
- *distribution en Nouvelle-Calédonie :* sur toute la Grande Terre.

❖ ***Uropterygius supraforatus*** (Fig. 1.26.j)

- *distribution :* tropicale (Maldives, Taiwan, îles de Micronésie, Samoa, Hawaï) ;
- *habitat :* espèce marine / récifale (profondeur 1-37 m) ;
- *morphologie :* taille maximale de 70 cm / vertèbre 102-107-120 / anus avant ou au niveau du milieu du corps / tête courte, narine postérieure formant un tube court au-dessus du milieu de l'œil ;
- *mâchoire :* dents aiguisées multi-sériées en 5 à 7 rangées, remplissant presque la bouche entière et progressivement plus longue vers l'intérieur ;
- *coloration :* pâle à marron clair / recouverte de petits points marrons unis en barres ou rangées verticales distinctes / narines blanches ;
- *premier recensement en Nouvelle-Calédonie :* cette étude.

Cas des identifications incertaines :

- 3 murènes *Uropterygius* sp1, sp2, sp3 *(cf. macrocephalus* ?) *;*
- 9 poissons-serpents *Muraenichthys* sp. *(cf. schulztei* ?) ;
- 5 poissons-serpents Ophichthidae sp1.

Figure 1.26 : Liste des espèces étudiées : (a) *Gymnothorax. albimarginatus*, (b) *G. eurostus*, (c) *G. fimbriatus*, (d) *G. margaritophorus*, (e) *G. pindae*, (f) *G. reticularis*, (g) *G. undulatus*, (h) *Cirrimaxilla formosa*, (i) *Scuticaria tigrina*, (j) *Uropterygius supraforatus (photos Fishbase, © Randall, © CSIRO, ©Shao).*

I-3 OBJECTIFS DE L'ETUDE

Les poissons récifaux constituent l'une des composantes les mieux connues de la diversité des lagons de Nouvelle-Calédonie. Néanmoins, de nombreuses questions restent encore sans réponse pour de nombreuses espèces au mode de vie cryptique. En ciblant les poissons anguilliformes, cette étude apporte tout d'abord de nouvelles informations sur ces organismes encore méconnus (habitat, régime alimentaire, *etc.*). Au-delà du simple intérêt porté à ces poissons, cette étude s'inscrit dans une démarche plus globale et vise à répondre à de grandes questions environnementales actuelles. En effet, il est aujourd'hui essentiel de percevoir les différents groupes d'espèces comme des ensembles fonctionnels interdépendants et interconnectés. Une meilleure compréhension des populations de poissons et du fonctionnement des écosystèmes dans lesquels ils évoluent est devenue l'un des enjeux majeurs de la conservation des ressources. L'objectif principal de cette étude est donc d'améliorer les connaissances sur les écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie, via l'étude de prédateurs de haut rang trophique que sont les poissons anguilliformes.

Les récifs coralliens de Nouvelle Calédonie font face depuis quelques décennies à une augmentation croissante des pressions anthropiques : démographie, urbanisation du littoral, élimination des eaux usées, industrialisation dont principalement l'exploitation du nickel, etc. Pourtant, leur impact sur la biodiversité reste encore globalement peu connu. Ces menaces qui planent sur la biodiversité du lagon néo-calédonien ne se situent pas, pour l'essentiel, au niveau de l'espèce, mais plutôt au niveau du fonctionnement de l'écosystème dont certains habitats sont originaux. Ce contexte local particulier justifie donc la nécessité d'entreprendre des études sur le fonctionnement de ces écosystèmes complexes, afin de mieux appréhender les flux et les apports terrigènes et urbains, nombreux et divers, auxquels ceux-ci sont soumis. Dans le but de répondre à l'ensemble de ces questions, ce travail de thèse s'est scindé en trois axes de recherche complémentaires :

- le premier axe vise à reconstruire l'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires, des sources de matière organique aux prédateurs que sont les poissons anguilliformes ;
- le second vise à établir pour la première fois les niveaux de contamination (métaux et polluants organiques) parmi les principaux maillons des réseaux trophiques précédents ;
- le troisième cherche à identifier et caractériser les voix d'intégration et de cheminement des contaminants au sein de ces réseaux trophiques, *via* la combinaison des informations recueillies dans les deux axes précédents.

Dans chacun de ces axes, un jeu de questions/hypothèses a été proposé, faisant office de feuille de route pour la suite des démarches de ce travail de recherche.

Axe 1 : Quelle est l'architecture des réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes ?

Dans ce premier axe seront étudiées les relations trophiques entre les organismes impliqués dans les écosystèmes récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes. Il s'agira tout d'abord de déterminer et de caractériser les sources de matière organique alimentant les réseaux et d'identifier les consommateurs des niveaux trophiques supérieurs, dont ceux constituant des proies pour les anguilliformes. Il s'agira également d'observer, si elle existe, la variabilité de l'architecture de ces réseaux en fonction de caractéristiques propres aux poissons (habitat, niche trophique, taille/âge) et de caractéristiques environnementales (localisation du site, saison). Ce premier axe de recherche permettra de conclure à la fois sur la place et le rôle des poissons anguilliformes au sein des réseaux trophiques, ainsi que sur l'influence potentielle des apports terrigènes la circulation de la matière organique au sein des réseaux trophiques récifaux.

Question 1 : quels sont les compartiments et les organismes impliqués dans les réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes ?

Hypothèse 1 : trois compartiments écologiques majeurs, composés d'organismes diversifiés, structurent les réseaux trophiques récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes.

Les trois compartiments écologiques impliqués sont les suivants (Fig. 1.27) :

- les sources de matière organique (MO) ; producteurs primaires et « pools » ou « réservoirs » de MO (niveau trophique 1). Elles sont nombreuses et parfois complexes, formées pour certaines de l'accumulation de matières d'origines diverses (marine ou terrestre, locale ou allochtone) ;
- les consommateurs primaires : invertébrés et poissons herbivores, détritivores et omnivores (niveau trophique 2) ;
- les consommateurs secondaires : invertébrés et poissons carnivores (niveau trophique 3).

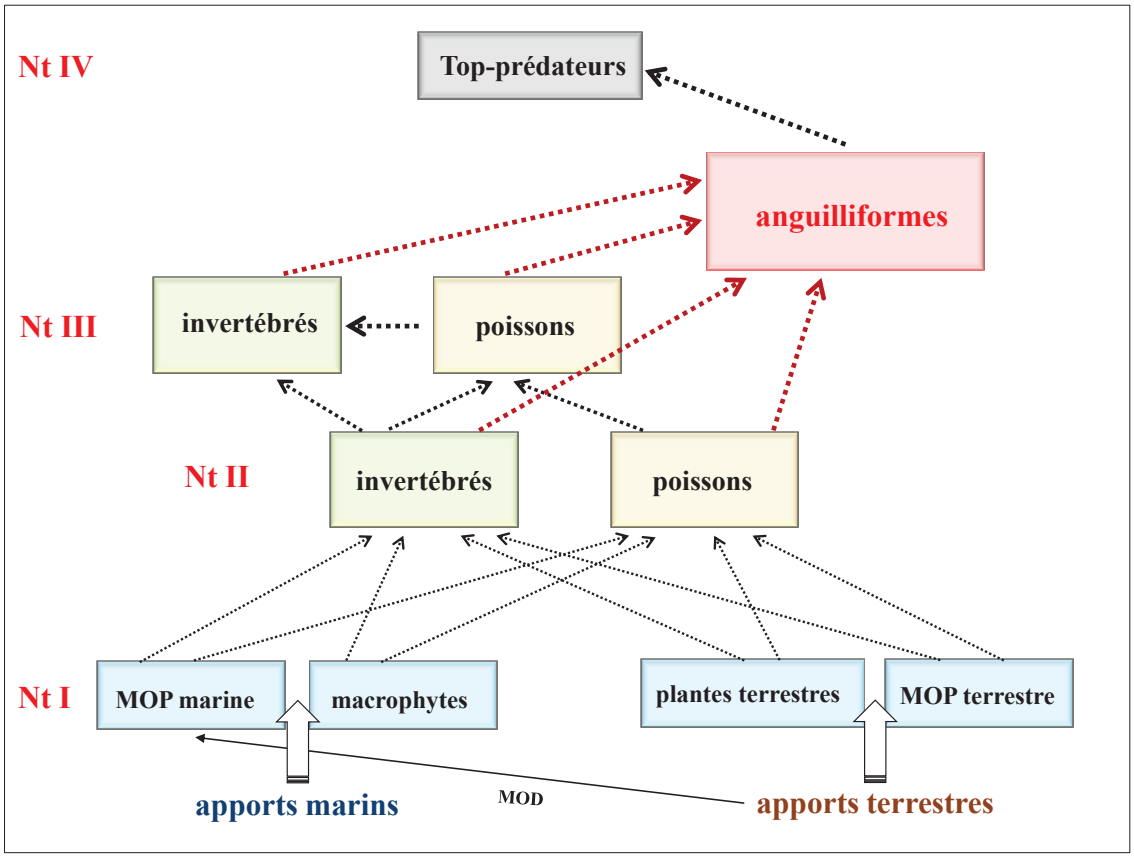


Figure 1.27 : Réseaux trophiques simplifiés des écosystèmes récifo-lagonaires comprenant les poissons anguilliformes. *Codification : MOP = matière organique particulaire ; MOD = matière organique dissoute ; NT = niveau trophique.*

Question 2 : A quel niveau trophique des réseaux se situent les poissons anguilliformes ?

Hypothèse 2 : les poissons anguilliformes sont des prédateurs de niveau trophique élevé, situé entre le niveau III et le niveau IV.

Les poissons anguilliformes sont des prédateurs de consommateurs primaires et secondaires (crustacés et poissons principalement). Ils sont donc placés à un haut rang trophique, positionné au-dessus du niveau trophique des consommateurs secondaire (NT III) et en-dessous de celui de leurs prédateurs (les serpents marins, NT IV - Fig. 1.27).

Question 3 : les différentes espèces d'anguilliformes appartiennent-elles à des réseaux trophiques distincts ?

Hypothèse 3 : les espèces d'anguilliformes montrant des caractéristiques biologiques et écologiques contrastées présentent une architecture différente de leurs réseaux trophiques.

Les espèces évoluant dans des habitats distincts (substrat corallien *vs.* substrat meuble) et de régimes alimentaires contrastés (macrocarnivores *vs.* piscivores) divergent au moins en partie dans les voies utilisées pour le transfert de la MO.

Question 4 : le statut trophique des poissons d'une même espèce varie-il en fonction de leurs caractéristiques individuelles ?

Hypothèse 4 : les sources d'alimentation et le niveau trophique de chaque individu sont modifiées lors des variations ontogéniques se produisant au cours de sa vie.

Certains paramètres intrinsèques, tels que l'âge/taille, le sexe ou encore la plasticité alimentaire de l'organisme, peuvent modifier le régime alimentaire d'un individu et donc influer sur la circulation de la MO au sein des réseaux trophiques.

Question 5 : les réseaux trophiques varient-ils dans l'espace et dans le temps ?

Hypothèse 5 : la structure des réseaux trophiques subit des variations spatio-temporelles.

Les différents compartiments écologiques (sources de matière organique, invertébrés et poissons) édifiant les réseaux trophiques vont varier (composition taxonomique, abondance) selon leur localisation au sein du lagon, et en particulier leur distance à la côte. De même, la saison peut modifier l'architecture des réseaux trophiques, en jouant sur les paramètres environnementaux et donc indirectement sur les organismes (influant en particulier les producteurs primaires).

Question 6 : l'influence des apports terrigènes sur les réseaux trophiques est-elle fonction de leur distance à la côte ?

Hypothèse 6 : l'influence des apports terrigènes sur les réseaux trophiques décroit selon un gradient côte-large.

Les apports terrigènes constituent une source de MO importante dans les réseaux trophiques côtiers, ce qui implique une autre architecture que celle des réseaux du large sous influence océanique.

Axe 2 : quels sont les niveaux de contamination des différents compartiments composant les réseaux trophiques ?

Ce second axe de recherche permettra de mettre en évidence l'existence et la nature d'une probable contamination (métaux ou polluants organiques) des organismes récifo-lagonaires. Cette contamination sera détectée à l'échelle des réseaux trophiques, par une quantification des concentrations en contaminants dans les principaux organismes et compartiments de ces réseaux, des sources de MO aux poissons anguilliformes. La variabilité

de cette contamination en fonction de l'espèce, des caractéristiques propres de chaque individu (habitat, niveau trophique, taille/âge) ou des conditions environnementales (localisation du site et saison) sera examinée.

Question 1 : les compartiments écologiques des écosystèmes récifo-lagonaires accumulent-ils des contaminants (éléments trace ou polluants organiques) ?

Hypothèse 1 : tous les maillons des réseaux trophiques récifaux sont soumis à une forte contamination en éléments traces et probablement également à des apports importants en polluants organiques.

Les eaux lagonaires calédoniennes sont soumises à des apports en contaminants divers, de par le contexte géologique et socio-économique de l'île. Les rejets anthropiques, issues des industries, de l'agriculture, ou encore des activités urbaines, s'ajoutent aux apports terrestres naturellement enrichis en éléments miniers (Co, Cr, Fe, Mn, Ni) et suggèrent par conséquent une forte contamination en éléments traces mais également en polluants organismes des organismes récifo-lagonaires.

Question 2 : ces taux de contamination varient-ils entre les différents compartiments et les différentes espèces de ces réseaux trophiques ?

Hypothèse 2 : le processus d'accumulation dépend des caractéristiques biologiques et écologiques de chaque espèce, et engendre donc des différences de concentrations entre les espèces d'un même réseau trophique.

Les compartiments de nature diverse (abiotique *vs.* biotique) et les organismes utilisant des voies d'accumulation distinctes (fraction dissoute *vs.* nourriture) ne concentrent ni les mêmes éléments, ni les mêmes proportions d'un même élément. Le processus de bioaccumulation[2] sera donc fonction des paramètres biologiques (morphologie, sexe, âge, *etc.*) et écologiques (habitat, alimentation) propre à chaque espèce. Par exemple, les compartiments abiotiques (sédiment et eau) sont les réservoirs transportant et stockant la matière organique et inorganique : ils concentrent donc potentiellement les plus fortes teneurs en contaminants déversés dans l'environnement. De même, le mode de vie benthique et sédentaire des poissons anguilliformes, ainsi que leur place de prédateurs de haut rang

[2] **bioaccumulation :** terme général décrivant le processus par lequel les contaminants sont absorbés par un organisme, soit directement *via* l'exposition à un milieu ou par la consommation d'aliments (Agence Américaine de protection de l'environnement, 2010, *http://www.epa.gov/*).

trophique dans la chaîne alimentaire, sont autant de facteurs potentiellement favorables à l'accumulation de contaminants par ces organismes.

Question 3 : ces taux de contamination varient-ils entre les individus d'une même espèce ?

Hypothèse 3 : le processus de bioaccumulation est fonction des caractéristiques intrinsèques à chaque organisme, et engendre donc des différences de concentrations entre les individus d'une même espèce.

Une variabilité intraspécifique prononcée de la contamination peut être expliquée par l'influence de paramètres biologiques (taille/âge, composition en lipides, *etc.*) et écologiques (source d'alimentation, niveau trophique, *etc.*) sur l'accumulation des contaminants par les organismes.

Question 4 : observe-t-on une variabilité spatiale et temporelle des taux de contamination détectés dans les différents organismes ?

Hypothèse 4 : les concentrations en contaminants sont variables en fonction des sites et de la saison.

Les facteurs environnementaux tels que la distance à la côte ou la saison peuvent jouer sur l'origine et la quantité des contaminants présents dans l'environnement.

Axe 3 : comment se fait l'intégration et le cheminement des contaminants au sein de ces réseaux ?

Ce troisième axe sera consacré à la caractérisation des contaminations auxquelles les poissons anguilliformes et les réseaux trophiques récifo-lagonaires les incluant sont soumis. Ce dernier axe de recherche permettra de conclure sur la capacité des contaminants à s'intégrer et cheminer au sein des réseaux trophiques.

Question 1 : quels facteurs déterminent l'intégration des contaminants dans les écosystèmes récifo-lagonaires ?

Hypothèse 1 : l'intégration des contaminants au sein des réseaux trophiques est dépendante de leur nature et des organismes impliqués.

Les propriétés physico-chimiques des contaminants déterminent fortement leurs capacités à s'intégrer dans les chaînes alimentaires (biodisponibilité). De plus, l'aptitude des contaminants à cibler les plus faibles comme les plus hauts niveaux trophiques est liée aux propriétés intrinsèques des organismes impliqués dans ces réseaux trophiques (voies d'acquisition, capacité de stockage ou d'élimination).

Question 2 : les concentrations en éléments traces augmentent-elles le long des réseaux trophiques récifo-lagonaires ?

Hypothèse 2 : certains contaminants cheminent à travers les réseaux trophiques par processus de bioamplification[3].

Quelques éléments traces (Cs, Hg, Se) sont connus pour augmenter en concentration d'une proie à son prédateur tout au long des chaînes alimentaires.

Question 3 : les contaminants de nature différente (éléments traces *vs.* polluants organiques) présentent-ils le même comportement dans l'environnement ?

Hypothèse 3 : les contaminants de nature différente ne montrent pas les mêmes profils de contamination.

Les éléments traces et les polluants organiques, dont les propriétés physico-chimiques diffèrent, n'ont ni les mêmes cibles, ni les mêmes capacités de dispersion dans l'environnement. D'importantes différentes peuvent aussi exister entre des contaminants d'une même catégorie.

Ce manuscrit de thèse s'articule en sept chapitres répondant à ces différentes questions. Ce premier chapitre a permi d'appréhender le contexte général dans lequel s'inscrit cette étude, en présentant la zone d'étude qu'est la Nouvelle-Calédonie, ainsi que les poissons choisis pour modèles. Il sera suivi d'un second chapitre détaillant l'ensemble des matériels et des méthodes utilisés pour réaliser ce travail.

Les trois chapitres suivants exposeront les résultats obtenus pour chacun des trois compartiments majeurs composant les écosystèmes récifo-lagonaires : les sources de matières organiques, les consommateurs récifaux et les poissons anguilliformes. Afin d'apporter une description complète et aboutir à une meilleure compréhension du fonctionnement de chaque

[3] **Bioamplification :** processus par lequel les concentrations tissulaires d'un contaminant augmentent le long de la chaîne alimentaire *(Nowell et al. 1999)*.

compartiment, les points discutant des aspects trophiques et contamination seront développés parallèlement. Le chapitre III relatera donc la détermination des sources de MO à la base des réseaux trophiques, et détaille leur composition isotopique ainsi que leur degré de contamination par les métaux. Le chapitre IV dévoilera la place et l'importance des invertébrés et des poissons dans ces écosystèmes, en caractérisant leur position trophique et en évaluant leur niveau de contamination par les métaux. Enfin, le chapitre V aboutitera aux résultats obtenus pour les poissons anguilliformes (signatures isotopiques et contamination par les métaux et les polluants organiques).

Les derniers chapitres consisteront en une discussion sur les axes de recherches développés ; le chapitre VI concluera sur l'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie (Axe 1), tandis que le chapitre VII se penchera sur les aspects concernant la contamination de ces réseaux (Axes 2 et 3). Enfin, ce manuscrit s'achèvera par une conclusion générale et une mise en perspective de ces travaux de recherche.

CHAPITRE II

MATERIELS ET METHODES

(Photos : Jean-René Deleforterie)

II-1 SITES D'ETUDE

Cette étude a été réalisée dans le lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie (Province Sud). Trois raisons principales expliquent le choix de ce secteur : les moyens logistiques mis à notre disposition (proximité de l'UNC, infrastructures liées à la ville de Nouméa, *etc*.), la connaissance exhaustive des biocénoses de cette partie du lagon, ainsi que la forte abondance des populations de serpents marins dans cette région (les tricots rayés, *cf.* II-3.1.c).

II-1.1 Le lagon Sud

Le lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie est un grand lagon (5 000 km²), qui s'étend de Bourail au nord (sur la côte ouest) jusqu'à l'île des Pins au sud (Fig. 2.1). Sa largeur varie de quelques kilomètres au nord à plus de 40 km de large à l'extrémité sud, et sa profondeur est de quelques mètres à 80 m au sud (Salvat et Wilkinson 2008). Cette partie du lagon est protégée par un récif-barrière bien formé, interrompu par de nombreuses passes. Elle comprend des récifs frangeants, des îlots coralliens et des récifs intra-lagonaires dont le nombre augmente vers le sud. C'est la zone la plus complexe du système lagonaire du territoire, abritant un panel complet d'habitats (herbiers, îlots, récifs barrières, fonds gris, fonds blancs) et une grande diversité de formations récifales (Salvat et Wilkinson 2008). C'est également la zone la plus étudiée et la mieux connue de la Nouvelle-Calédonie. Bien que cette partie du lagon soit très protégée, renfermant le plus grand nombre et la plus grande surface de réserves marines du territoire (*cf.* I-1.3.c), elle doit aussi faire face aux très nombreuses pressions anthropiques liées à la présence des zones urbaines et industrielles (aménagement du littoral, fréquentation touristique, pêche, pollutions urbaines, activités minières).

Le lagon Sud se scinde en deux principales zones : le lagon Sud-Ouest appelé « Grand Nouméa » (GN) et le lagon Sud également nommé « Grand Lagon Sud » (GS) (Fig. 2.1). Ces zones diffèrent de par la géomorphologie de leurs récifs, la diversité de leurs organismes marins ainsi que par l'influence de pressions anthropiques aux alentours.

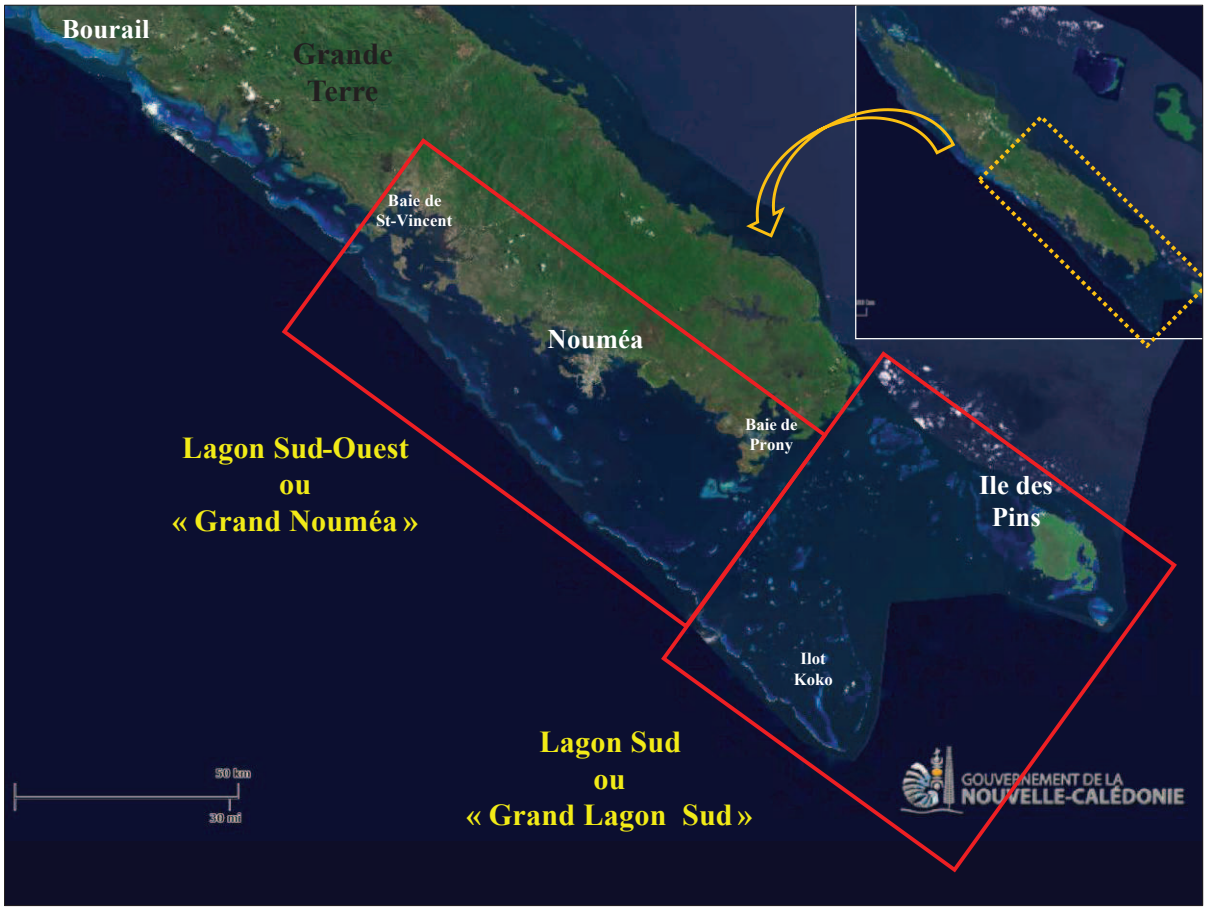


Figure 2.1 : Le lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie, scindé en deux principales zones : le « Grand Nouméa » (lagon Sud-Ouest) et le « Grand Lagon Sud » (lagon Sud) *(fond de carte georep.nc)*.

II-1.1.a Le « Grand Nouméa »

Le lagon Sud-Ouest de la Grande Terre, appelé communément le « Grand Nouméa » (Fig. 2.1), s'étend de la baie de St-Vincent au nord jusqu'au Grand Récif du sud ; 120 km de long sur 10 km de large au nord (à la passe de Uitoé) à 20 km au sud (au large de la baie de Prony). Ce lagon est délimité par l'îlot Kaé et l'îlot Signal, et par les passes de Dumbéa et de Boulari. Ces deux passes, larges et profondes, permettent notamment le passage des cargos de haute-mer.

Les types de fonds composant ce lagon sont variés, et comprennent trois grandes unités sédimentaires majeures (Andréfouët *et al.* 2005): les fonds envasés situés près des côtes (dans les baies et près des rivières), les fonds gris des parties centrales et plus profondes de la plaine lagonaire, et les fonds blancs d'arrière-récif, concentrés à de faibles profondeurs (1-5

m) et immédiatement au contact du récif-barrière ou autour des îlots et des platiers récifaux intra-lagonaires. D'autres types de fonds de répartition plus limitée sont également présents, tels que les champs de maërl, les herbiers, les algueraies et les biohermes à *Halimeda* ou encore les dalles calcaires (Andréfouët *et al.* 2005). De par la grande variété de ses habitats, mais également de par la richesse de sa faune et de sa flore, cette zone lagonaire est considérée comme étant une aire de conservation prioritaire (Salvat et Wilkinson 2008). A titre d'exemple, peuvent être citées les communautés d'algues (grandes algueraies de sargasses) d'une importante richesse, les mangroves remarquables (Dumbéa), ou encore les passes et les baies qui constituent une zone de reproduction d'espèces commerciales (perroquets, mérous) et d'espèces remarquables (requins).

Etant situé aux abords de la ville principale de Nouméa, le lagon du Grand Nouméa subit un fort niveau de pressions et de menaces (Salvat et Wilkinson 2008). La fréquentation touristique plus intense dans cette région, la forte pollution urbaine (rejet d'eaux usées), auxquelles s'ajoute la pollution industrielle et en particulier minière, sont autant de facteurs qui menacent la santé des récifs coralliens du lagon Sud-Ouest (Juncker 2006).

II-1.1.b Le « Grand Lagon Sud »

Le lagon Sud de la Grande Terre, appelé communément le « Grand Lagon Sud », se situe à l'extrême sud de la Nouvelle-Calédonie, du Grand Récif du Sud à l'extrémité sud du lagon au-delà de l'îlot Koko (Fig. 2.1). Cette sous-région sous influence océanique subit peu l'influence terrigène, excepté en ses zones côtières (baie de Prony et canal Woodin). Cette partie du lagon, baignée par des eaux moins chaudes, constitue une zone de transition entre la partie tropicale et les régions subtropicales voisines (Salvat et Wilkinson 2008). Ceci explique en partie l'originale diversité de sa faune et de sa flore « subtropicale» à tempérée. De plus, la présence régulière d'upwellings saisonniers favorise la présence d'espèces normalement profondes.

Le Grand Lagon Sud rassemble une faune originale et riche des faciès de sables blancs coralliens (à alcyonaires et gorgones) et de grandes prairies de caulerpes. Certaines zones remarquables concentrent également de très fortes biomasses de poissons, favorisant une forte reproduction de nombreuses espèces commerciales et un fort recrutement de crustacés (la

grotte Merlet, le récif Ciménia, les Cinq îles, le chenal des cinq miles). La côte, comme par exemple la baie de Prony et le canal Woodin, est particulièrement réputée pour sa grande originalité géomorphologique et sa diversité riche et unique en organismes (coraux, mollusques, éponges, échinodermes, poissons, requins, Salvat et Wilkinson 2008). En ce sens, le Grand Lagon Sud est également considéré comme étant une aire de conservation prioritaire (Salvat et Wilkinson 2008). Il constitue un site important de nidification des oiseaux marins, regroupe une forte concentration de dugongs, est réputé pour son « abondance » en grands requins et représente la plus grande richesse spécifique globale du benthos du Territoire. C'est également le principal site de reproduction des baleines à bosse en saison fraîche.

Etant éloigné des zones urbaines et industrielles, le Grand Lagon Sud ne subit qu'un niveau globalement faible de pressions et de menaces (Salvat et Wilkinson 2008). Cependant, la baie de Prony est soumise à un niveau plus élevé, de par la présence de l'usine minière du sud (Vale-NC).

II-1.2 Plan d'échantillonnage

Description des sites d'échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé dans les deux régions du lagon Sud de Nouvelle-Calédonie, le Grand Nouméa et le Grand Lagon Sud. Au sein de chaque zone d'étude, trois sites répartis sur un gradient côte-large ont été échantillonnés (Fig. 2.2) :

- sites du Grand Nouméa (de la côte à la barrière): le Kuendu beach (CO1), l'îlot Signal (IR1) et l'îlot Amédée (BR1).
- sites du Grand Lagon Sud (de la côte à la barrière): l'île Ouen (CO2), l'îlot Grand Mato (IR2) et l'îlot N'Da (BR2).

La campagne d'échantillonnage a été réalisée saisonnièrement sur l'année 2011, d'abord en période chaude (janvier à avril) puis en saison fraîche (août à septembre).

Les six sites présentés diffèrent de par leur morphologie (superficie, nature du substrat, végétation) et leur environnement récifal (superficie et profondeur du platier corallien, distance à la Grande Terre ou au récif-barrière) (Fig. 2.3) :

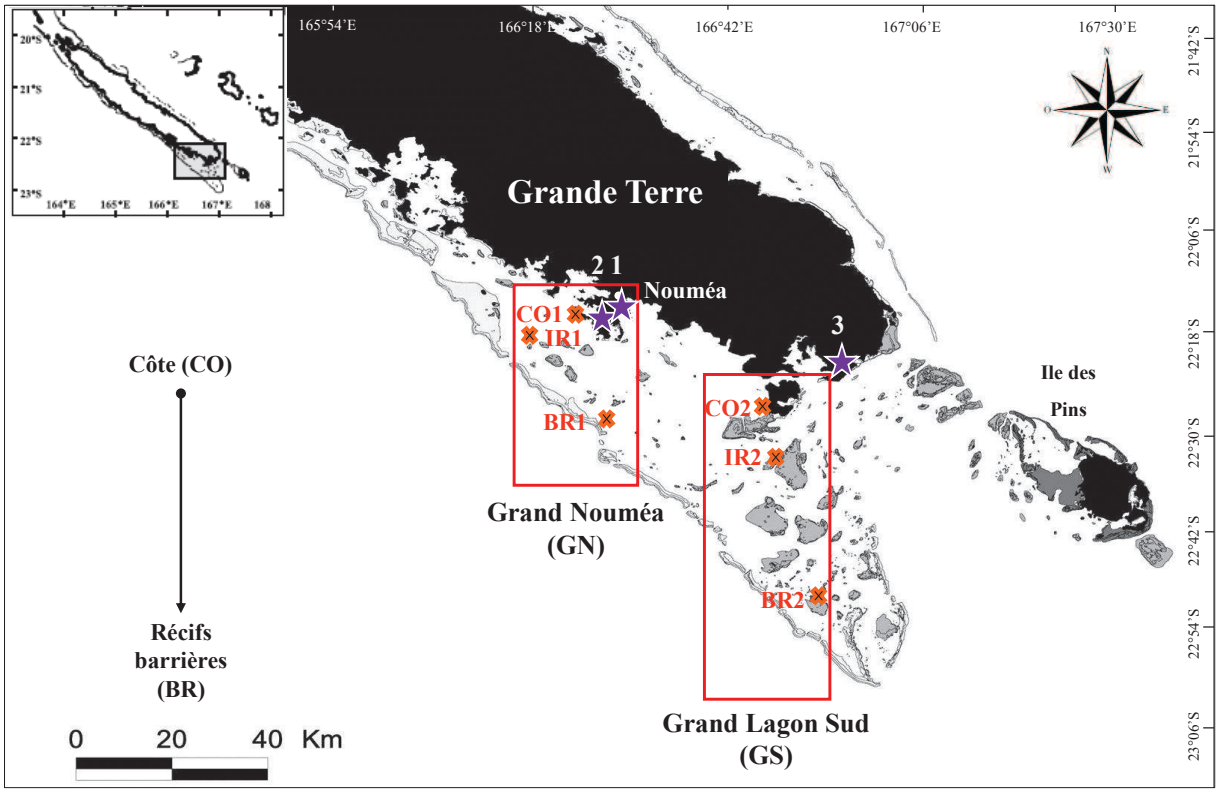


Figure 2.2 : Localisation des sites d'échantillonnages distribués sur deux gradients côte-large : le Kuendu Beach (CO1), l'îlot Signal (IR1) et l'îlot Amédée (BR1) au sein du Grand Nouméa et l'île Ouen (CO2), l'îlot Grand Mato (IR2) et l'îlot N'Da (BR2) au sein du Grand Lagon Sud. Codification : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières. Les étoiles indiquent les zones d'activités humaines telles que la zone industrielle de Ducos (1), l'usine de nickel la « SLN » de Nouméa (2) et l'usine « Goro-Nikel » du sud (3). Les terres émergées sont indiquées en noir, les aires grises représentant les récifs coralliens.

- *Le Kuendu Beach (CO1 - 22°15'S 166°23'E)* est un site côtier situé sur la péninsule de Nouville, proche du centre-ville de Nouméa. Ce récif frangeant lagonaire protégé se caractérise par un platier récifal et des herbiers (Annexe 2.1). Une petite formation marginale de mangrove le long de son littoral y est également présente. Sa pointe Nord est classée réserve marine spéciale depuis 1998, tandis que sa partie sud, constituée d'une plage en fond de baie, accueille une structure touristique permanente (complexe hôtel-restaurant). La fréquentation de cette plage est régulière et la pression humaine qui y est associée est par conséquent forte. En outre, la présence de la Grande Rade adjacente soumet également ce site aux influences non négligeables des pollutions urbaines et industrielles issues de la zone de Ducos et de la SLN (Fig. 2.2).

- *L'îlot Signal (IR1- 22°17'S 166°17'E)* est un site lagonaire intermédiaire, proche de la passe de Dumbéa (7,5 km) et se situant à environ 14 km de Nouméa. Ce massif corallien lagonaire est constitué d'un platier récifal et de massifs coralliens associés (Annexe 2.1). Cette zone est classée aire marine protégée (réserve spéciale) depuis 1989. Aucune activité touristique ne s'y est implantée, toutefois ce site reste l'un des îlots de Nouméa les plus fréquentés.

- *L'îlot Amédée (BR1 - 22°28'S 166°28'E)* est un site lagonaire proche de la barrière, localisé à proximité de la Passe de Boulari (3,5 km) et se situant à près de 22 km de Nouméa. Ce massif corallien lagonaire est constitué d'un platier récifal intertidal et de massifs coralliens associés (Annexe 2.1). Cette zone est classée aire marine protégée (réserve spéciale) depuis plus de 20 ans. Réputé pour son phare, c'est l'îlot le plus fréquenté de Nouvelle-Calédonie. En effet depuis près de 30 ans, une société calédonienne (société Mary D enterprises), organise des excursions journalières sur l'îlot et y pratique diverses activités commerciales récréatives (bateau fond de verre, plongée, restauration).

- *L'île Ouen (CO2 – 22°25'S 166°48'E)* est un site côtier, situé à moins d'un kilomètre de la côte de l'extrémité sud. Cette grande île (superficie de 37 km²) se trouve à la sortie de la baie de Prony, au sud du canal Woodin. Ce récif frangeant lagonaire protégé se caractérise par la présence d'un platier récifal (Annexe 2.2). Cette île est réputée pour l'abondance de tortues dans ses eaux, ainsi que pour son ancienne mine de jade. De plus, chaque année vers le mois d'août plusieurs centaines de baleines à bosse transitent aux abords de l'île. Cette haute terre est habitée à l'année par une population (environ 80 habitants en 2006) concentrée en un seul village. Sa position à la sortie de la baie de Prony, suggère une possible influence des activités minières de l'usine du Sud (Goro-Nickel) sur les eaux environnantes à l'île.

- *L'îlot Grand Mato (IR2 - 22°33'S 166°47'E)* est un site lagonaire intermédiaire, situé à plus de 20 km de la côte (baie de Prony). Ce massif corallien lagonaire est constitué d'une terrasse lagonaire peu profonde prolongée d'un platier récifal intertidal (Annexe 2.3). Le faciès montagneux de sa terre émergée en fait un site de nidification privilégié de certains oiseaux (Balbuzard). Par ailleurs, ses eaux enclavées et calmes constituent un parfait point

d'amarrage pour de nombreux bateaux plaisanciers. La fréquentation touristique y est donc non négligeable.

- *L'îlot N'Da (BR2 - 22°50'S 166°52'E)* est un site lagonaire proche de la barrière, à moins de 7 km d'une passe, et se situant à 51,5 km de la côte. Ce massif corallien lagonaire est constitué d'une terrasse lagonaire profonde prolongée d'un platier récifal (Annexe 2.3). C'est le site le plus reculé parmi ceux étudiés, *a priori* protégé de la fréquentation humaine et de l'impact des zones urbaines.

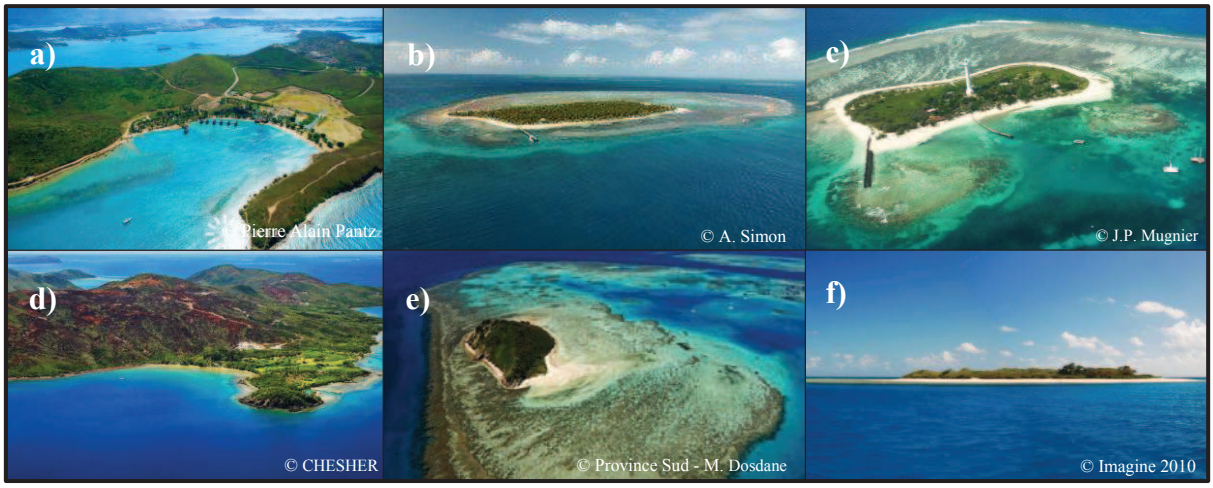


Figure 2.3 : Sites d'échantillonnage : a) Kuendu Beach (CO1), b) îlot Signal (IR1), c) îlot Amédée, d) île Ouen (CO2), e) îlot Grand Mato (IR2) et f) îlot N'da (BR2).

Contexte et bilan des missions

Les campagnes d'échantillonnage ont été réalisées en collaboration avec les équipes de la « Protection du lagon » de la Direction de l'Environnement (DENV) de la Province Sud. Leur soutien logistique dans le transport du matériel et l'organisation des missions a permis de mener à bien l'intégralité des missions prévues dans le plan d'échantillonnage de ce travail de thèse.

Au total 17 missions ont été opérées (74 jours de terrain, Annexe 2.4). Les 12 missions majeures du protocole (6 stations x 2 saisons) ont été opérées courant 2011 dans de très bonnes conditions. Tous les prélèvements prévus ont pu être réalisés, seuls les échantillons d'invertébrés de l'îlot N'Da en saison chaude n'ont pu être collectés pour des raisons logistiques. Compte tenu des moyens à notre disposition, des missions d'appoint sont venues compléter cet échantillonnage (trois missions en 2011 et deux début 2012, Annexe 2.4).

II-2 ECHANTILLONNAGE

II-2.1 Le suivi des communautés ichtyologiques cryptiques

II-2.1.a Des méthodes traditionnelles inadéquates

De nombreuses méthodes de recensement ont été développées dans le but d'étudier les communautés de poissons. Celles-ci se divisent en deux grandes catégories : les méthodes destructrices (filet, piège, fusil, explosifs et ichtyocides) et les méthodes non destructrices de comptage visuel (direct ou indirect *via* la vidéo, Brock 1954 ; Williams 1982 ; Choat et Bellwood 1985 ; Meekan *et al.* 1995 ; Meekan et Choat 1997). Ces dernières sont préférentiellement utilisées lors des études écologiques, afin de limiter l'impact sur les peuplements et le milieu. Parmi l'ensemble de ces techniques, les comptages *in situ* en plongée et l'empoisonnement par roténone se sont avérés être les deux méthodes les plus employées dans l'estimation de la densité et de la biomasse des assemblages de poissons coralliens.

La méthode de comptage visuel in situ

L'UVC (« Underwater Visual Census ») est une démarche rapide, peu onéreuse et adaptée à des habitats et des communautés variées. Vision instantanée des assemblages, cette technique permet de fournir dans une aire donnée une large collection d'informations biologiques sur la faune. Toutefois, même si l'UVC permet une évaluation raisonnable des espèces d'activité diurne exposées aux observateurs, cette méthode comporte de nombreux biais (la mobilité des poissons, l'expérience de l'observateur ou encore les dimensions des transects - Brock 1982 ; Harmelin-Vivien *et al.* 1985 ; Thresher et Gunn 1986 ; Fowler 1987 ; Smith 1988 ; Davis et Anderson 1989 ; St John *et al.* 1990 ; Watson *et al.* 1995 ; Thompson et Mapstone 1997 ; Sale 1997 ; Kulbicki 1998). De manière générale, toutes les variantes de comptages visuels sous-estiment les densités en poissons (Sale et Douglas 1981). Cela est d'autant plus vrai pour les petites espèces ou les espèces cryptiques ou nocturnes, pour lesquelles l'observateur est incapable d'évaluer précisément la diversité et l'abondance, en particulier dans les zones de fort relief topographique que sont les récifs coralliens (Willis 2001). En ce sens, l'UVC ne peut constituer une méthode précise d'échantillonnage de ces espèces (Jennings et Polunin 1995).

La méthode d'empoisonnement à la roténone

La roténone est une molécule organique faisant partie de la classe des ichtyotoxines, qui est naturellement produite par certaines plantes tropicales (*Derris elliptica*, Fabaceae). C'est un ichtyocide non sélectif qui cause l'asphyxie des poissons. Cette méthode s'avère très efficace dans l'échantillonnage d'une collection quasi complète de la communauté ichtyologique résidente (Smith 1973). Parfois ce produit est également employé pour établir des estimations de biomasse et de densité en poissons (Kulbicki 1990), toutefois son utilisation n'est pas sans poser de soucis, notamment de par son impact significatif à court terme sur les populations de poissons (Beckley 1985 ; Collette 1986 ; Schroeder 1989 ; Lardner *et al.* 1993). Ainsi, ce procédé s'avère inutilisable lors d'échantillonnages répétés, en zones protégées ou dans le cas d'espèces en déclin. Comme toute méthode, l'empoisonnement par la roténone présente quelques biais tels que l'incapacité d'échantillonner certains poissons (nage, prédation, inaccessibilité) ou encore les difficultés à évaluer la taille de l'aire affectée et donc de calculer une densité. Néanmoins, la roténone permet la capture des poissons enfouis ou habitant les interstices, qui quittent leur trou après empoisonnement (Randall 1963 ; Kulbicki 1990 ; Sayer *et al.* 1994). Ce procédé est donc considéré comme étant un meilleur moyen d'échantillonner les espèces cryptiques que l'UVC (Kulbicki 1990 ; Ackerman et Bellwood 2000). Cette théorie est discutée dans le cas des poissons anguilliformes. De multiples observations ont montré que ces poissons sont souvent les dernières espèces affectées par ce poison (Kulbicki 1990). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène : l'habitat particulier de ces organismes (matrice corallienne ou sable) favoriserait une tolérance à de faibles taux d'oxygène et donc une plus grande résistance aux effets du poison. De plus, il est probable que la mortalité induite dans les cavités ou sédiment rende impossible toute accessibilité à ces poissons une fois ceux-ci empoisonnés.

Quelle méthode employer ?

Malgré son efficacité, la roténone reste un agent destructeur dont l'utilisation pourrait mener à l'élimination plus ou moins brève de la communauté résidente de poissons (Willis et Roberts 1996 ; Polivka et Chotkowski 1998). Même si le sujet reste controversé, cette considération limite par conséquent le choix de son utilisation et explique pourquoi malgré les nombreux biais constatés par la plupart des investigateurs utilisant l'UVC, cette dernière technique a été largement préférée (Brock 1954 ; Odum et Odum 1955 ; Bardach 1959 ;

McVey 1970 ; Risk 1972 ; Key 1973 ; McCain et Peck 1973 ; Smith et Tyler 1972 ; Chave et Eckert 1974 ; Hobson 1974 ; Itzkowitz 1974 ; Jones et Chase 1975 ; Nolan *et al.* 1975 ; Gundermann et Popper 1975 ; Grovhoug et Henderson 1976 ; Brock *et al.* 1979). Quelques études ont tenté de mettre l'accent sur les organismes cryptiques en adaptant au mieux la méthode de l'UVC (Stewart et Beukers 2000 ; De Girolamo et Mazzoldi 2001 ; Gilbert *et al.* 2005) ou en combinant comptages visuels et emploi d'un ichthyocide (Christensen et Winterbottom 1981 ; Ackerman et Bellwood 2000 ; Willis 2001). Cependant, quelle que soit la méthode employée, la collecte et l'étude des poissons anguilliformes restent difficile à mettre en place. Dans le cadre d'une étude ciblée sur ces poissons au mode de vie si particulier, l'utilisation d'une nouvelle méthode, plus adaptée, semblait évidente.

II-2.1.b Stratégie « tricots rayés »

Principe de la méthode

Dès 2002, des recherches menées sur deux espèces de serpents marins présentes en Nouvelle-Calédonie, appelées localement tricots rayés (*Laticauda saintgironsi* et *L. laticaudata*), ont abouti à l'élaboration d'une nouvelle méthode d'échantillonnage des poissons anguilliformes. Les tricots rayés sont des prédateurs quasi-exclusifs de poissons anguilliformes. L'étude de leur régime alimentaire a donc permis de découvrir et de mettre au point la technique d'extraction par régurgitation de ces proies fraîchement ingérées (Heatwole 1999 ; Reed *et al.* 2002), mettant à disposition un large jeu de données sur les poissons anguilliformes. Les tricots rayés se sont avérés être d'excellents échantillonneurs naturels (Reed *et al.* 2002 ; Brischoux et Bonnet 2008), ainsi leur utilisation en tant que sentinelles et outil d'échantillonnage s'est révélée hautement efficace dans le cadre de l'étude de ces poissons (Brischoux et Bonnet 2009). Les premières conclusions ont mis en évidence le fait que ces organismes, en particulier les petites espèces de murènes, sont nettement plus abondants et plus diversifiés que suspecté auparavant avec l'utilisation de méthodes plus classiques (Ineich *et al.* 2007) : l'utilisation de cette stratégie d'échantillonnage a permis depuis 2002 de recenser la présence de 15 nouvelles espèces de poissons anguilliformes en Nouvelle-Calédonie (Brischoux et Bonnet 2009).

Comparaison des trois méthodes

Ineich et ses collaborateurs (2007) ont confronté les trois méthodes d'échantillonnage (UVC *vs.* roténone *vs.* tricots rayés), en comparant des données issues de suivis à long terme des communautés ichthyologiques de Nouvelle-Calédonie. Les résultats de cette étude ont mis en évidence des différences notables entre les trois stratégies :

- la méthode UVC souligne la rareté et la faible diversité des poissons anguilliformes (densité de 4,6 ± 2,8 poissons/ha et détection usuelle de 8 espèces sur 139 présentes en Nouvelle-Calédonie), et ce pour un important effort échantillonnage (1 323 jours sur cinq ans) ;
- l'utilisation de la roténone révèle une plus grande densité (180 poissons/ha) et diversité (29 espèces détectées) de ces organismes pour un effort d'échantillonnage nettement moindre (57 jours sur 17 ans) ;
- l'outil « tricots rayés » a permis de récolter 46 espèces, dont 15 encore non décrites en Nouvelle-Calédonie, pour un effort d'échantillonnage de 56 jours sur deux ans (information sur la densité non disponible).

Ces résultats ont mis l'accent sur l'efficacité de la stratégie « tricots rayés » pour l'étude des poissons anguilliformes. Toutefois, d'autres résultats ont également souligné une autre différence majeure entre les trois techniques, qui ne ciblent pas des individus des mêmes gammes de taille au sein de la communauté. En effet, alors que le comptage visuel permet d'observer les plus gros individus (66 % au-dessus de 500 g), la roténone cible de façon préférentielle les plus petits poissons. Les tricots rayés quant à eux se placent en situation intermédiaire, en chassant les espèces ou individus de classes de taille intermédiaires (73 % entre 10 et 50 g).

Malgré les avantages et les inconvénients de chacune des méthodes, le comptage visuel reste la stratégie la moins adaptée ; les faibles estimations obtenues ne sont pas réalistes et largement biaisées à l'égard des grands individus (sous-estimation de la densité totale estimée à un facteur 40 *vs.* roténone et tricots rayés, Ineich *et al.* 2007). La roténone permet quant à elle d'échantillonner une grande partie des espèces, mais cible d'avantage les petits individus et ne peut indéniablement pas constituer une méthode envisageable dans le cade de l'étude exclusive des poissons anguilliformes. En ce sens, la stratégie « tricots rayés », simple et durable, est apparue comme étant la méthode la plus adaptée. Elle permet en outre l'échantillonnage d'espèces réparties sur une grande échelle de profondeur (Reed *et al.* 2002). Toutefois, cette méthode comporte des inconvénients majeurs tels qu'un échantillonnage

spécifique aléatoire et non exhaustif de l'ensemble de l'assemblage, ainsi qu'une identification des poissons parfois difficile par la digestion rapidement entamée une fois la proie ingérée. Ce dernier biais peut cependant être contourné en concentrant l'effort de capture des serpents à la tombée de la nuit quand ceux-ci reviennent à terre (Reed *et al.* 2002). Pour un échantillonnage optimisé et exhaustif des anguilliformes, l'idéal serait finalement d'associer l'outil « tricots rayés » aux méthodes classiques (Reed *et al.* 2002). Enfin, l'utilisation d'autres serpents marins prédateurs de poissons anguilliformes comme *Aipysurus duboisii*, *Hydrophis coggeri*, *H. spiralis* (Wall 1921 ; Ineich et Laboute 2002) aurait pu être envisagée, cependant leur manipulation reste beaucoup plus difficile à mettre en place, compte tenu des précautions d'usage (protection contre l'injection de venin) et de leur plus faible densité.

II-2.1.c Système serpent-anguilliforme

Présentation des tricots rayés

Les tricots rayés sont des serpents appartenant au genre *Laticauda*. Seules deux espèces de ce genre, sur cinq reconnues, sont présentes en Nouvelle-Calédonie : le tricot rayé jaune (*Laticauda saintgironsi* Cogger and Heatwole, 2006) et le tricot rayé bleu (*Laticauda laticaudata* Linné, 1758) (Fig. 2.4). Ces serpents marins ont un mode de vie amphibie : ils chassent leurs proies en mer mais reviennent à terre pour se reposer, digérer et pondre leurs œufs. Ils sont généralement très fidèles à leur site de vie (Brischoux *et al.* 2009c), ce qui suggère l'établissement de leur terrain de chasse dans un rayon restreint autour de l'îlot où ils résident. Le tricot rayé jaune (*L. saintgironsi*) est endémique de Nouvelle-Calédonie, contrairement au tricot rayé bleu (*L. laticaudata*) qui est représenté dans toute une partie de l'Indo-Pacifique (Ineich et Laboute 2002). Le tricot rayé, en particulier *L. saingironsi*, est le serpent marin le plus commun de Nouvelle Calédonie, ce qui le place au rang d'« animal emblématique » du Territoire. Ces deux espèces vivent et fréquentent les mêmes îlots, sans jamais aucune manifestation d'intolérance interspécifique. Ils ont toutefois une écologie différente.

Figure 2.4 : Les deux espèces de tricots rayés de Nouvelle-Calédonie, *Laticauda saintgironsi* (gauche) et *Laticauda laticaudata* (droite) *(photos C. Goiran)*.

Ecologie alimentaire

Ce sont des prédateurs s'alimentant quasi-exclusivement de poissons anguilliformes (Abrams *et al.* 1983 ; Greer 1997 ; Ineich *et al.* 2007), ainsi que de quelques autres espèces de poissons (gobies, *Ptereleotris microlepis*). Le régime alimentaire diverge cependant entre les deux serpents : 49 espèces de poissons sont consommées par les tricots rayés (38 *vs.* 24 chez *L. saintgironsi* et *L. laticaudata* respectivement), dont seulement 13 sont communes aux deux espèces (Brischoux *et al.* 2007b).

L. saintgironsi chasse principalement ses proies dans les milieux de substrats durs comme les crevasses et les galeries de la matrice corallienne, dans un rayon de prospection estimé à 21 km (38 km au maximum) autour de l'îlot où il réside (Brischoux *et al.* 2007b). C'est un spécialiste des poissons anguilliformes se nourrissant à 100 % de ceux-ci et très rarement d'autres espèces de morphologies similaires (Brischoux et Bonnet 2009). Les petites murènes des récifs et des platiers peu profonds aux alentours de -20 m (*Echidna nebulosa*, *Gymnothorax* spp.) constituent ses proies favorites (Ineich et Laboute 2002). Le tricot rayé jaune est un prédateur relativement « spécialisé», dont le régime alimentaire est composé à 46 % de *G. chilospilus* (Brischoux *et al.* 2007b).

L. laticaudata sonde différents types de biotopes des récifs coralliens, et en particulier ceux de substrats meubles (zones détritiques en bas de récif, herbiers, fonds gris couverts d'algues et encombrés de pinacles épars, fonds vaseux) entre 1 et 25 mètres de profondeur en moyenne. Son terrain de chasse est estimé à 14 km (23 km au maximum) autour de son lieu de vie (Brischoux *et al.* 2007b). Le régime alimentaire de ce serpent est plus varié et change en fonction de l'âge (Brischoux *et al.* 2009a) : il se compose à 96 % de poissons anguilliformes

et d'autres espèces de poissons (*Plotosus* spp., *Ptereleotris microlepis*) (Greer 1997 ; Brischoux et Bonnet 2009). Plus « généraliste » que le tricot rayé jaune, aucune espèce n'est vraiment dominante dans son régime alimentaire, mais trois espèces majeures le composent (*G. albimarginatus*, *Muraenichthys* sp. et *Conger cinereus*), avec plus de 50 % des individus adultes qui les consomment (Brischoux *et al.* 2007b).

Comportement de chasse

Lors de la chasse, les proies sont généralement envenimées d'une seule morsure. Toutefois, certaines tentatives se révèlent infructueuses et nécessite que le serpent s'y reprenne à plusieurs fois (Fig. 2.5, Bonnet *et al.* 2010). Suite à la morsure, les proies ne sont généralement immobilisées que 8 à 16 minutes après l'envenimation, ce qui leur laisse parfois l'occasion de regagner leur cachette pour y succomber (Ineich et Laboute, 2002). Selon les observations de Greer (1997), les serpents avalent très rapidement leurs proies sous l'eau (< 10 s). Ces proies peuvent mesurer de 28 à 50 % de leur longueur totale et peser jusqu'à 69 % de leur masse. Dès que les serpents capturent une proie, ils rentrent à terre pour digérer (Saint Girons 1964 ; Guinea 1986 ; Brischoux *et al.* 2007b).

Figure 2.5 : Scène de chasse du tricot rayé jaune (*L. saintgironsi*) sur deux murènes (*G. fimbriatus* et *Uropterygius* sp.).

II-2.2 Le protocole d'échantillonnage

Sur chaque site d'étude, le maximum possible (« récoltables ») de poissons anguilliformes a été collecté *via* la stratégie « tricots rayés » présentée précédemment. Dans le but d'obtenir un échantillonnage représentatif des réseaux trophiques récifo-lagonaires, les principaux compartiments écologiques présents aux sites ont également été prélevés en apnée. Plusieurs sources de matière organique (réservoirs particulaire et sédimentaire, producteurs primaires), ainsi que de nombreux consommateurs primaires et secondaires (macro et microinvertébrés) ont été collectés dans la même zone de prélèvement au cours des deux saisons. Outre les anguilliformes, aucun autre poisson corallien n'a été collecté dans le cadre de ce travail. L'ensemble des données isotopiques « poissons » exploité dans cette étude est issu d'un échantillonnage à la roténone réalisé contemporainement par M. Kulbicki et ses collaborateurs (*cf.* IV-2.2).

Tous les échantillons récoltés sur le terrain, hormis l'eau de mer, ont été stockés dans des sacs plastiques et congelés sur place grâce à du matériel adapté (glacière 12V alimentée par des panneaux solaires et des batteries). Afin de maximiser leur conservation et d'éviter leur perte en cas de dysfonctionnement du matériel, les prélèvements en plongée libre ont toujours été effectués le plus tard possible au cours de la mission. Par ailleurs, les bidons d'eau de mer ne pouvant pas être congelés sur place, le prélèvement a toujours été réalisé lors du départ. Tous les échantillons ont ensuite été entreposés au congélateur du laboratoire au retour des missions pour des analyses ultérieures.

II-2.2.a Récolte et préparation des poissons

La capture des serpents

La première étape fut de récupérer des échantillonneurs naturels de nos poissons anguilliformes, les tricots rayés. Ils ont été capturés lors de rondes diurnes et nocturnes successives autour des îlots ou le long des côtes. Les serpents ont été attrapés à la main, maintenus en sac de coton jusqu'aux manipulations, et relâchés de 1h à 24h après capture. Chaque serpent capturé a été identifié par un numéro qui lui est propre : le marquage est effectué par découpe à l'aide de ciseaux fins et par brûlure superficielle des écailles ventrales avec un fer à souder, selon un système de numérotation simple (Fig. 2.6). Ce tatouage

permanent, qui résiste aux mues successives, permet un suivi des individus toute leur vie (principe de la méthode CMR). Des mesures et informations propres à chaque individus ont également été récoltées (espèce, sexe, catégorie d'âge, taille, caractéristiques morphologiques).

Figure 2.6 : Méthode de marquage permettant un suivi des individus selon la méthode CMR (capture-marquage-recapture) *(photos T. Chevance)*.

La collecte des anguilliformes par régurgitation

L'abdomen de chaque tricot rayé a ensuite été minutieusement palpé afin de déterminer la présence de proie et l'extraction du contenu stomacal a été effectuée par régurgitation forcée (Fig 2.7). La régurgitation est un comportement naturel chez de nombreuses espèces de serpents. Cette pratique leur permet de se décharger de l'encombrement de leur proie et d'échapper ainsi plus facilement à un prédateur. De plus, cet acte est rendu facile par l'absence de nageoires épineuses chez les poissons anguilliformes, ce qui n'engendre pas de blessure chez les serpents s'il est réalisé en douceur. A partir du moment où les tricots rayés ne subissent pas la régurgitation trop souvent, cette action de palpation ou régurgitation des proies ne semble pas impacter leur succès de prédation futur ni leur condition corporelle (Reed *et al.* 2002 ; Fauvel *et al.* 2012). Toutefois, comme la perte d'un bol alimentaire n'est jamais anodine, quelques conditions *sine qua non* à la pratique de cet acte ont été décidées : pas chez les femelles en période de ponte (identifiables à leur grosseur induite par les œufs en partie postérieure), ni chez les individus malades (identifiables par leur maigreur ou leurs blessures), à limiter chez les très jeunes individus et une seule fois au cours de l'année.

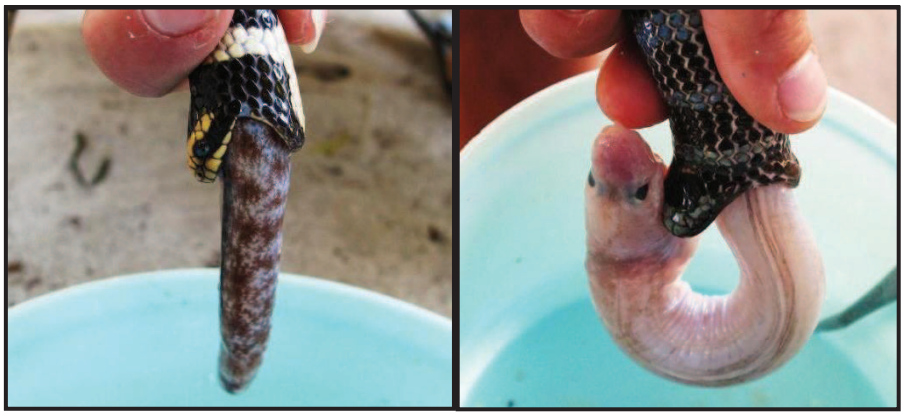


Figure 2.7 : Collecte des poissons anguilliformes par régurgitation forcée des tricots rayés. *L. saintgironsi* régurgitant une murène *G. chilospilus* (à gauche), *L. laticaudata* régurgitant un congre *C. cinereus* (à droite) *(photos T. Fauvel)*.

L'identification et la préparation des échantillons

De retour au laboratoire, les spécimens d'anguilliformes ont été identifiés au niveau de l'espèce (lorsque cela était possible), puis photographiés, mesurés et disséqués. Chaque individu s'est vu attribuer un numéro permettant de codifier tous les échantillons prélevés.

La digestion partielle de la plupart des spécimens a rendu leur identification à l'espèce parfois difficile, voire impossible. Le caractère principal utilisé pour l'identification fut le patron de coloration, les autres caractères (mâchoire, pores, insertion de la nageoire, vertèbres) n'étant pas toujours disponibles. En effet, selon le mode d'ingestion des proies (par la tête ou par la queue), et donc de digestion, les anguilliformes échantillonnés n'étaient pas toujours pourvus de leur tête, permettant une identification plus certaine. Toutefois l'erreur d'identification à l'espèce est estimée à moins de 5%.

Plusieurs paramètres morphologiques ont été répertoriés chez chaque spécimen de poisson: la longueur de la tête au cloaque (SVL « snout vent lenght », en mm) ou la longueur de la queue (LQ, en mm), la longueur totale réelle (LT, en mm), le diamètre moyen du milieu du corps (D, en mm) et la masse (M, en g) (Fig. 2.8). Les mesures ont été réalisées avec une précision adaptée (±1 mm, ±0,1 g).

A partir de ces paramètres (SVL, LQ ou D selon le cas), une longueur totale estimée (LTest, en cm) a été calculée à l'aide d'équations allométriques, suivant la méthode proposée par Brischoux *et al.* (2007a). Afin d'optimiser l'estimation des tailles de nos individus, les

équations appliquées à certaines espèces ont été recalculées à partir d'un jeu de données plus ajusté, incluant les spécimens (entiers) échantillonnés pour ce travail de thèse (Annexe. 2.5).

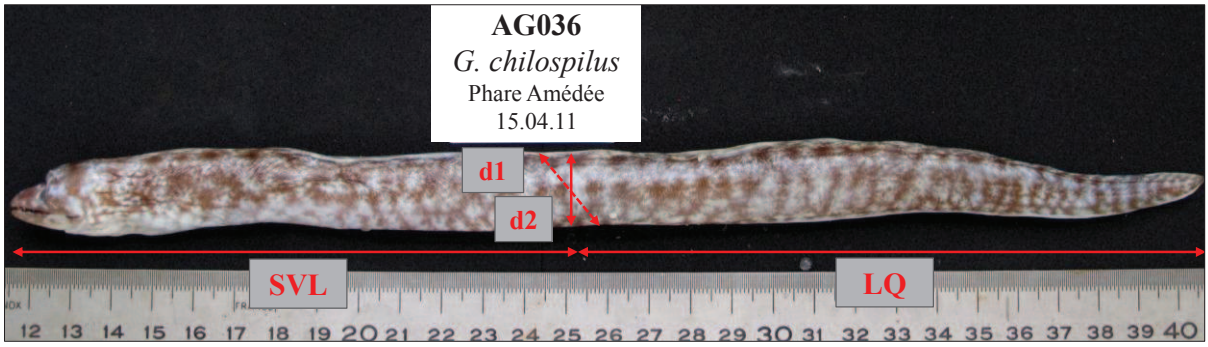


Figure 2.8 : Méthodes de mesure des paramètres morphologiques des poissons anguilliformes (exemple avec l'individu AG036, *G. chilospilus*). Les paramètres suivants ont été mesurés : la longueur de la tête au cloaque (SVL, en cm), la longueur de la queue (LQ, en cm) et le diamètre moyen (D, en mm) résultant de la moyenne entre le diamètre latéral (d1) et le diamètre dorso-ventral (d2) *(photo M. Briand)*.

Une fois les paramètres morphologiques relevés, différents organes et tissus ont été prélevés sur chaque individu : du muscle blanc, l'estomac, le foie, les gonades et la tête (mâchoire et crâne). Les échantillons de chair de poisson ont été lyophilisés avant d'être conditionnés pour les analyses isotopiques et les analyses de contaminants (éléments traces et polluants organiques). Un morceau de chair a également été conservé en alcool absolu et au congélateur à -30°C pour de futures analyses génétiques ADN. Les contenus stomacaux ont été prélevés pour les analyses alimentaires. Les foies ont été pesés puis lyophilisés, avant d'être conditionnés pour les analyses de contaminants (éléments traces). Enfin, une partie des gonades, des mâchoires et des crânes a été utilisée pour des analyses histologiques et otolithométriques ayant fait l'objet de travaux séparés (*cf.* I-2.3.a, Bunel 2012 ; Lepetit 2012).

II-2.2.b Prélèvement et préparation de l'eau et du sédiment

Sur le terrain, deux réservoirs de matière organique ont été prélevés en plongée libre : la matière organique particulaire (MOP) contenue dans l'eau de mer de surface et la matière organique sédimentaire (MOS) du sédiment de surface. L'eau de mer a été directement prélevée en surface (-0,5 à -1m) et contenue dans des bidons prévus à cet effet (30 L d'eau de mer prélevée à chaque site). Les premiers centimètres de sédiment marin ont été pelletés à une

profondeur comprise entre 2 et 5 mètres et transportés en sacs plastiques fermés et conservés au congélateur.

De retour au laboratoire, l'eau de mer a été filtrée sur une rampe de filtration (Fig 2.9) selon la méthode d'Aminot et Chaussepied (1983). Pour ce faire, une étape préliminaire de préparation des filtres GF/F utilisés pour cette manipulation fut nécessaire. Les filtres ont été préalablement calcinés pendant une heure au four à 500°C, afin de brûler les traces éventuelles de matière organique. Après refroidissement, ils ont été rincés à l'eau distillée puis séchés à l'étuve (2 heures à 60°C) dans des boîtes de pétri ouvertes. Pour une bonne conservation, les filtres ont été préservés en dessiccateur avec du sillicagel. La seconde étape fut celle de la filtration de l'eau de mer prélevée sur le terrain. Avant la filtration, l'échantillon a été homogénéisé par agitation. Un volume de 3 à 5 litre d'eau par filtre a été filtré sur la rampe, en fonction de la teneur en particules contenue dans l'eau. En fin de filtration, le filtre a été rincé par trois fois avec de l'eau distillée pour enlever les traces de sel. L'aspiration engendrée par le vide créé a été immédiatement stoppée dès la mise à sec du filtre. Une fois le processus achevé, les filtres ont été séchés à l'étuve (48h à 60°C). A chaque site d'échantillonnage, six réplicats ont été préparés pour les analyses isotopiques (*cf.* II-1.2).
Le sédiment marin a quant à lui été séché à l'étuve à 60°C pendant une semaine. Les plus grosses particules de sédiment (coquilles, coraux, cailloux) ont été ôtées afin de ne récupérer qu'un partie relativement fine du sédiment. Pour chaque site d'échantillonnage, six réplicats ont été conditionnés dans des tubes hermétiques, en vue des prochaines analyses (isotopie ou contaminants métalliques).

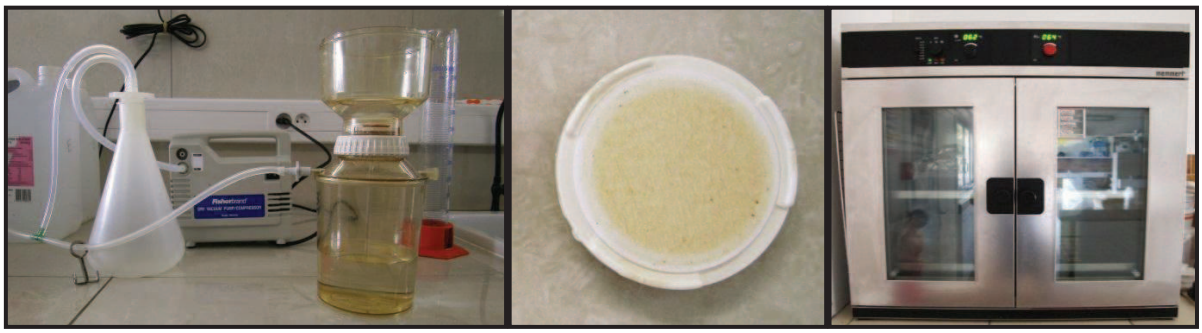


Figure 2.9 : Protocole de préparation des échantillons d'eau de mer : étape de filtration de l'eau (gauche), récupération du filtre (milieu), étape de séchage à l'étuve (droite) *(photos M. Briand)*.

II-2.2.c Collecte et préparation des producteurs primaires et des invertébrés

Sur le terrain, les producteurs primaires et les invertébrés les plus représentés ont été collectés pour la grande majorité en plongée libre :

- parmi les producteurs primaires ont été pris en compte le gazon algal ou « turf », diverses catégories de «macroalgues» (des macroalgues calcaires et non calcaires appartenant aux trois groupes taxonomiques Chlorophytes, Rhodophytes et Ochrophytes), ainsi que plusieurs espèces de Magnoliophytes marines composant les herbiers (*cf.* III-2.2) ;
- parmi les invertébrés, principalement benthiques, ont été pris en compte les macroinvertébrés (crustacés, mollusques gastéropodes, échinodermes, polychètes) et les microinvertébrés (micro-crustacés et polychètes) (*cf.* VI-2.1).

Les microinvertébrés étant difficile d'accès en plongée libre, ils ont été capturés à l'aide d'un piège lumineux (Fig. 2.10) posé sur le sédiment à la tombée de la nuit et laissé en action de pêche pendant 12 heures consécutives. L'eau du piège ainsi que les organismes capturés ont été récoltés à la levée du jour.

Tous les échantillons ont été transportés en sacs plastiques fermés (ou bouteille pour l'eau de mer du piège) et conservés au congélateur.

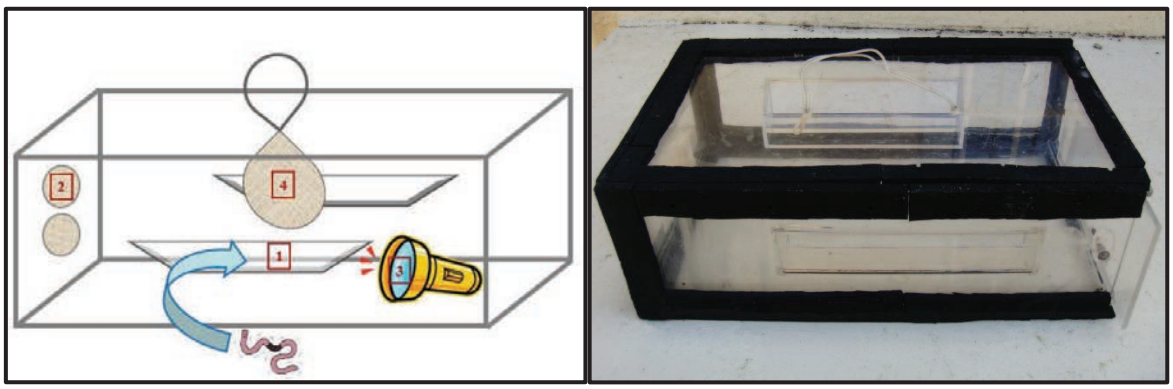


Figure 2.10 : Système de capture des microinvertébrés par piège lumineux. (1) ouvertures latérales (entrée d'eau), (2) filtres d'évacuation (sortie d'eau), (3) source lumineuse, (4) appât *(M. Briand)*.

De retour au laboratoire, tous les organismes ont été identifiés au niveau taxonomique le plus précis possible, disséqués et conditionnés dans des tubes hermétiques. Pour chaque taxon, trois réplicats par site ont été préparés. Dans le cas des petits organismes, des regroupements de plusieurs individus d'une même espèce dans un réplicat ont été effectués, afin d'obtenir une quantité de matière suffisante pour les analyses ultérieures.

Préalablement à la dissection, les producteurs primaires ont été nettoyés à l'eau distillée afin d'éliminer les épibiontes potentiellement accrochés aux thalles. Le turf algal a été délicatement arraché du corail mort auquel il était fixé, en prenant soin d'enlever tous les éléments coralliens associés au turf. Les thalles des spécimens ont été pré-hachés à l'aide d'un scalpel et mis en tubes.

Chez les invertébrés, du muscle a été prélevé quand cela était possible (la plupart des crustacés et des gastéropodes) et mis en tube. Seuls les très petits individus, ne permettant pas d'obtenir assez de matière avec le seul muscle, ont été laissés entiers. Dans le cas des échinodermes, ont été prélevés les muscles entourant la lanterne d'Aristote chez les oursins et l'ensemble de la structure du bras (endosquelette calcaire et autres systèmes) chez les astéries et les ophiures. Dans l'eau de mer récupérée du piège, les microinvertébrés ont été triés à la loupe binoculaire par groupe taxonomique, puis mis en tubes hermétiques.

Suite à la dissection et au conditionnement, tous les échantillons ont été lyophilisés en vue des analyses (isotopie ou contaminants métalliques).

II-3 PREPARATION DES ECHANTILLONS ET TECHNIQUES D'ANALYSES

II-3.1 Les outils des études trophiques

Deux méthodes ont été employées pour l'étude des relations trophiques entre les organismes des écosystèmes récifo-lagonaires : l'analyse des contenus stomacaux et l'analyse isotopique. Les études portant sur le régime alimentaire des organismes se sont très longtemps basées uniquement sur la méthode traditionnelle de l'analyse des contenus stomacaux. Dès les années 1980, une nouvelle technique basée sur l'utilisation des isotopes stables (du carbone et de l'azote le plus souvent) émerge et révolutionne le domaine de l'écologie trophique. Véritables traceurs des sources de carbone ingéré et du niveau trophique d'une espèce, ils permettent la reconstitution de l'architecture des réseaux trophiques et le suivi du cheminement de la matière organique. Les informations apportées par cette technique permettent donc d'aller plus loin, tout en renforçant la qualité des résultats fournis par les analyses alimentaires traditionnelles.

Ces méthodes possèdent toutes deux des avantages et des inconvénients et doivent donc être utilisées, autant que possible, de façon complémentaire (Peterson et Fry 1987). En effet, les études alimentaires traditionnelles apportent une vision instantanée du processus trophique,

tandis que les signatures isotopiques intègrent ce signal sur une plus longue durée (par exemple 3 à 4 mois en moyenne pour le muscle). Afin de comprendre le fonctionnement trophique d'un système composé d'un grand nombre d'espèces et sur une période de temps importante, le couplage des deux méthodes est donc approprié.

II-3.1.a Analyse des contenus stomacaux

L'analyse des contenus stomacaux est une approche ayant été longtemps préconisée pour déterminer le régime alimentaire d'une espèce. Cette technique, largement standardisée, se réfère à l'utilisation de quatre méthodes principales : la fréquence par occurrence, le nombre relatif, le poids relatif et le volume des « proies » issues des contenus du tractus digestif (Hynes 1950 ; Hyslop 1980 ; Bowen 1983). Ces différentes méthodes ont donné naissance à des indices alimentaires dont le rôle est de mettre en valeur les proies qui contribuent le plus à l'alimentation du prédateur. Ces indices permettent des comparaisons interspécifiques et intraspécifiques (variation du régime avec la taille du poisson, la profondeur, le milieu, la saison).

Avantages et inconvénients de la méthode

Présentant plus d'inconvénients que d'avantages, cette méthode s'est très vite avérée être limitante (Pinnegar et Polunin 2000). Tout d'abord, cette technique ne permet de discerner que les proies consommées dans les heures précédant la capture. Elle ne permet en aucun cas d'accéder à la matière réellement assimilée par l'organisme. A ceci, s'ajoute le fait que des aliments ingérés de compositions distinctes sont assimilés de façon différentielle, ce qui peut biaiser l'image du régime alimentaire fournie (Gearing *et al.* 1984 ; Stoner et Zimmerman 1988). En d'autres termes, cette méthode ne peut que refléter un état instantané et partiel de l'alimentation d'une population. En contrepartie, il est du coup possible de tirer des conclusions concrètes sur les mécanismes de prédation concernant cet organisme.
Bien souvent, l'identification des items consommés par les poissons pose de nombreux problèmes. C'est notamment le cas chez les poissons pourvus de dents pharyngiennes (les labridés), chez qui la nourriture est fragmentée et rendue non indentifiable par broyage (Khoury 1987). De plus, le régime alimentaire d'un organisme peut varier en fonction de divers facteurs (taille/âge, disponibilité en nourriture, Stoner et Zimmerman 1988 ; Polis et Strong 1996). Avec cette méthode, la prudence est donc clairement requise quant à

l'établissement de conclusions sur la place de l'organisme dans l'écosystème. Enfin, cette technique nécessite un effort d'échantillonnage important (en effectif et en fréquence d'échantillonnage) pour une compréhension complète de l'alimentation d'une espèce.

Préparation des échantillons

Les estomacs des poissons anguilliformes extraits lors de la dissection ont été pesés entier (au mg près) puis ouverts sous loupe binoculaire. Les différentes proies contenues dans l'estomac ont été différenciées, lorsque cela était possible. Les proies identifiables contenues dans le tractus intestinal ont également été prises en compte. Chaque proie a été identifiée au niveau taxonomique le plus fin possible, pesée (poids frais à 0,1 mg près) puis mise en tube hermétique. Une partie des échantillons de contenus stomacaux a été lyophilisée pour des analyses isotopiques ultérieures, le reste étant conservé au congélateur.

II-3.1.b Analyses isotopiques

Cette approche part du constat que la composition isotopique d'un organisme varie de façon définie par rapport à celle de sa nourriture (DeNiro et Epstein 1978, 1981 ; Minagawa et Wada 1984). Une fois fixée dans la matière organique, la composition isotopique ne subit que de faibles variations lors des processus de dégradation et de transfert dans les chaînes alimentaires (Ostrom et Fry 1993). Les analyses isotopiques apportent une information intégrée dans le temps et dans l'espace sur le positionnement d'un organisme au sein d'un réseau trophique (Layman *et al.* 2012). Ainsi, cela permet de décrire les relations trophiques entre organismes et le transfert de matière organique le long des chaînes alimentaires.

L'outil « isotopes stables »

Tous les organismes vivants sont constitués de molécules organiques (acides nucléiques, protéines, glucides, lipides essentiellement), elles-mêmes composées d'atomes, identiques chez tous les êtres vivants (carbone (C), azote (N), oxygène (O), hydrogène (H)). La structure de base, c'est-à-dire un noyau formé de protons et de neutrons et entouré d'électrons, est commune à tous ces atomes. Toutefois, deux atomes d'un même élément, possédant le même nombre de protons (Z) et d'électrons, peuvent différer par leur nombre de

neutrons (N) et donc par leur masse : ils sont appelés « isotopes ». L'isotope « lourd » possèdera un neutron supplémentaire par rapport à l'isotope dit « léger ». Chaque isotope possède donc sa propre formule atomique et présente des propriétés physico-chimiques qui lui sont propres. On parle d'isotopes stables lorsque ceux-ci sont énergétiquement stables ; ils ne se décomposent pas et sont non radioactifs. Il existe 300 isotopes stables, plus de 1 200 isotopes radioactifs et 21 éléments connus pour n'avoir qu'un seul isotope (Michener et Lajtha 2007). Dans le domaine de l'écologie, les isotopes légers sont préférentiellement employés, car ils dominent nettement la composition biologique (> 98 %, Ostrom et Fry 1993 ; Sulzman 2007 - Tab. 2.1) et parce que le pourcentage d'augmentation de la masse causée par l'ajout d'un unique neutron est plus grande pour ces éléments (Michener et Lajtha 2007).

Tableau 2.1 : Isotopes des éléments HCNOS et leurs proportions dans la nature *(d'après Fry, 2008)*.

Eléments	**Isotopes et abondances**			
	isotope léger		isotope lourd	
Hydrogène	^{1}H	99,984%	^{2}H	0,016%
Carbone	^{12}C	98,89%	^{13}C	1,11%
Azote	^{14}N	99,64%	^{15}N	0,36%
Oxygène	^{16}O	99,76%	^{18}O	0,20%
Soufre	^{32}S	95,02%	^{34}S	4,21%

Les différences isotopiques existant entre les divers matériels (feuilles, minéraux, eaux) sont extrêmement petites. La composition isotopique est donc exprimée en pour mille (‰) et s'écrit ainsi :

$$\delta X\ (‰) = [\ (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{référence}}) - 1\ ] \times 10^{3}$$

où X est l'élément ^{13}C ou ^{15}N et R le ratio correspondant ($^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ respectivement). Ce ratio R équivaut toujours au rapport de l'isotope le moins abondant (lourd) sur l'isotope le plus abondant (léger) dans l'échantillon, et se compare à la mesure du même rapport pour une référence internationale dont la valeur est fixée à 0. Ces standards de référence sont le VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite, fossile calcaire provenant de la formation rocheuse de PeeDee aux USA) pour le carbone, et l'azote gazeux (N_2) atmosphérique pour l'azote (Peterson et Fry 1987). L'écriture conventionnelle de la déviation au standard (« delta » - δ) se réfère toujours à l'isotope le plus lourd (ou le moins abondant). Ces rapports isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ sont

propres à chaque échantillon et représentent ce qui est communément appelé sa « signature isotopique » en carbone et en azote. Une valeur du delta positive indique que l'échantillon a plus d'isotope lourd que le standard, à l'inverse une valeur négative indique que l'échantillon a moins d'isotope lourd que le standard (Michener et Lajtha 2007). La terminologie « enrichi » et « appauvri » est communément employée et se réfère également toujours à l'isotope lourd ; un échantillon « enrichi » par exemple, c'est-à-dire dont la valeur isotopique est plus forte, contiendra plus de ^{13}C ou de ^{15}N.

Le fractionnement isotopique

Un fractionnement isotopique, noté Δ, se produit au cours de toute réaction (chimique, physique ou biologique) et résulte en des différences de composition isotopique entre réactifs et produits formés (Owens 1987). Ce fractionnement est dû au fait qu'un substrat plus léger demande moins d'énergie pour son utilisation dans la réaction enzymatique et est donc préférentiellement intégré dans les macromolécules résultant des réactions biochimiques (Fry 2006). Les variations d'abondances isotopiques naturelles, très faibles et ne dépassant rarement que quelques millièmes, en sont par exemple le résultat. Cela est également à l'origine d'une légère différence de composition isotopique entre un animal et sa nourriture ; le consommateur est généralement enrichi en isotope lourd par rapport à sa nourriture car l'isotope lourd est moins facilement éliminé par le métabolisme, ce qui se traduit par un enrichissement à chaque saut vers un niveau trophique supérieur. Cet enrichissement est faible pour le carbone, avec des différences de $\delta^{13}C$ généralement de l'ordre de 1 à 2 ‰ (DeNiro et Epstein 1978 ; Fry et Sherr 1984 ; Peterson et Fry 1987 ; Fry *et al.* 1987 ; Pinnegar et Polunin 1999 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001). En d'autres termes les valeurs en $\delta^{13}C$ des animaux correspondent aux échelles de valeurs en $\delta^{13}C$ des plantes issues de leurs environnements respectifs (Sackett *et al.* 1965 ; Degens *et al.* 1968 ; Craig 1953 ; Degens 1969 ; Schwarcz 1969 ; Smith et Epstein 1970). Le faible enrichissement peut être expliqué par un fractionnement isotopique du carbone durant les processus de digestion ou d'assimilation (prélèvement principal de ^{13}C), lors de la respiration (perte de ^{12}C) ou encore par un fractionnement métabolique associé aux réactions de synthèse des tissus (Tieszen *et al.* 1983 ; Michener et Kaufman 2007). En revanche, l'enrichissement en isotope lourd pour l'azote ($\delta^{15}N$) s'avère plus important, avec une valeur moyenne de 3,4‰ (valeurs théorique allant de 2,5 à 4,5 ‰, DeNiro et Epstein 1978, 1981 ; Minagawa et Wada 1984 ; Peterson et Fry 1987 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001). Il est principalement dû à l'utilisation du ^{15}N

lors de la synthèse d'acides aminés et donc à l'excrétion de déchets azotés composés majoritairement de l'isotope léger (^{14}N, Peterson et Fry 1987).

Utilisation des traceurs isotopiques

Le comportement des isotopes étant distinct, leur utilisation est différente (Fry 1983, Peterson *et al.* 1985). Comme le δ^{13}C change peu lors des flux de carbone à travers les réseaux trophiques (Rounick et Winterbourn 1986 ; Peterson et Fry 1987 ; France et Peters 1997), il est d'avantage utilisé pour caractériser l'origine de la matière organique dont l'organisme dépend (origine terrestre *vs.* marine, benthique *vs.* pélagique, de signatures distinctes). Etant donné l'enrichissement du δ^{15}N à chaque saut vers un niveau trophique supérieur, celui-ci est utilisé pour estimer le niveau trophique de l'organisme et établir la structure des chaînes alimentaires dans un écosystème (Vander Zanden *et al.* 1997). Dans le cas où le fractionnement est constant, le δ^{15}N peut également être un bon indicateur de l'origine de la matière organique.

Certaines sources de matière organique ou certaines catégories de proies ne peuvent pas être différenciées sur la base d'un seul isotope. Parfois, le mélange dans certaines proportions de deux sources (ou proies) distinctes peut présenter un rapport isotopique équivalent à celui d'une 3ème source, ce qui empêche l'identification précise de cette dernière. C'est pourquoi l'utilisation couplée de deux traceurs isotopiques (souvent C et N) est pertinente pour séparer les sources de MO. La représentation graphique bidimensionnelle des signatures isotopiques (δ^{15}N *vs.* δ^{13}C) des différents composants d'un même réseau trophique (basé sur une seule et même source de MO) montre, du fait de l'enrichissement trophique en isotope lourd de la proie au prédateur, une relation linéaire de pente positive (Fig. 2.11). Ce continuum trophique théorique se vérifie dans de nombreux réseaux trophiques terrestres et marins, quels que soit la latitude, le type de substrat ou la profondeur (Wada *et al.* 1987 ; Harrigan *et al.* 1989).

Le régime alimentaire contrôle la composition isotopique de l'animal, puisque la signature isotopique d'un tissu est directement liée à la synthèse de nouveaux tissus à partir de l'alimentation (lors de la croissance), ainsi qu'aux processus métaboliques de renouvellement des tissus plus anciens. Ces mécanismes n'étant pas instantanés, les ratios isotopiques mesurés dans un tissu reflètent donc l'alimentation moyenne de l'organisme durant une période de temps plus ou moins longue avant sa capture. Cette période varie selon l'espèce et le tissu considéré.

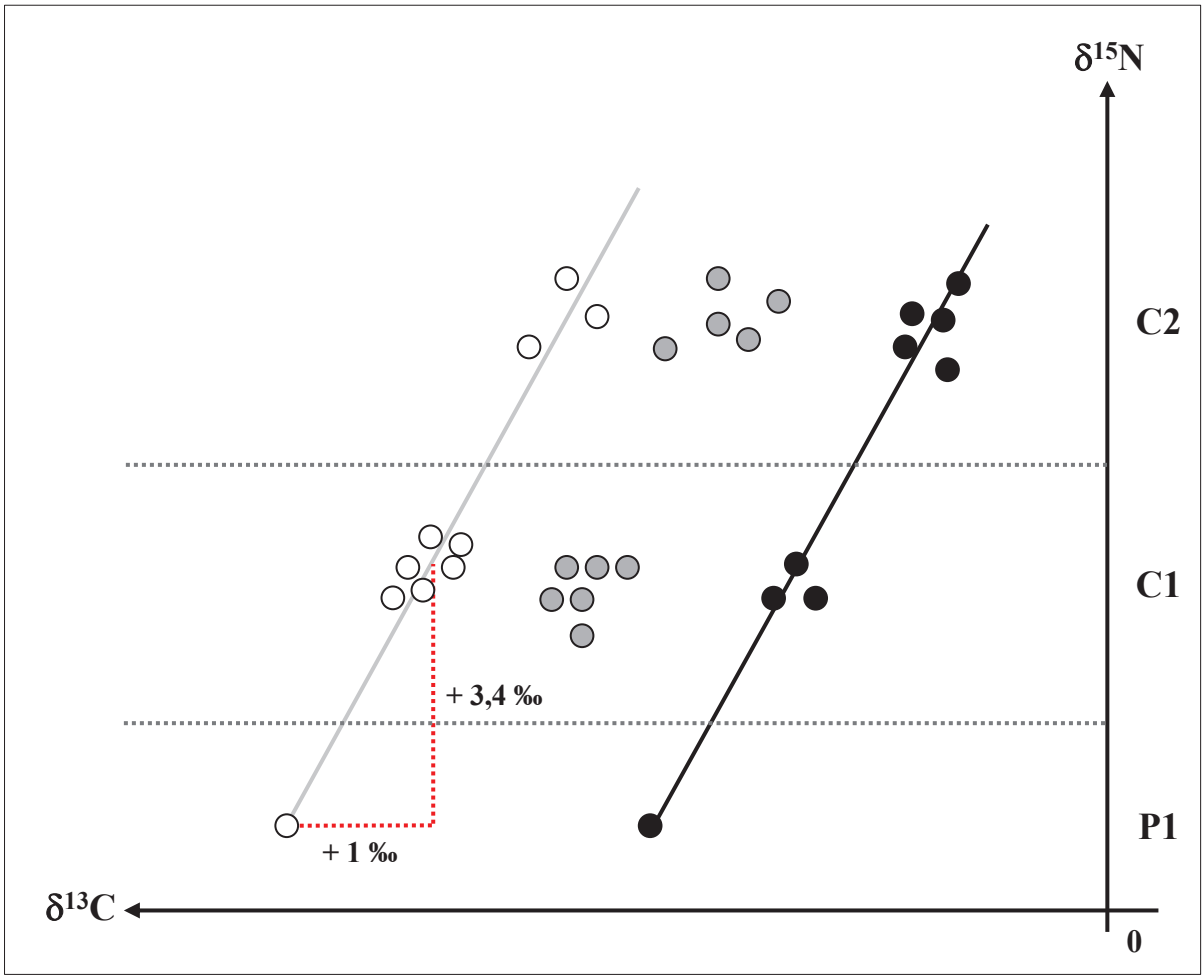


Figure 2.11 : Représentation schématique d'un réseau trophique basé sur l'utilisation de deux sources de matière organique distinctes A (cercles blancs) et B (cercles noirs). Les organismes dépendant des deux sources de MO sont également représentés (cercles gris). P1 : producteurs primaires de MO, C1 : consommateurs primaires (herbivores), C2 : consommateurs secondaires (carnivores) *(d'après Darnaude 2003)*.

Ainsi, il est généralement admis que le muscle, l'organe classiquement utilisé, intègre des signatures isotopiques sur une période relativement longue, de l'ordre de plusieurs mois (Hesslein *et al.* 1993 ; Maruyama *et al.* 2001 ; Guelinckx *et al.* 2007).

Par ailleurs, il existe des variations isotopiques importantes entre les différents tissus et métabolites (Peterson et Fry 1987). Les lipides par exemple sont appauvris de 2 à 8 ‰ en ^{13}C (Parker 1964). Afin de s'affranchir d'une étape préliminaire de délipidation, il est donc plus intéressant d'utiliser des tissus qui supportent un enrichissement/appauvrissement fixe en isotope par rapport au régime alimentaire (muscles, fractions de protéines).

Avantages de la méthode

L'analyse des isotopes stables présente de nombreux avantages (Peterson et Fry 1987 ; Kling *et al.* 1992 ; Cabana et Rasmussen 1996). Elle prend en compte l'ensemble des sources de nourriture assimilées par l'organisme, déjouant ainsi le biais lié à la digestion différentielle, et est moins sensible aux biais temporels (Pinnegar et Polunin 2000). En d'autres termes, cette méthode fournit un enregistrement intégré et continu des sources de nourriture utilisées par les organismes pour leur croissance (Dufour et Gerdeaux 2001).

Par ailleurs, l'isotopie est un bon moyen de contourner les soucis d'identification de proies, fréquents chez les poissons. Il est en effet possible par cette méthode d'estimer la contribution relative dans la production de tissus des composés alimentaires rarement discernables tels que des détritus ou le zooplancton gélatineux (Malej *et al.* 1993). Mais bien au-delà d'une mesure intégrée de la position trophique d'un organisme, cette technique fournit également une mesure intégrant l'assimilation d'énergie ou de flux à travers les différentes voix trophiques menant à un organisme. Les relations trophiques établies entre organismes y sont donc intégrées tout comme les flux d'énergie et de masse à travers les communautés écologiques. Certaines interactions trophiques complexes, telles que l'omnivorie, peuvent être mises en évidence par cette méthode.

En ce sens, les analyses isotopiques constituent donc une voie performante d'étude des réseaux trophiques du passé, des réseaux trophiques détritiques et des régimes alimentaires d'animaux difficiles à observer tels que les poissons anguilliformes.

Préparation des échantillons et technique d'analyse

Les échantillons lyophilisés de poissons (muscle blanc), de macrofaune (muscle), de macrophytes (thalle), de microinvertébrés, de la MOP, ainsi que les échantillons de sédiment, ont été préparés en vue des analyses isotopiques selon des techniques standardisées (Jardine *et al.* 2003).

Environ un tiers du matériel lyophilisé de chaque échantillon a été déposé sur un tamis en acier recouvrant un mortier en agate (Fig. 2.12). Le matériel a alors été broyé à l'aide d'un pilon en agate jusqu'à l'obtention d'une poudre (< 60 μm). La matière déposée sur les filtres d'eau de mer à quant à elle été récupérée par raclage de la surface du filtre à l'aide d'un scalpel. Puis 1 mg (± 0,2 mg) de poudre a été pesé sur une balance électronique de précision, et déposé dans une microcapsule tarée au préalable (utilisation de microcapsules en étain pour les échantillons non acidifiés et de microcapsules d'argent pour les échantillons décalcifiés -

Fig. 2.12). Compte tenu de la faible teneur en matière organique de la matière particulaire et du sédiment, des quantités supérieures ont été pesées et mises en capsule (jusqu'à 15 mg et 30 mg de matière respectivement). Enfin, la capsule a été délicatement refermée sous forme de boule ronde, puis déposée dans une microplaque destinée aux analyses ultérieures des ratios isotopiques (Fig. 2.12).

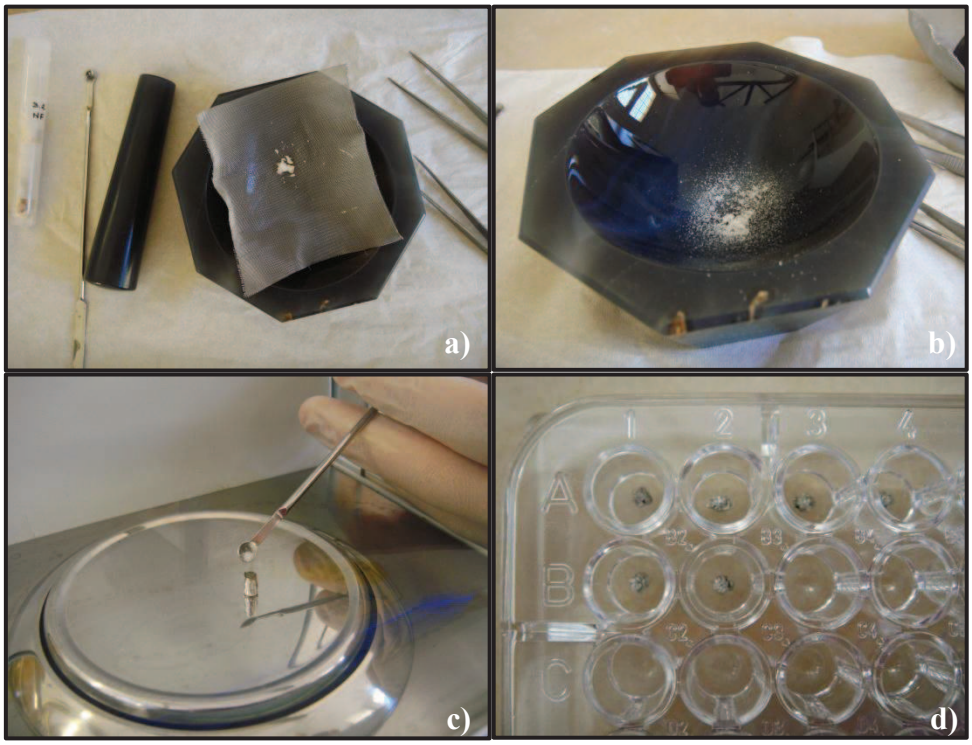


Figure 2.12 : Préparation des échantillons destinés aux analyses isotopiques : a) broyage de l'échantillon sur tamis en acier, b) poudre fine obtenue après broyage, c) mise en capsule de l'échantillon, d) microplaque de boulettes d'échantillons destinée aux analyses *(photos M. Briand)*.

Le prélèvement de carbone inorganique pour former des carbonates implique un fractionnement isotopique beaucoup plus faible que celui lié au prélèvement de carbone pour la photosynthèse (Peterson et Fry 1987). De plus, le standard utilisé pour le calcul du $\delta^{13}C$ est également un carbonate. Sa valeur en $\delta^{13}C$ proche de 0 et donc plus élevée que le carbone organique et peut affecter de façon importante la signature des échantillons (DeNiro et Epstein 1978 ; Lorrain *et al.* 2003 ; Jardine *et al.* 2003 ; Jacob *et al.* 2005). Par conséquent, une étape d'acidification a été nécessaire pour les échantillons contenant des traces possibles de carbonates en vue des analyses des isotopes du carbone (filtres d'eau, sédiment, macroalgues calcaires du genre *Halimeda* et petits invertébrés à carapace ou coquille pris entièrement dans l'échantillon).

Les filtres d'eau de mer destinés aux mesures de carbone ont été acidifiés à trois reprises à l'HCl 1 %, puis rincés à l'eau distillée trois fois, avant d'être séchés à l'étuve à 60°C. Pour les autres échantillons, réduits en poudre, la solution d'HCl 1 % est ajoutée en excès à plusieurs reprises ce qui provoque un dégagement gazeux (Fig. 2.13). Suite à l'arrêt de cette réaction, trois rinçages à l'eau distillée ont été appliqués aux échantillons avant le séchage à l'étuve.
L'effet de cette acidification sur la signature en azote reste controversé. Certains auteurs affirment que les méthodes d'acidification modifient de façon significative le $\delta^{15}N$ des échantillons (Bunn *et al.* 1995 ; Pinnegar et Polunin, 1999), alors que d'autres indiquent un effet plutôt faible (Jacob *et al.* 2005) et dépendant du type d'échantillon (Carabel *et al.* 2006). Pour ne pas risquer d'introduire un biais de méthodologie, les analyses de l'azote ont été effectuées sur l'autre moitié des échantillons (n'ayant pas subi d'acidification).
La préparation des échantillons a été réalisée dans des conditions permettant d'éviter toutes formes de contamination des échantillons. Le matériel a été précautionneusement lavé à l'HCl 1 %, rincé à l'eau distillée puis séché entre chaque utilisation. Des gants chirurgicaux stériles à usage unique ont également été utilisés au cours de chaque manipulation.

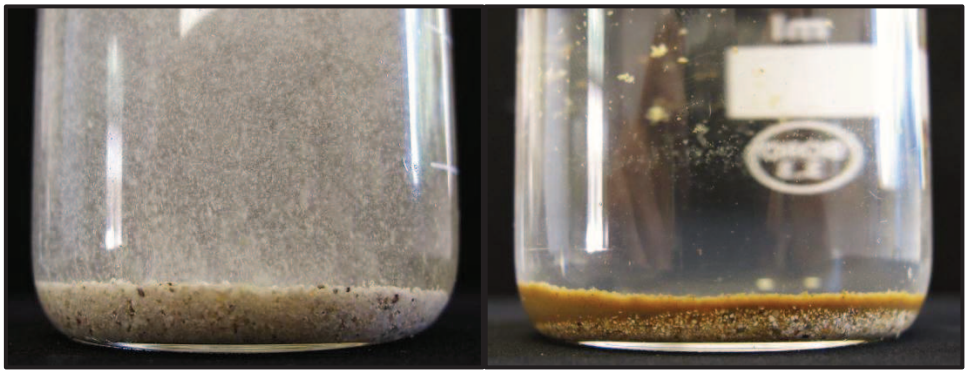


Figure 2.13 : Procédure de décarbonatation par acidification à l'HCl 1 % des échantillons de sédiments contenant des traces de carbonates et destinés aux analyses isotopiques du carbone. a) étape de décarbonatation par dégagement gazeux, b) sédimentation de la matière organique utilisée pour les analyses.

L'utilisation du muscle blanc comme tissu d'analyse des poissons permet d'éviter une étape de délipidification préliminaire. Il a été démontré (pour les poissons tempérés) que ce tissu était pauvre en lipides et donc particulièrement recommandé dans les analyses isotopiques (Pinnegar et Polunin 1999). Les poissons riches en lipides et pour qui cette étape est nécessaire montrent des ratios C/N généralement supérieurs à 3,7, valeur considérée comme indicatrice d'échantillons nécessitant cette correction (Sweeting *et al.* 2006). Or, les ratios C/N obtenus à partir des poissons de cette étude révèlent dans la grande majorité des

cas des valeurs inférieures à 3,7 (319 échantillons sur 340) et rejoignent des valeurs de l'ordre de 3,3 obtenues à Moorea pour trois espèces de poissons coralliens (Letourneur *et al.* 2013). Ces résultats confirment donc les conclusions tirées par Brischoux *et al.* (2011), suggérant la non utilité de cette étape de délipidation avant les mesures isotopiques chez les poissons anguilliformes

La mesure des rapports isotopiques a été réalisée à l'aide d'un spectromètre de masse isotopique en flux continu (Delta V Advantage, Thermo Scientific, Brême, Allemagne) couplé à un analyseur élémentaire (Flash EA1112 Thermo Scientific, Milan, Italie). L'analyse élémentaire permet de séparer l'azote et le carbone (présents dans les échantillons) sous forme gazeuse suite à une combustion, une réduction et à un passage dans une colonne de chromatographie gazeuse. Il y a alors production de N_2, CO_2 et H_2O. Cette eau est piégée afin que seuls le CO_2 et le N_2 passent dans le spectromètre de masse isotopique. Les molécules sont ionisées par le bombardement d'électrons puis séparées par un champ magnétique en fonction de leur masse vers des collecteurs spécifiques reliés à l'interface informatique (Nier 1951 ; Ghashghaie *et al*. 2001). Les molécules lourdes et légères sont détectées séparément et le niveau de ^{15}N et de ^{13}C est calculé selon leur ratio. L'analyseur élémentaire indique les pourcentages en C et en N obtenus, permettant de calculer les rapports C/N. La précision analytique est inférieure à 0,1 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$. Toutes les analyses isotopiques ont été réalisées au laboratoire LIENSs (Littoral, Environnement et Sociétés) de l'Université de la Rochelle.

II-3.2 Analyses des contaminants

Les échantillons lyophilisés destinés aux analyses de contaminants ont été broyés manuellement jusqu'à l'obtention d'un poudre fine.

II-3.2.a Analyses des éléments traces

Liste des éléments

Quatorze éléments traces ont été analysés : Argent (Ag), Arsenic (As), Cadmium (Cd), Cobalt (Co), Chrome (Cr), Cuivre (Cu), Fer (Fe), Mercure (Hg), Manganèse (Mn), Nickel (Ni), Plomb (Pb), Sélénium (Se), Vanadium (V) et Zinc (Zn). Leurs concentrations ont été

détectées dans 11 sources de MO, 40 invertébrés et 2 poissons anguilliformes (*G. chilospilus* et *Conger* spp.).

Méthode d'analyse

Les analyses d'éléments traces ont été réalisées à partir des échantillons lyophilisés réduits en poudre. Environ 150 à 300 mg de chaque échantillon ont été digérés *via* l'utilisant d'une mixture d'acide nitrique-hydrochlorique 3 :1 v :v, avec 65 % de HNO_3 ultrapure et 37% d'HCl ultrapure. La digestion acide a été réalisée pendant la nuit à température ambiante, puis chauffée dans un four micro-ondes pendant 30 min, en augmentant la température jusqu'à 105°C suivi de 15 min à 105°C. Suite au processus de minéralisation, chaque échantillon a été dilué à 30 ou 50 ml avec de l'eau milli-Q, selon le volume d'acide ajouté lors de la minéralisation (3 et 4,5 ml, respectivement).

L'analyse de la plupart des éléments (Ag, As, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Se, V et Zn) a été réalisée par spectrométrie à torche plasma (Varian Vista-Pro ICP-OES) couplée à un spectromètre de masse (ICP-MS II Series Thermo Fisher Scientific). La concentration totale de mercure (Hg) a quant à elle été quantifiée sur des échantillons variant de 9,69 à 11,59 mg de poids sec, et pesés à 0,01 mg près. L'analyse a été réalisée par spectrométrie d'absorption atomique à l'aide d'un Advanced Mercury Analyzer (ALTEC AMA 254) suivant la procédure proposée par Bustamante *et al.* (2006).

Ces analyses ont été effectuées suivant un programme de contrôle qualité incluant l'analyse de tissus de référence (foie d'aiguillat DOLT-4 et hépatopancréas de homard TORT-2 - National Research Council, Canada). Ces standards ont été traités et analysés simultanément aux échantillons. Les résultats étant en accord avec les valeurs certifiées, et les écarts-types étant faibles, une bonne reproductibilité de la méthode a été prouvée. Les résultats des matériels de référence standard ont présenté un taux de récupération des éléments allant de 59 % à 133 %. De plus, pour chaque jeu d'analyses, des blancs ont été inclus par lot d'analyses.

Toutes les concentrations en éléments sont données sur la base du poids sec, en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec pour la totalité des éléments. Les limites de détection étaient de 0,005 (Hg), 0,015 (Cd), 0,017 (Ag), 0,02 (Cr, Co, Pb), 0,03 (Ni), 0,08 (Mn), 0,1 (Cu, Se), 0,2 (As), 0,3 (V) et 3,3 (Fe et Zn).

II-3.2.b Analyses des polluants organiques

Liste des polluants

Au total 28 composés organiques ont été analysés :
- 15 congénères de PCB : 18, 20, 28, 31, 44, 52, 101, 118, 149, 153, 105, 138, 180, 170 et 194 (selon la numérotation IUPAC proposée par Ballschmiter et Zell (1980) ;
- 13 pesticides ont été analysés : pp'-DDT (Dichlorodiphenyltrichloroethane), pp'-DDD (Dichlorodiphenyldichloroethane), pp'-DDE (Dichlorodiphenylethane), lindane, heptachlor, aldrin, Heptachlor-epoxide A, Heptachlor-epoxide B, endosulfan I, endosulfan II, dieldrin, endrin et Diazinon.

Leur concentrations ont été mesurées uniquement chez deux poissons anguilliformes (*G. chilospilus* et *Conger* spp.).

La liste des PCB contient notamment les 7 congénères (28, 52, 101, 118, 138, 153 et 180) proposés comme indicateurs des contaminations en PCB par l'International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (Valoppi *et al.* 2000). De plus, en vue de comparaisons spatiales des profils de congénères, une vaste gamme de représentants des principales classes de chlorination (tri-à octa-chlorés) a été incluse.

Méthode d'analyse

Environ un gramme d'échantillon lyophilisé a été analysé. Les composés ont été extraits par du Pestipur® hexane à l'aide d'un appareil soxhlet durant au moins 16 h. Chaque extrait a ensuite été concentré à 2 ml via Rotavapor. Environ 100 µl de cet extrait ont été utilisés pour déterminer le pourcentage de lipides de chaque échantillon (*cf. Détermination des lipides*, ci-dessous). La fraction restante a été purifiée à deux reprises avec de l'acide sulfurique concentrée (96 %), selon la procédure décrite par Murphy (1972), et l'extrait résultant a été concentré à un millilitre. Une purification complémentaire a été réalisée par chromatographie liquide sur une colonne silice-alumine, suivi d'une purification finale sur colonne de silice (Wells *et al.* 1985), sur les trois fractions suivantes :

F1a : (PCB, Heptachlor(50%), Aldrine, Diazinon, DDE)
F1b : (DDT, Heptachlor(50%)
F2 : (Lindane, EndosulfanI, EndosulfanII, DDD)
F3 : (Heptachlor-epox A and B, Dieldrine, Endrine)

La quantification des PCB a été réalisée par chromatographie gazeuse (CG) à l'aide d'un Agilent Technologies HP6890 équipé d'un détecteur à capture d'électron (ECD) à 300°C et d'un injecteur automatique dans la colonne. La colonne était une DB5 J&W (60*0,32 i.d*0,25µm) et le gaz d'entrainement l'hélium. La température était de 60°C lors de l'injection puis a été programmée pour augmenter de 10°C/min jusqu'à 160°C et de 25°C/min jusqu'à 280°C.
Les pesticides ont été analysés par CG à l'aide d'un Agilent Technology 6890N équipé d'un injecteur sans division couplé à de la spectrométrie de masse (MS). La colonne utilisée était la même que pour les PCB mais programmée pour augmenter de 50°C à 100°C à 25°C/min puis jusqu'à 280°C à 5°C/min. Le gaz d'entraînement était également l'hélium.

La performance des analyses a été testée par l'utilisation de blancs, de dupliquats et d'une calibration par des standards internes (Mirex et Octachloronaphtalène). Les limites de détection étaient de 0,01 $ng.g^{-1}$ pour les congénères de PCB et de 0,01 à 0,2 $ng.g^{-1}$ poids sec pour les pesticides, prenant en considération le plus faible niveau de calibration d'un analyte particulier et de tout l'échantillon extrait.

Détermination des lipides

Les 100 µl du résidu d'extraction évaporé ont été introduits dans un récipient initialement taré (comprimé), puis le tout a été déposé dans un dessiccateur. Après séchage à poids constant, la teneur en lipides a été déterminée par gravimétrie. Ce pourcentage ne présentait que peu de variations (de 0,15 % à 5,5 %).

II-4 EXPLOITATION DES DONNEES

Le calcul de plusieurs indices, ainsi que l'emploi de traitements statistiques, ont permis d'exploiter les données issues des contenus stomacaux, des analyses isotopiques et des analyses de contaminants.
Des tests paramétriques ont été effectués sur les données répondant aux conditions d'application de normalité (test de Shapiro-Wilk) et d'homogénéité des variances (test de Levene). Les données de concentrations en contaminants et de tailles ont été préalablement transformées en logarithme népérien afin de satisfaire ces conditions. Lorsque les conditions n'étaient pas satisfaites, même après transformation, des tests non-paramétriques analogues ont été appliqués.

L'ensemble des analyses descriptives et statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R version 2.13.2) et le seuil de significativité a été fixé à $\alpha = 0,05$.

II-4.1 Traitement des données des contenus stomacaux

Calcul des indices alimentaires

Plusieurs indices issus de la méthode mixte, numérique et pondérale, mise au point par Hureau (1970) ont été utilisés. Cette méthode, apportant un maximum d'informations sur l'alimentation d'une espèce (Harmelin-Vivien 1979), s'applique essentiellement aux carnivores consommant des invertébrés non coloniaux dont les individus peuvent être aisément comptabilisés. Pour chaque espèce de poisson, le pourcentage d'estomacs vides ainsi que la contribution des différentes catégories de proies dans le régime alimentaire a été décrite Hyslop (1980) :

- le coefficient de vacuité (CV) : nombre d'estomacs vides *Ev* sur le nombre total d'estomacs *Et* examinés, soit **CV = Ev / Et** ;
- l'indice de fréquence (f) : nombre d'estomacs n_i contenant une catégorie de proies *i* sur le nombre d'estomacs *Ep* contenant de la nourriture, soit $\mathbf{f_i = n_i / Ep}$;
- le pourcentage numérique des proies (Cn, %) : nombre d'individus N_i pour une catégorie de proie donnée *i* sur le nombre total de proies *Nt*, soit **Cn = Ni / Nt * 100** ;
- le nombre moyen de proies par estomac (Np).

II-4.2 Traitement des données isotopiques

II-4.2.a Calcul du niveau trophique

Le niveau trophique d'un organisme représente le nombre de transferts trophiques d'énergie (pondérés suivant leurs importances énergétiques relatives) existant entre cet organisme et les sources d'énergie présentes sous forme organique ou inorganique dans le milieu (Vander Zanden *et al.* 1997 ; Vander Zanden et Rasmussen 1999). Son calcul permet de positionner les organismes au sein des réseaux trophiques. Théoriquement, les producteurs primaires (végétaux, bactéries autotrophes) et les détritus ont des niveaux trophiques égaux à 1. Le niveau trophique des consommateurs primaires stricts (herbivores) est de 2, celui des consommateurs secondaires stricts de 3, *etc*. Cependant, comme la majorité des organismes

hétérotrophes s'alimentent à partir de proies de différents niveaux trophiques, leurs propres niveaux trophiques prennent généralement une valeur continue.

L'une des approches quantitative de l'utilisation des isotopes stables permet le calcul du niveau trophique des organismes en fonction de leur $\delta^{15}N$. Plusieurs auteurs ont travaillé sur l'élaboration de modèles permettant d'estimer ce niveau trophique (Post 2002), soit à partir du $\delta^{15}N$ des producteurs primaires (Kline et Pauly 1998), soit à partir de celui des consommateurs primaires du milieu (Vander Zanden et Rasmussen 2001). Les consommateurs primaires constituent une « ligne de base » plus fiable pour estimer les niveaux trophiques, car leurs signatures isotopiques sont généralement plus intégrées temporellement et spatialement que celles des sources (Cabana et Rasmussen 1996).

Le niveau trophique (NT) de chaque organisme consommateur (invertébrés et poissons) a été estimé suivant la formule de Post (2002) :

$$\mathbf{NT = \lambda + (\delta^{15}N_{cs} - \delta^{15}N_{base}) / \Delta_n}$$

où λ est le niveau trophique de l'organisme utilisé pour estimer $\delta^{15}N_{base}$ ($\lambda = 1$ pour les producteurs primaires, $\lambda = 2$ pour les consommateurs primaires), $\delta^{15}N_{cs}$ est la valeur de $\delta^{15}N$ du consommateur et $\delta^{15}N_{base}$ la valeur de $\delta^{15}N$ de la « ligne de base » choisie provenant de la valeur directement mesurée, et Δ_n correspond à l'enrichissement en $\delta^{15}N$ par niveau trophique (fixé à 3,4 ‰, Peterson et Fry 1987).

Différents organismes échantillonnés dans les récifs lagonaires ont été choisis comme références ou « ligne de base », en raison de leurs signatures isotopiques en carbone et en azote, de valeurs moyennes vis-à-vis du groupe isotopique auquels ils appartiennent (*cf.* III-3.2.a et IV-3.1.a).

- trois producteurs primaires (de niveau trophique 1) : le turf algal ($\delta^{15}N$ de 2,02 ‰), *Halimeda discoïdea* ($\delta^{15}N$ de 2,33 ‰) et *Turbinaria* spp. ($\delta^{15}N$ de 2,60 ‰);
- trois consommateurs primaires (de niveau trophique 2) : les amphipodes ($\delta^{15}N$ de 2,97 ‰), le troca *Tectus niloticus* ($\delta^{15}N$ de 3,64 ‰) et *Nerita* spp. ($\delta^{15}N$ de 3,10 ‰).

Chaque couple producteur/consommateur primaire (turf/amphipodes *vs.* *Halimeda*/troca *vs.* *Turbinaria*/nérite) appartient à un réseau trophique à part entière (*cf.* VI-1.2).

II-4.2.b Modèles de mélange

Différents modèles dits « de mélange » ont été mis au point dans le but d'estimer la part de la contribution de chaque source dans l'alimentation d'un consommateur ou contri-

buant à un pool (Koch et Phillips 2002 ; Phillips et Greg 2003 ; Phillips *et al*. 2005 ; Parnell *et al.* 2010). Le postulat de départ est de considérer que la signature d'un mélange (un consommateur ou un pool) est égale à la moyenne des signatures des sources potentielles (constitutives ou incorporées, Phillips 2001). Par exemple, dans le cas d'un mélange constitué de trois sources potentielles et décrit par deux isotopes (C et N), la proportion de chaque source contribuant au mélange sera décrite par les trois équations suivantes (Fry 2008) :

$$\delta^{13}C_{mélange} = f_1\delta^{13}C_1 + f_2\delta^{13}C_2 + f_3\delta^{13}C_3$$

$$\delta^{15}N_{mélange} = f_1\delta^{15}N_1 + f_2\delta^{15}N_2 + f_3\delta^{15}N_3$$

$$f_1 + f_2 + f_3 = 1$$

où $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ sont les signatures isotopiques des sources notées de 1 à 3 et f est la proportion relative de la contribution d'une source.

Afin d'être considérées indépendamment dans le modèle, les sources potentielles doivent avoir des signatures isotopiques significativement différentes et donc préalablement discriminées par analyses statistiques. Lorsque des sources présentent des signatures proches, celles-ci sont considérées comme appartenant à un même groupe. Dans ce cas, une signature moyenne de ces différentes espèces est prise en compte dans le modèle.

Les calculs du modèle ont été effectués à l'aide du programme SIAR (Stable Isotope Analyses with R, Parnell *et al.* 2010) développé sur le logiciel R. Cette méthode de calcul, basée sur une approche bayésienne, permet d'obtenir les distributions des probabilités associées aux valeurs de contribution des différentes sources d'un mélange. Sont pris en compte l'ensemble de la variabilité associée aux signatures isotopique des mélanges, des sources, et aux facteurs de fractionnement. De plus, des facteurs de fractionnement différents pour chaque source et chaque isotope peuvent également être appliqués.

II-4.2.c Estimation des niches isotopiques

La « niche écologique » d'une espèce est définie comme étant la somme des interactions (entre autres d'ordre trophique) qui lie cette espèce aux autres espèces de l'écosystème, ainsi qu'à son habitat (Elton 1927 ; Hutchinson 1957). Or, les ratios isotopiques mesurés sur un individu dépendent de son alimentation et de son habitat. L'utilisation de ces valeurs à partir de plusieurs individus permet donc d'obtenir des informations sur la variabilité des processus

alimentaires observés à échelle d'une communauté. Le terme de « niche isotopique » a donc été introduit pour définir l'aire occupée par les organismes dans un espace isotopique visualisable dans un diagramme ($\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$, Newsome *et al.* 2007). Cette niche isotopique intègre à la fois une dimension relative à l'alimentation et une dimension relative à l'habitat puisque les signatures des sources varient en fonction du milieu. Une niche plus large, marquée par l'augmentation de la gamme $\delta^{13}C$ - $\delta^{15}N$ ou de l'aire occupée par la communauté, reflète une augmentation de diversité des signatures isotopiques de l'alimentation. Etant donné que la composition biochimique d'un organisme est directement influencée par ce qu'il consomme (niche trophique) et par l'habitat dans lequel il vit (Bearhop *et al.* 2004 ; Layman *et al.* 2007 ; Newsome *et al.* 2007 ; Frédérich *et al.* 2009), de nombreux travaux utilisent la niche isotopique pour définir la niche écologique d'une espèce, bien que ces concepts ne soient pas similaires (Jackson *et al.* 2011 ; Layman *et al.* 2011).

L'aire totale (AT), incluant tous les membres d'une communauté dans l'espace isotopique $\delta^{13}C$ – $\delta^{15}N$, a été calculée et utilisée comme indicateur quantitatif de la diversité trophique à l'échelle d'une communauté et entre groupes trophiques (Layman *et al.* 2007). Cet indice informe également sur l'étendue de la diversité trophique individuelle des organismes (Layman *et al.* 2012). La comparaison de groupes trophiques d'effectifs différents peut cependant ajouter un biais. En effet, un groupe représenté par un plus grand nombre d'individus a plus de chance d'occuper un espace plus important du simple fait de ce grand effectif, et non plus du fait que la diversité trophique y soit réellement plus importante (Jackson *et al.* 2011). Par conséquent, la largeur des niches trophiques peut être calculée non plus à partir de l'aire de la surface complexe comprenant tous les points mais à partir de l'aire de **l'ellipse standard (« Standard Ellipse Area » ou SEA)**, qui est l'équivalent bivarié de l'écart-type pour des données univariées. L'estimateur appelé **aire corrigée de l'ellipse standard (« corrected Standard Ellipse Area » ou SEAc)**, faisant intervenir un facteur de correction lié à l'effectif de la population, a été utilisé (Jackson *et al.* 2011).
La surface de recouvrement entre deux ellipses standards SEAc a ensuite été calculée, afin d'en déduire un **pourcentage de recouvrement** de chaque ellipse sur l'autre.

Tous ces calculs ont été réalisés à l'aide du package SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R - Andrew Jackson).

II-4.2.d Analyses statistiques

La signature isotopique moyenne de chaque organisme a été obtenue à partir de l'ensemble du jeu de données (tous sites et toutes saisons confondus), à l'exception des valeurs obtenues au site barrière du Grand Lagon Sud (BR2). En effet, ce site, pour lequel des valeurs en $\delta^{15}N$ différentes ont été mises en évidence, a été considéré comme un cas à part (*cf.* chapitres suivants).

Pour chaque traceur isotopique ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$), des ANOVAs à un ou plusieurs facteurs, suivies de tests post-hoc « Honestly Significant Difference » (HSD) de Tukey ont été réalisés. Ainsi, la variabilité interspécifique (facteur espèce) et spatio-temporelle (facteurs zone x site x saison) des signatures isotopiques ont été analysées. Dans le cas des poissons, la relation entre divers paramètres biologiques (taille et niveau trophique) et la valeur de la signature isotopique (en carbone ou en azote) a été explorée à l'aide de corrélations (de Pearson ou Spearman selon le cas). Lorsqu'un lien fut mis en évidence, une analyse de covariance ou ANCOVA, prenant en compte le paramètre corrélé comme covariable, fut réalisée à la place de l'ANOVA.

Le regroupement des espèces en fonction de leurs compositions isotopiques, incluant simultanément le $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, a été obtenu par la méthode des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH). La dissimilarité entre les objets à classer a été mesurée en calculant des distances euclidiennes et les groupes ont été formés à partir de la méthode de Ward, qui vise à minimiser l'inertie à l'intérieur d'un groupe et à maximiser la variation entre les groupes.

II-4.3 Traitement des données contaminants

II-4.3.a Calcul des indices de contamination

Plusieurs indices ont été utilisés pour caractériser la contamination par les polluants organiques persistants (POPs) :

- la contamination globale par les PCB (*PCBTot*) : au vue des profils des PCB détectés dans les échantillons, ceux-ci semblent provenir majoritairement de pyralène de condensateurs (DP3, DP4 or Arochlor1230, 1242, Wafo *com. pers.*). Par conséquent, l'empreinte globale a été estimée à l'aide de la formule proposée par Annema *et al.* (1995) qui prend en

compte les congénères CB28, CB 52, CB101, CB 138, CB153 et CB180 qui sont les plus abondants dans ce cas de figure ;

***PCBTot* = *Σ* (28 + 52 + 101 + 138 + 153 + 180)*5.**

- l'indice *ΣICES* : la somme des concentrations des 7 congénères (28, 52, 101, 118, 138, 153, 180) proposés comme indicateurs des contaminations en PCB par l'International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (Valoppi *et al.* 2000) ;
- la contribution relative (en %) de chaque classe de PCB (tri- à octa- chloré) : la somme des concentrations des PCB d'une classe sur la somme des concentrations de l'ensemble des PCB analysés ;
- la dynamique des apports de PCB : estimée à l'aide du ratio des deux congénères CB153/CB138 (Monod *et al.* 1995 ; Perez *et al.* 2003 ; Wafo *et al.* 2005). Un ratio élevé (>1) indique des apports continus ou la persistence des PCB dans l'environnement, tandis qu'un faible ratio (<1) reflète une diminution, la sporadicité ou la nonpersistence des PCB dans le milieu ;
- la concentration totale en DDT (*ΣDDT*) : la somme des pp'-DDD, pp'-DDE et des pp'-DDT ;
- la source de contamination: une indication approximative de l'importance relative des sources agricoles *vs.* industrielles de polluants organiques dans l'environnement a été proposée par le calcul de ratio de la concentration totale en pesticides sur la concentration totale en PCB analysés (*ΣPest/ΣPCB)* (de Mora *et al.* 2004) ; un ratio supérieur à 1 indique une prévalence des sources agricoles, tandis qu'un ratio inférieur à un indique la prédominance des sources industrielles.

II-4.3.b Calcul du facteur d'amplification trophique

Le potentiel de bioamplification des contaminants a été estimé à l'aide d'un **facteur d'amplification trophique (FAT)** pour l'ensemble des réseaux trophiques. Le calcul de ce facteur s'est fait sur la base de la relation entre le logarithme népérien des concentrations en contaminants et le niveau trophique (approximé par le $\delta^{15}N$) de tous les composants des réseaux (Nfon *et al.* 2008). La régression linéaire suivante a donc été utilisée : **ln(contaminant) = *a* + *b* x δ^{15}N**.

La pente (*b*) de cette droite de régression correspond au pouvoir de bioamplification des contaminants et représente la variation de concentration par unité de changement de niveau

trophique ($\delta^{15}N$) à travers les réseaux trophiques, et (a) est une constante qui dépend de la concentration de base (Owens 1987 ; Broman *et al.* 1992; Rolff *et al.* 1993).
La pente (*b*), aussi appelée "pouvoir de bioamplification" (Burreau *et al.* 2006; Nfon *et al.* 2008; Mizukawa *et al.* 2009), peut donc être utilisée pour calculer le facteur d'amplification trophique (FAT) de l'élément, *via* l'équation: $FAT = 10^b$.

Une valeur du FAT supérieure à 1 indique l'accumulation du contaminant à travers les réseaux trophiques, tandis qu'une valeur inférieure à 1 indique au contraire une diminution de ces concentrations avec l'augmentation des niveaux trophiques.

II-4.3.c Analyses statistiques

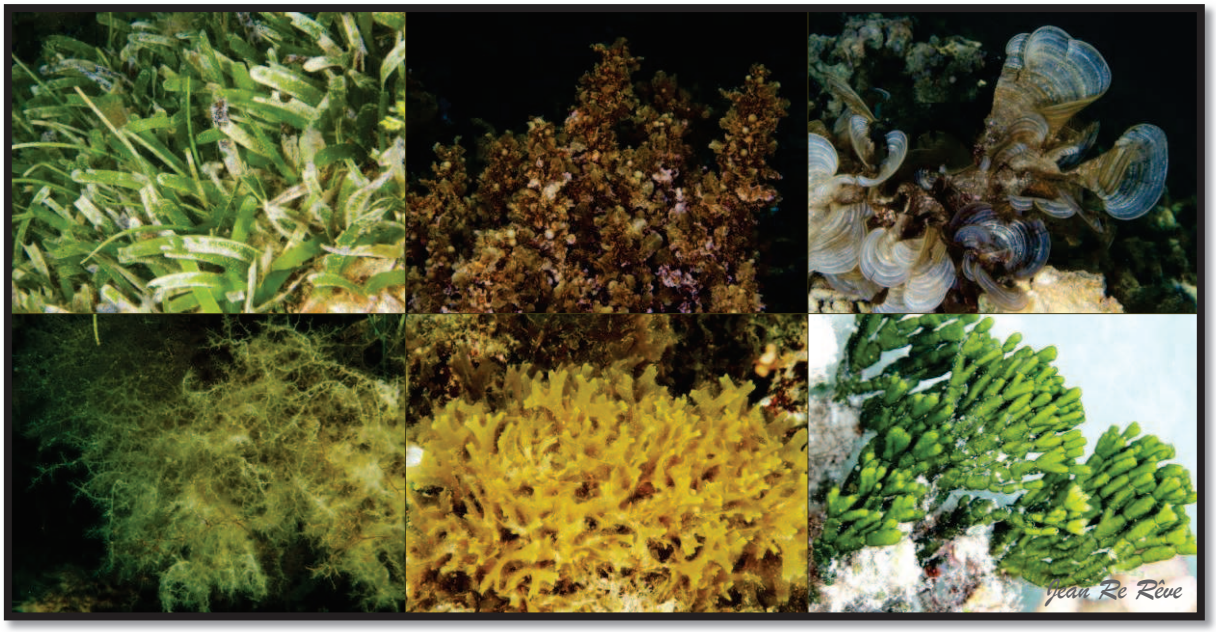
Les contaminants ont été considérés comme non détectés lorsque toutes, ou la grande majorité, des concentrations mesurées chez les individus d'une même espèce ou d'un même groupe (taxonomique ou trophique) étaient sous la limite de détection. Dans le cas où les concentrations sous la limite de détection ne concernaient que quelques échantillons, les valeurs des concentrations utilisées ont été celles du seuil de détection.

Afin d'obtenir une vue globale de la répartition des contaminants en fonction des espèces et des sites, des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été réalisées. Les concentrations en élément traces et en POP ont été traitées séparément. Puis des ANOVA à un ou plusieurs facteurs suivies de tests post-hoc HSD de Tukey ont été effectuées afin de déterminer une variabilité interspécifique (facteur espèce) et spatio-temporelle (facteurs zone x site x saison).
De nouveau dans le cas des poissons, la relation entre divers paramètres biologiques (taille, niveau trophique et composition lipidique) et la concentration en contaminants a été explorée à l'aide de corrélations de Pearson ou Spearman selon le cas. Lorsqu'un lien fut mis en évidence, une analyse de covariance ou ANCOVA, prenant en compte le paramètre corrélé comme covariable, fut réalisée à la place de l'ANOVA.
Des régressions linéaires ont été réalisées entre les concentrations en éléments traces et le niveau trophique ou le $\delta^{15}N$ des organismes, dans le but d'examiner le potentiel de bioamplification de chaque élément au sein des réseaux trophiques. Enfin, d'autres corrélations testant le lien existant entre les concentrations des différents éléments traces au sein des organismes étudiés ont été réalisées.

CHAPITRE III

LES SOURCES DE MATIERE ORGANIQUE :

producteurs primaires et réservoirs de stockage



(Photos : Jean-René Deleforterie)

III-1 INTRODUCTION

Les producteurs primaires marins

Les organismes photosynthétiques marins produisent la grande majorité de l'alimentation sur laquelle sont basés les écosystèmes marins (Field *et al.* 1998 ; Falkowski *et al.* 2000). Leur production primaire participe largement à la production primaire nette mondiale (PPNt), avec 111 à 117.10^9 tonnes de carbone par an soit 50 % de la PPNt (Behrenfeld *et al.* 2001). A l'échelle des océans, l'approvisionnement en carbone organique des chaînes trophiques repose principalement sur la production primaire phytoplanctonique, qui fournit plus de 40 % de l'ensemble de la PPNt (près de 35 à 55.10^9 tonnes de carbone fixés chaque année - Charpy-Roubaud et Sournia 1990 ; Uitz *et al.* 2010). Par comparaison, les producteurs macrobenthiques pourtant très productifs y participent assez peu (environ 10 % de la PPNt), puisqu'ils n'occupent qu'un espace restreint (2 % de la surface mondiale des océans). Néanmoins, dans les milieux côtiers photiques tels que les récifs coralliens, leur rôle devient majeur (Mann 1973 ; Charpy-Roubaud et Sournia 1990).

Les principaux producteurs primaires des milieux récifaux sont, en plus du phytoplancton, les macroalgues benthiques, le gazon algal ou « turf », les algues unicellulaires et filamenteuses, le microphytobenthos et les dinoflagellés symbiotiques des coraux scléractinaires (Larkum 1983). D'autres producteurs d'écosystèmes associés (plantes de mangroves et d'herbiers marins), peuvent également jouer un rôle majeur dans l'apport de matière organique aux réseaux trophiques récifaux.

Les macroalgues regroupent toutes les formes macroscopiques d'algues marines au stade adulte. Contrairement aux microalgues (algues unicellulaires), la plupart d'entre elles vivent fixées à un support solide inerte (rocher, coquille, structure artificielle) ou à une autre algue (on les nomme alors épiphytes). Leur recouvrement peut s'étendre sur des grands espaces formant alors des « champs » ou « forêts ». Néanmoins, de par la nécessité de lumière, la colonisation des macroalgues se limite du rivage jusqu'à environ 75 mètres de profondeur, avec leur raréfaction dès 30 m.

Au sein des assemblages algaux, beaucoup d'espèces croissent d'avantage en colonies qu'en individus distincts spatialement (Harper 1977). Des espèces appartenant aux trois phyla ou phylum majeures (Chlorophyta, Rhodophyta et Ochrophyta) ont d'ailleurs montré une

évolution convergente vers cette forme de croissance « en gazon ». Les avantages adaptatifs inhérents à cette configuration permettent à ces espèces d'assurer la pérennité des populations dans un contexte environnemental stressant. Le gazon algal ou "turf algal" en est le parfait exemple. Il est défini comme étant un assemblage dense et multi-spécifique de cyanobactéries et d'algues benthiques filamenteuses généralement inférieure à 1 cm de hauteur (microphytes et macrophytes), qui colonisent les substrats durs (Hay 1981 ; Steneck et Dethier 1988). Cette pelouse algale est entretenue par le broutage effectué par les espèces herbivores (invertébrés benthiques, poissons et oursins), qui maintiennent ainsi les macrophytes au stade de « gazon ». Le cas le plus connu est celui des poissons-demoiselles (Pomacentridae), qui entretiennent le gazon algal de leur territoire en éliminant les macroalgues non comestibles et en conservant les espèces les plus appétantes (activité de « farming », Emery 1973 ; Ceccarelli *et al*. 2001 ; Hata *et al*. 2010). La forme « turf » est abondante à travers le monde, dans les habitats intertidaux tropicaux et tempérés (Stephenson et Stephenson 1972) et est généralement dominante dans les habitats récifaux peu profonds (Dahl 1972, 1973 ; Cribb 1973 ; Benayahu et Loya 1977). Ces communautés sont trop peu souvent considérées et quantifiées en dépit du fait qu'elles soient devenues l'un des groupes fonctionnels benthiques le plus abondant des communautés récifales à travers le monde (McCook 2001 ; Gorgula et Conell 2004 ; Sandin *et al.* 2008a, b ; Barott *et al.* 2009 ; Haas *et al.* 2010 ; Vermeij *et al.* 2010). Par comparaison avec les macroalgues, le turf croît plus vite (Littler *et al.* 2006), occupe les espaces libres plus rapidement (Airoldi 1998 ; Diaz-Pulido et McCook 2002) et est moins vulnérable aux stress physiques causés par les turbulences de l'eau (Airoldi 1998 ; Cheroske *et al.* 2000) et le broutage des herbivores (Hay 1981 ; Steneck et Dethier 1988).

Les herbiers marins et les mangroves sont abondamment dispersés dans les zones côtières tropicales, favorisant la stabilisation des littoraux dynamiques (Orth 1977 ; Wolanski *et al.* 1990) et formant des écosystèmes hautement productifs (Clough 1998).
Les Magnoliophytes marines, anciennement appelés « phanérogames marines » (Tracheophytes, Angiospermes, Alismatales) sont des plantes marines se développant sur des fonds sédimentaires. Ces herbiers marins ainsi créés constituent l'un des écosystèmes les plus productifs de la planète (Cebrian 1999 ; Ruiz *et al.* 2009). Ces pôles de biodiversité jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes marins, en tant que substrat d'organismes épibiontes ou encore comme nourricerie pour certaines espèces de poissons (Heck *et al.* 2003). Certains aspects de la physiologie et du fonctionnement des espèces actuelles de Magnoliophytes marines résultent de leur origine terrestre, puisque leur histoire évolutive

marque un retour de leurs ancêtres terrestres en milieu marin il y a environ 100 Ma (Larkum et Den Hartog 1989 ; Klap *et al. 2*000 ; Boudouresque *et al.* 2006).

Les palétuviers sont des plantes ligneuses à caractère halophile, possédant des adaptations morphologiques et physiologiques parfaitement accommodées aux conditions de la mangrove (anoxie, salinité élevée, instabilité du substrat). De par leur position intertidale, les mangroves représentent des systèmes ouverts communicant avec les écosystèmes environnants, notamment l'océan côtier ou les récifs coralliens.

La production de matière organique nette de ces producteurs peut s'accumuler dans les sédiments locaux ou être transportée dans les eaux côtières adjacentes grâce à l'exportation de la matière détritique (hypothèse d'outwelling, Odum 1968, 1980). Ainsi, la proportion de feuilles de phanérogames exportée d'une prairie peut varier considérablement (de 1 % à près de 100 %, avec une moyenne de 24,3 %, Duarte et Cebrian 1996). De même, dans les mangroves, la litière végétale représente environ un tiers de la production et jusqu'à la moitié de cette quantité peut être exportée dans les eaux côtières adjacentes (Duarte et Cebrian 1996 ; Jennerjahn et Ittekkot 2002).

La synthèse de matière organique par les producteurs primaires

Les producteurs primaires possèdent des signatures isotopiques différentes, d'abord parce qu'ils dépendent d'éléments minéraux nutritifs différents, mais également parce le fonctionnement des cycles biogéochimiques et des voies métaboliques utilisés au cours de la synthèse de leur matière organique peut varier.

Le carbone fixé par les organismes autotrophes est directement issu du réservoir de carbone inorganique présent dans leur environnement immédiat. Pour produire leur matière organique lors de la photosynthèse, les plantes terrestres vont donc utiliser le CO_2 atmosphérique, tandis que les producteurs primaires aquatiques utilisent le carbone inorganique dissous (CID) contenu dans l'eau. Comme pour toute réaction biochimique, un fractionnement isotopique complexe se produit lors de la dissolution du CO_2 dans l'eau. Ce processus induit des différences de signatures entre le CO_2 atmosphérique (-7 ‰) et le CID (-15 ‰ en eau douce, 0 ‰ en eau de mer, Faure 1986 ; Peterson et Fry 1987). Les différences entre les rapports isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) des producteurs primaires issus de ces milieux distincts sont en partie expliquées par ce phénomène.

Par ailleurs, les mécanismes photosynthétiques employés par les producteurs influent également fortement sur leur composition isotopique. En effet, lors de la photosynthèse,

l'assimilation du carbone engendre une discrimination envers le ^{13}C. La biomasse produite est enrichie en ^{12}C, alors que le CO_2 atmosphérique ou le CID total maintenu devient relativement enrichi en ^{13}C (Burkhardt *et al.* 1999a, b ; Riebesell *et al.* 2000). En outre, deux principaux types de mécanismes enzymatiques sont employés pour fixer initialement le carbone lors de la photosynthèse :

- le cycle de Calvin ou cycle en C3, utilisant la Rubisco (ribulose-1.5 bisphosphate carboxylase-oxygénase), passe par la formation de molécules à trois atomes de carbone ;
- le cycle de Hatch-Slack, ou cycle en C4, utilisant la phosphoénolpyruvate (PEP), produit des molécules à quatre atomes de carbone.

Or, le caractère plus ou moins fractionnant des enzymes utilisées au cours de cette activité photosynthétique peut engendrer de fortes variations de la composition isotopique des producteurs.

Les deux mécanismes photosynthétiques (les voies en C3 et en C4) sont utilisés en milieu marin (Raven *et al.* 1982 ; Stephenson *et al.* 1984), bien que la plupart des producteurs primaires utilisent la Rubisco pour fixer près de 95 % de l'ensemble du carbone inorganique (Raven 1997). Cette enzyme catalyse deux processus essentiels aux producteurs primaires : la photosynthèse (activité carboxylase) et la photorespiration (activité oxygénase, Griffiths 2006). Cette double activité enzymatique contraint ces organismes à utiliser des mécanismes de concentration du carbone minéral (CCM), qui augmentent la concentration en CO_2 et ainsi saturent la Rubisco dans le but de limiter son activité de photorespiration (Raven 1997 ; Giordano *et al.* 2005 ; Griffiths 2006 ; Bartlett *et al.* 2007). Ces mécanismes sont basés sur le transport facilité ou actif (non-diffusif) du CO_2 dans la cellule (Cook *et al.* 1986; Surif et Raven 1989 ; Maberly 1990 ; Axelsson *et al.* 1991 ; Johnston *et al.* 1992 ; Mercado *et al.* 1998). En milieu marin, les propriétés thermodynamiques de diffusion des gaz dans l'eau diminuent la quantité de CID disponible. La nécessité pour les producteurs primaires d'utiliser de tels mécanismes de concentration (CCM) est donc plus forte. Des enzymes, appelées anhydrases carboniques, constituent l'un des principaux CCM utilisé en milieu marin. Leur action de catalyseur permet la déshydratation du bicarbonate HCO_3^- (la forme majoritaire de carbone inorganique en milieu marin) en CO_2 (la forme de carbone inorganique utilisable par la Rubisco, Smith et Bidwell 1989 ; Haglund *et al.* 1992 ; Mercado *et al.* 1997 ; Elzenga *et al.* 2000 ; Giordano *et al.* 2005, Raven *et al.* 2008). Les espèces disposant de ce système enzymatique augmentent sensiblement l'efficacité de leur activité photosynthétique. Mais de

nouveau, tous ces mécanismes sont associés à des phénomènes de fractionnement isotopique se reflétant dans la valeur du $\delta^{13}C$ des producteurs primaires.

De nombreuses données isotopiques sont disponibles sur les macroalgues (Dauby 1989 ; Bricout *et al.* 1990 ; Jennings *et al.* 1997 ; Hsieh *et al.* 2000 ; Pinnegar et Polunin 2000 ; Vizzini et Mazzola 2004, 2006a, b ; Mercado *et al.* 2009 ; Schaal *et al.* 2010 ; Hyndes *et al.* 2013 ; Cresson 2013). Elles sont notamment utilisées pour mieux comprendre les métabolismes photosynthétiques et les voies d'acquisition du carbone inorganique chez ces organismes (Maberly *et al.* 1992 ; Korb *et al.* 1996 ; Raven *et al.* 2002a, b, 2008 ; Raven et Beardall 2003 ; Giordano *et al.* 2005 ; Kevekordes *et al.* 2006 ; Marconi *et al.* 2011). Plusieurs travaux se sont également intéressés aux phanérogames marines, dans le but d'évaluer leur part dans le soutien d'une importante biomasse de consommateurs et les voies de transfert employées (Ott et Mauer 1977 ; Cebrian *et al.* 1997 ; Lepoint *et al.* 2000 ; Smit *et al.* 2006 ; Cresson 2013).

Les réservoirs de matière organique

Différentes sources de matière organique (phytoplancton, microphytes, détritus et bactéries), constituant la base des réseaux trophiques, sont étroitement associées en un « pool particulaire » indifférencié (Knox 1986). Ces réservoirs de stockage de la matière organique, contenus dans l'eau et dans le sédiment, accumulent du matériel organique vivant ou mort issus de diverses origines, et constituent des réservoirs très hétérogènes, en zones côtières notamment. La matière organique particulaire (MOP) se compose d'un mélange de matériel vivant et détritique, incluant bactéries, virus, phytoplancton, pelotes fécales, particules et détritus d'origines et de tailles diverses (Volkman et Tanoue 2002 ; Savoye *et al.* 2003 ; Tesi *et al.* 2007 ; Harmelin-Vivien *et al.* 2008 ; Frangoulis *et al.* 2011). La matière organique sédimentaire (MOS) est un réservoir détritique majoritairement alimenté par du matériel mort issus d'organismes producteurs benthiques et pélagiques sédimentant (Holmer *et al.* 2004 ; Papadimitriou *et al.* 2005, Cresson *et al.* 2012) et d'apports de rivières, mais peut aussi provenir de la production locale du microphytobenthos et de la méiofaune (Barranguet *et al.* 1996). La matière organique dissoute (MOD) peut également représenter un apport de matière organique pour les réseaux trophiques (à certains stades de vie des organismes), mais son importance reste limitée par rapport à celle de la MOP et de la MOS (Manahan *et al.* 1983).

Ces dernières années, de nombreuses études menées sur les réseaux trophiques marins et estuariens se sont donc intéressées à la composition isotopique de ces compartiments (Gearing *et al.* 1984 ; Fichez *et al.* 1993 ; Kerhervek *et al.* 2001 ; Darnaude 2005 ; Bautista-Vega *et al.* 2008 ; Cresson 2013). Etant donné que ces réservoirs de matière organique résultent d'environnements différents et de producteurs primaires utilisant des voies métaboliques distinctes, il est possible de différencier les signatures des matières organiques terrestres et marines et d'évaluer leur influence relative sur les compositions isotopiques des réservoirs en milieu marin (Riera et Richard 1996 ; Darnaude *et al.* 2004a ; Banaru *et al.* 2007 ; Tesi *et al.* 2007). L'analyse des rapports isotopiques de la MOP a permis d'identifier de nouvelles sources alimentaires d'organismes (Harrigan *et al*. 1989 ; Deegan *et al*. 1990 ; Thomas et Cahoon 1993) et de quantifier plus précisément les flux de carbone entre les différents niveaux trophiques (Monteiro *et al*. 1991 ; Rau *et al*. 1992). De même, les sources de matière organique dans les sédiments ont été évaluées en utilisant leur ratio C/N élevés et la composition isotopique du carbone (Fry *et al.* 1977 ; Thornton et McManus, 1994 ; Cifuentes *et al.* 1996 ; Bouillon *et al.* 2002). De nombreuses études sur la composition isotopique de la MOP et de la MOS ont été menées en Méditerranée (Vizzini et Mazzola 2003 ; Covazzi Harriague *et al.* 2007 ; Cresson *et al.* 2012), mais assez peu en régions tropicales (Carassou *et al.* 2008 ; Letourneur *et al.* 2013).

L'intégration dans les réseaux trophiques

Le transfert de matière organique le long des réseaux trophiques dépend de l'utilisation de ces sources par les consommateurs. Les macrophytes benthiques (macroalgues et phanérogames marines) et le gazon algal constituent les principales voies d'énergie et de flux de matières dans les écosystèmes côtiers peu profonds, et jouent un rôle déterminant dans le renouvellement des nutriments pour le benthos. De même, l'exploitation des réservoirs de MO par les consommateurs primaires influence le fonctionnement des écosystèmes, en conditionnant leur transfert au sein des réseaux trophiques (Martineau *et al*. 2004 ; David *et al*. 2006).

Les macrophytes, riches en fibres (cellulose ou lignine), s'avèrent particulièrement difficiles à dégrader et à assimiler pour bon nombre d'organismes (Klap *et al.* 2000 ; Choat et Clements 1998). Toutefois, ces producteurs constituent les ressources alimentaires principales de consommateurs adaptés que sont les organismes herbivores (poissons et invertébrés, Hatcher 1988, 1990 ; Polunin et Klumpp 1992 ; Choat et Clements 1998). A travers leur consom-

mation par les suspensivores et les détritivores, la MOP et la MOS sont considérées comme étant des apports d'énergie majeurs dans la dynamique des communautés benthiques (Pfannkuche 1993 ; Salen-Picard *et al.* 2002). En revanche, de par leurs origines multiples, l'évaluation de l'importance relative de chaque source dans ces pools et de leur utilisation par les consommateurs reste très complexe (Cresson *et al.* 2012).

Les sources de matière organique à la base des réseaux peuvent donc être très différentes selon les écosystèmes considérés, par exemple s'il s'agit d'une zone côtière ou du large, d'une zone deltaïque ou non (Kaehler *et al*. 2000 ; Darnaude *et al*. 2004a), ou encore d'un compartiment pélagique ou benthique (Bouillon *et al*. 2000, 2002 ; Rolff 2000 ; Bode *et al.* 2004 ; Behringer et Butler 2006). Une détermination précise des signatures isotopiques de ces sources est nécessaire à la compréhension du transfert de cette matière au sein des réseaux trophiques, mais également à la détermination des niveaux trophiques des organismes consommateurs (Fry et Scherr 1984 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001 ; Phillips et Gregg 2003). En outre, plusieurs études ont mis en évidence la variabilité spatiale ou temporelle de leur composition isotopique, mais la plupart ne se sont focalisées que sur une ou quelques espèces de producteurs primaires, en particulier les phanérogames marines (Hemminga et Mateo 1996; Papadimitriou *et al.* 2005). Or, les sources potentielles de matière organique sont nombreuses dans les milieux fortement diversifiés tels que les récifs coralliens. La prise en compte de l'ensemble des principales sources impliquées, l'étude de leurs caractéristiques propres ainsi que la détermination de leur rôle sont indispensables à l'obtention d'une vision globale du fonctionnement des réseaux trophiques qui en dépendent.

Contamination des sources de MO

Au cours de leur transport, les contaminants (dont les éléments traces) rejetés dans le milieu à partir de sources naturelles ou anthropiques, sont inégalement répartis entre les différents compartiments de l'écosystème aquatique : l'eau, les sédiments et les organismes vivants (Moore et Ramamoorthy 1984 ; Felipe-Sotelo *et al*. 2007). Certains éléments métalliques ne restent pas dissous dans l'eau et sont principalement retenus par le sédiment (absorbés par les particules organiques) et certaines macrophytes, où ils s'accumulent. Ainsi, les sédiments et macrophytes peuvent servir à la fois de réservoirs et de sources potentielles de contaminants dans la colonne d'eau (Tsakovski *et al.* 2012). Si la mesure dans les réservoirs de MO (eau, sédiment) évalue immédiatement et de façon localisée le taux de

contamination du milieu, l'analyse des organismes fournit quant à elle une évaluation directe et intégrée dans le temps de la fraction métallique qui est réellement disponible pour les organismes, ou fraction biodisponible (Phillips 1990, 1994 ; Coteur *et al.* 2003 ; Danis *et al.* 2004). Cette seconde approche fournit une vue plus réaliste de la distribution des contaminants, tout en ciblant la fraction qui pourra avoir un effet toxique, et permet d'estimer les processus de bioaccumulation et de bioamplification (s'ils se produisent) pour un contaminant donné.

De nombreuses études ont mis en évidence la capacité des macrophytes marines, et en particulier des macroalgues, à concentrer des contaminants présents dans les eaux environnantes (Bryan et Hummerstone 1973 ; Burdon-Jones *et al.* 1982 ; Phillips 1994 ; Warnau *et al.* 1996). Les Ochrophytes notamment, sont connues pour accumuler efficacement certains métaux (Försberg *et al.* 1988 ; Phillips 1990 ; Warnau *et al.* 2006 ; Hédouin 2006) et ont été régulièrement employées comme indicateurs de la contamination métallique depuis le début des années soixante-dix (Burrows 1971 ; Bryan 1983 ; Söderlund *et al.* 1988). Les phanérogames marines sont également de plus en plus utilisées comme indicateurs de contaminations chimiques des régions côtières (*Posidonia oceanica*, Capiomont 2000 ; Pergent-Martini et Pergent 2000 ; Campanella *et al.* 2001 ; Ferrat *et al.* 2003).
Toutefois, la grande majorité de ces études ont été menées dans les zones tempérées, et beaucoup moins d'attention a été accordée aux zones tropicales et subtropicales (Karez *et al.* 1994 ; Amado Filho *et al.* 1999). Par ailleurs, de récentes études effectuées en Nouvelle-Calédonie se sont exclusivement portées sur l'espèce *Lobophora variegata* (Phéophycée) (Hédouin et al. 2008 ; Metian *et al.* 2006, 2008b) comme outil de surveillance de la contamination lagonaire par les métaux. Jusqu'à présent, aucune étude ne s'est intéressée au potentiel de bioaccumulation des autres sources de matière organique alimentant les réseaux trophiques du lagon de Nouvelle-Calédonie. Or, la compréhension du devenir des contaminants (éléments traces) dans les différents compartiments sources est cruciale afin d'appréhender l'intégration de ceux-ci à travers les réseaux trophiques. Les polluants, initialement liés aux compartiments abiotiques (eau, sédiment), peuvent devenir disponibles pour les consommateurs suite à la transformation des matières et des nutriments, et ainsi se propager à travers la chaîne alimentaire (Ward 1989 ; Tariq *et al.* 1993 ; Schumacher *et al.* 1996).

III-2 ECHANTILLONNAGE

III-2.1 Les sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie

Dans le but d'une évaluation globale des principales sources de matière organique (MO) des écosystèmes lagonaires de Nouvelle-Calédonie, une campagne d'échantillonnage préliminaire à ce travail de thèse a été réalisée d'Avril à Mai 2010 (Tab. 3.1). Un maximum d'échantillons de sources de MO a été récolté dans différents habitats récifaux et associés du lagon Sud, tels que les embouchures de rivière, les mangroves, les baies de fonds meubles, les récifs frangeants, les récifs intermédiaires et récifs-barrières lagonaires (Annexe 3.1).

La liste détaillée des sources échantillonnées est la suivante : de la MOP, de la MOS, du turf, des plantes de mangroves ou palétuviers (*Avicennia* sp. et *Rhizophora* sp.), des phanérogames marines (*Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis*, *Halophila ovalis*, *Synrigodium isoetifolium*), des macroalgues calcaires (*Halimeda cylindracea*, *H. macroloba*, *H. micronesica*, *H. opuntia*) et des macroalgues non calcaires (*Cystoseira trinoïdes*, *Digenea simplex*, *Hormophysa cuneiformis*, *Laurencia* spp., *Lobophora variegata*, *Padina australis*, *Sargassum spinuligerum*, *Sargassum* sp., *Turbinaria conoïdes*). Les macroalgues calcifiées s'avèrent non palatable pour la plupart des organismes, du fait de leur forte teneur en calcaire et de leur faible qualité nutritionnelle (Dromard 2013). Au sein des macroalgues non calcaires, il est également pertinent de distinguer celles qui sont consommées (*C. trinoïdes*, *D. simplex*, *Laurencia* spp., *L. variegata*) de celles qui le sont moins (*H. cuneiformis*, *P. australis*, *S. spinuligerum*, *Sargassum* sp., *T. conoïdes*) (Dromard 2013 ; Mercader 2013), puisque ce facteur est déterminant pour leur intégration dans les réseaux trophiques.

Par ailleurs, afin de compléter cet inventaire, des prélèvements d'eau de mer juste à l'extérieur du lagon ont également été réalisés durant la période des blooms de *Trichodesmium* spp., en Mars 2011 (Passe de Boulari). Ces cyanobactéries planctoniques fixent le diazote atmosphérique (N_2) en ammonium (NH_4^+) utilisable par d'autres organismes marins. De par leurs signatures isotopiques probablement particulières et leur présence temporellement « réduite », ces organismes peuvent s'avérer être de bons marqueurs d'évènements ponctuels.

Tableau 3.1 : Sources de MO prélevées dans différents habitats récifaux et associés de Nouvelle-Calédonie *(cf. Annexe 3.1 pour la localisation des sites).*

Habitat	Site	Réservoirs		Producteurs primaires					
		MOP	**MOS**	**Plantes de mangrove**	**Phanérogames marines**	**Turf**	**Macroalgues calcaires**	**Macroalgues non calcaires**	***Trichodesmium* spp.**
Rivière	Dumbéa	X							
	Coulée	X							
	Pirogues	X							
Mangrove	Ouémo	X	X	X					
	Dumbéa	X	X	X	X				
Fond meuble (côtier)	Ste-Marie	X	X			X			
	Plum	X	X						
Récif frangeant (côtier)	Nouville	X	X		X		X	X	
	Ricaudy	X	X		X		X	X	
Récif intermédiaire (lagonaire)	Larégnière	X	X		X	X	X	X	
	M'ba	X	X		X		X	X	
	Petit Mato	X	X		X	X	X	X	
Récif-barrière (lagonaire)	Amédée	X	X		X	X	X		X
	Nd'a	X							

III-2.2 Les sources des réseaux trophiques récifo-lagonaires

Afin de caractériser plus précisément les sources de matière organique spécifiques aux écosystèmes récifo-lagonaires (côtiers, intermédiaires et barrières), une campagne d'échantillonnage a été réalisée au cours de ce travail de thèse. Les sources de MO ont été collectées dans les sites du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud et aux deux saisons (*cf. II.1.2*). La liste détaillée des sources échantillonnées figure dans le Tableau 3.2.

Vingt producteurs primaires différents ont été identifiés sur l'ensemble de l'échantillonnage : du turf algal, six espèces de Chlorophytes (du genre *Halimeda*), sept espèces d'Ochrophytes (des genres *Padina*, *Sargassum* et *Turbinaria*), trois espèces de Rhodophytes (des genres *Acanthophora et Liagora*) et trois espèces de Magnoliophytes marines (des genres *Cymodocea* et *Halodule*) (Annexe 3.2). Les derniers recensements réalisés en Nouvelle-Calédonie ont comptabilisé 446 espèces de macrophytes marines (algues et phanérogames), réparties en 64 familles et 190 genres (Payri et Richer de Forges 2007). Les macrophytes prélevées au cours de cette étude représentent les espèces les plus abondantes appartenant aux quatre principaux groupes taxonomiques (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes et Magnoliophytes marines). Toutefois, la diversité et la distribution de ces types ne sont pas représentées de manière égale dans l'échantillonnage (Annexe 3.3). Par exemple, la diversité générique des Ochrophytes et des Magnoliophytes marines est plus faible que celle des Rhodophytes et des Chlorophytes. Par ailleurs, les réservoirs de MO (MOP et MOS) ont pu être prélevés sur l'ensemble des sites, tandis que la récolte des producteurs primaires s'est faite de manière plus hétérogène (malgré un effort d'échantillonnage équivalent entre les sites et à chaque saison, Tab. 3.2), du fait de la répartition très inégale des espèces selon les sites. Certains producteurs primaires, comme le turf algal ou les *Halimeda* (*H. opuntia*) ont été largement échantillonnés, tandis que d'autres tels que les Rhodophytes ou les phanérogames marines n'ont été trouvées que dans certaines zones de prélèvement (sites du Grand Nouméa).

Tableau 3.2 : Sources de matière organique prélevées dans les sites récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. L'échantillonnage a été réalisé dans les sites côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR » du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF) *(cf. Fig. 2.2 pour la localisation des sites)*.

SOURCES	Catégories	Espèces	GN						GS					
			CO1		IR1		BR1		CO2		IR2		BR2	
			SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF
MOP			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
MOS			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Turf algal			X	X	X	X	X	X			X	X	X	X
Macroalgues benthiques	**Chlorophytes**	*Halimeda borneensis*	X		X	X						X		X
		Halimeda cylindracea				X		X	X	X	X	X		X
		Halimeda discoïdea			X	X						X	X	X
		Halimeda heteromorpha					X							X
		Halimeda macroloba	X							X				
		Halimeda opuntia	X	X	X	X		X	X		X	X	X	X
	Ochrophytes	*Padina australis*			X				X		X	X		
		Turbinaria ornata						X			X			X
		Turbinaria conoïdes			X		X							
		Turbinaria sp3				X						X		
		Sargassum spinuligerum			X	X			X					
		Sargassum cristaefolium									X			
		Cystoseira sp2									X			
	Rhodophytes	*Liagora* sp1	X											
		Liagora sp2			X									
		Acanthophora spicifera			X									
Phanérogames marines	**Magnoliophytes**	*Halodule uninervis*			X	X	X	X						
		Cymodocea rotundata			X									
		Cymodocea serrulata		X		X								

III-3 RESULTATS

III-3.1 Les principales sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie

III-3.1.a Description générale de la composition isotopique

Les principales sources de MO (producteurs primaires et réservoirs) des écosystèmes coralliens et associés couvrent une large gamme de signatures isotopiques en carbone et en azote (Fig. 3.1 et 3.2).

Parmi les producteurs primaires, les palétuviers sont les plus appauvris en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -30,95 à -25,91 ‰) et les phanérogames marines les plus enrichies en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -13,21 à -3,50 ‰), en comparaison des producteurs récifaux de signatures intermédiaires ($\delta^{13}C$ turf : -17,87 à -9,58 ‰ / macroalgues calcaires : -19,84 à -12,64 ‰ / macroalgues non calcaires : -16,20 à -4,26 ‰ - Fig. 3.1). En revanche, leurs signatures en azote se recouvrent davantage ($\delta^{15}N$ entre -2,10 et 10,08 ‰ - Fig. 3.2), de par la grande variabilité isotopique de certains producteurs (phanérogames marines et macroalgues non calcaires). Les *Trichodesmium* révèlent des signatures faibles en carbone ($\delta^{13}C$ de -20,94 ‰) et des signatures très basses en azote, particulièrement caractéristiques ($\delta^{15}N$ de -0,15 ‰).

Parmi les réservoirs de stockage de la MO, la MOP de rivière est la plus appauvrie en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -30,78 à -26,67 ‰) et la MOS récifale la plus enrichie en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -25,74 à -10,28 ‰), avec une valeur de la MOP marine intermédiaire ($\delta^{13}C$ de -26,71 à -17,46 ‰ - Fig. 3.1). La MOS récifale couvre une plus grande gamme de $\delta^{13}C$ que la MOP marine et de rivière, alors que l'étendue de leurs valeurs en azote est comparable. Toutefois, bien que leur gamme de variation soit équivalente, la MOS récifale révèle des valeurs en $\delta^{15}N$ légèrement plus basses en comparaison de la MOP marine et de rivière, dont les signatures semblent équivalentes (Fig. 3.2).

Des différences significatives dans la composition isotopique des sources de MO sont donc évidentes, en particulier entre les valeurs de carbone (ANOVA, $p < 0,0001$ - Tab. 3.3).

Les producteurs primaires des écosystèmes associés (palétuviers et phanérogames marines) ont une composition isotopique significativement distincte en carbone et en azote (ANOVA, $p < 0,0001$ - Tab. 3.3). Les producteurs primaires récifaux *stricto sensu* (turf, macroalgues calcaires et non calcaires) présentent des $\delta^{13}C$ globalement comparables (ANOVA, $p > 0,05$)

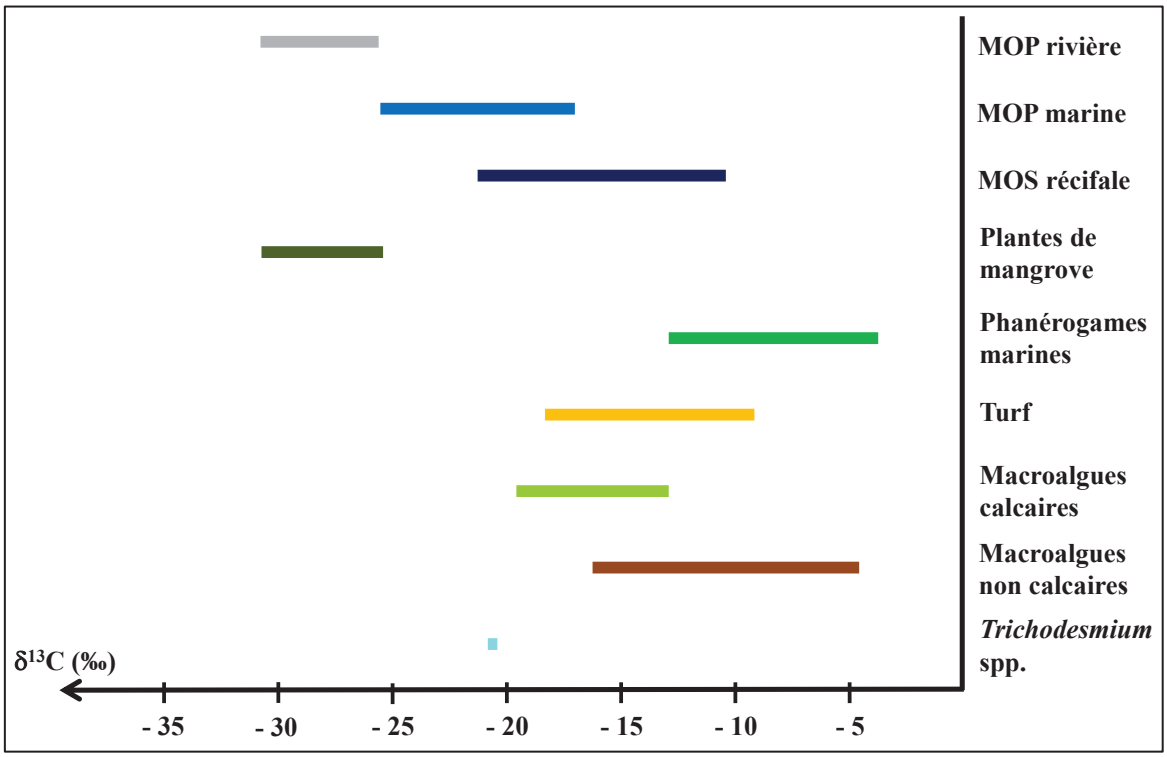


Figure 3.1 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$ minimal et maximal, ‰) des principaux producteurs et réservoirs de MO des écosystèmes récifo-lagonaires et associés de Nouvelle-Calédonie.

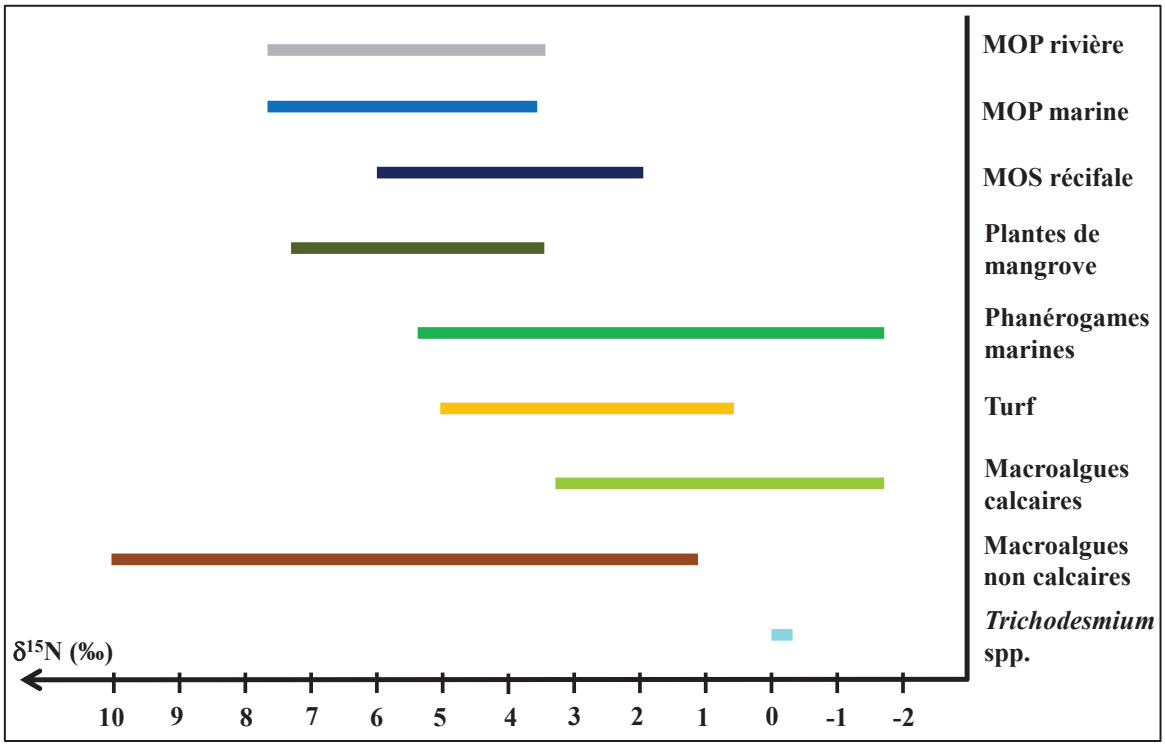


Figure 3.2 : Signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}N$ minimal et maximal, ‰) des principaux producteurs et réservoirs de MO des écosystèmes récifo-lagonaires et associés de Nouvelle-Calédonie.

et significativement différentes de celles des producteurs des écosystèmes associés (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.3). Enfin, les *Trichodesmium* spp. sont significativement différents de tous les autres producteurs primaires (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.3). La distinction des groupes sur la base de leur $\delta^{15}N$ est moins nette : les macroalgues calcaires et les phanérogames ne se différencient pas significativement, tout comme les macroalgues non calcaires et les plantes de palétuviers (ANOVA, $p > 0,05$). De nouveau, le turf ne se différencie pas des macroalgues calcaires et non calcaires ainsi que des phanérogames (ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 3.3). Pour finir, *Trichodesmium* spp. se discrimine significativement de certains producteurs (macroalgues non calcaires et palétuviers), mais pas du turf, des phanérogames marines et des macroalgues calcaires (ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 3.3)

Les trois réservoirs de stockage de la MO possèdent des $\delta^{13}C$ significativement distincts (MOP de rivière : -27,98 ± 0,99 ‰ *vs.* MOP marine : -21,18 ± 2,35 ‰ *vs.* MOS récifale : -15,65 ± 3,33 ‰, ANOVA, $p < 0,001$), tandis que leur $\delta^{15}N$ ne permet que de distinguer la MOP (de rivière et marine, ~ 5,10 ‰) de la MOS récifale (3,53 ± 1,21 ‰, ANOVA, $p < 0,001$).

Les réservoirs de MO ont généralement de plus faibles valeurs en carbone et de plus fortes valeurs en azote que la plupart des producteurs primaires (Tab. 3.3). La MOP fluviale révèle des signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote comparables à celle des plantes de mangroves (ANOVA, $p > 0.05$). La MOP marine diffère significativement de l'ensemble des producteurs primaires par son $\delta^{13}C$ (sauf *Trichodesmium* spp.), mais ne se distingue pas des palétuviers et des macroalgues non calcaires pour le $\delta^{15}N$. Les signatures en carbone et en azote de la MOS récifale sont significativement différentes de celles des palétuviers et des phanérogames marines (ANOVA, $p < 0,05$). Inversement, ses signatures isotopiques moyennes ne permettent pas de la différencier du turf et des macroalgues calcaires dans le cas du carbone, et des macroalgues non calcaires dans le cas de l'azote.

Tableau 3.3 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des principales sources de matière organique dans différents habitats récifaux de Nouvelle-Calédonie.

Source	Habitat	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	*N*
MOP	rivière (1)	-27,98 ± 0,99	5,05 ± 1,27	*15*
	mangrove	-25,11 ± 1,83	5,23 ± 0,58	*6*
	fond meuble (côtier) (2)	-22,57 ± 1,46	5,22 ± 0,53	*6*
	récif côtier (2)	-20,90 ± 1,38	5,15 ± 1,16	*6*
	récif intermédiaire (2)	-21,34 ± 3,31	5,20 ± 1,34	*9*
	récif-barrière (2)	-20,82 ± 1,91	5,62 ± 0,75	*12*
MOS	mangrove	-23,02 ± 2,83	4,50 ± 0,58	*6*
	fond meuble (côtier)	-17,88 ± 3,61	3,87 ± 0,52	*6*
	récif côtier (3)	-18,29 ± 4,08	4,01 ± 2,02	*6*
	récif intermédiaire (3)	-14,51 ± 0,47	3,08 ± 0,76	*9*
	récif-barrière (3)	-11,87 ± 1,29	2,32 ± 0,18	*5*
Palétuviers	mangrove	-28,22 ± 1,68	5,36 ± 1,31	*9*
Phanérogames	mangrove et lagonaire	-8,82 ± 2,55	2,02 ± 1,64	*45*
Turf	lagonaire	-13,93 ± 2,53	2,46 ± 1,80	*12*
Macroalgues calcaires	lagonaire	-15,77 ± 2,41	1,16 ± 1,44	*24*
Macroalgues non calcaires	lagonaire	-11,31 ± 3,01	4,02 ± 2,39	*26*
***Trichodesmium* spp.**	lagonaire	-20,94 ± 0,06	-0,15 ± 0,14	*5*

Note : (1) MOP de rivière, (2) MOP lagonaire, (3) MOS récifale.

Enfin, selon l'habitat considéré, la composition isotopique des réservoirs de MO peut se modifier. La MOP par exemple, varie en carbone mais pas en azote de la côte au large (Tab. 3.3). La MOP de rivière est significativement appauvrie en ^{13}C par rapport à la MOP marine lagonaire (des sites côtiers, intermédiaires et barrières, ANOVA, $p < 0,0001$). La MOP de mangrove montre une valeur de $\delta^{13}C$ intermédiaire, non différentiable de celle la MOP de rivière et de fonds meubles (ANOVA, $p > 0.05$), mais significativement distincte de celle de la MOP marine générale (ANOVA, $p < 0.0001$ - Tab. 3.3). La MOP lagonaire quant à elle, présente des valeurs de $\delta^{13}C$ plus fortes, comparables entre les sites récifo-lagonaires (côtiers, intermédiaires et barrières, ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 3.3). De même, les analyses mettent en évidence des variations spatiales de la MOS en carbone, mais très peu en termes d'azote. La MOS de mangrove est significativement appauvrie en ^{13}C en comparaison de la MOS de tous les autres habitats (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.3). Elle est également enrichie en azote par rapport à la MOS des sites barrières (ANOVA, $p < 0,05$). Au sein des habitats récifo-

lagonaires, les MOS de fonds meubles côtiers et de récifs frangeants sont significativement semblables et se différencient de la MOS des récifs-barrières (ANOVA, $p < 0,01$ - Tab. 3.3).

III-3.1.b Contribution des apports dans les réservoirs de matière organique

Influence sur la MOP

Un modèle mixte, n'incluant pas de facteur d'enrichissement trophique (*cf.* II-4.2.b), a été utilisé pour estimer l'importance relative de la MOP fluviale et marine lagonaire dans la composition isotopique de la MOP des eaux du lagon de la côte au large. Les résultats de ce modèle mettent en évidence une modification de la contribution de ces apports d'origines diverses le long du gradient côte-large (Fig. 3.3). Des sites côtiers aux sites barrières, une nette diminution de l'importance relative de la MOP de rivière s'observe parallèlement à une nette augmentation de la MOP marine. Alors qu'aux sites côtiers, la MOP de rivière et marine contribuent de façon équivalente (proportion ~50 %), l'importance relative de la MOP de rivière chute à moins de 10 % aux sites barrières, à l'avantage de la MOP marine dont l'influence devient majeure (près de 90 %). De par une importance relative très faible (< 10 %), les blooms de *Trichodesmium* spp. ne semblent pas jouer de rôle majeur sur la composition isotopique de la MOP des eaux du lagon (Fig. 3.3).

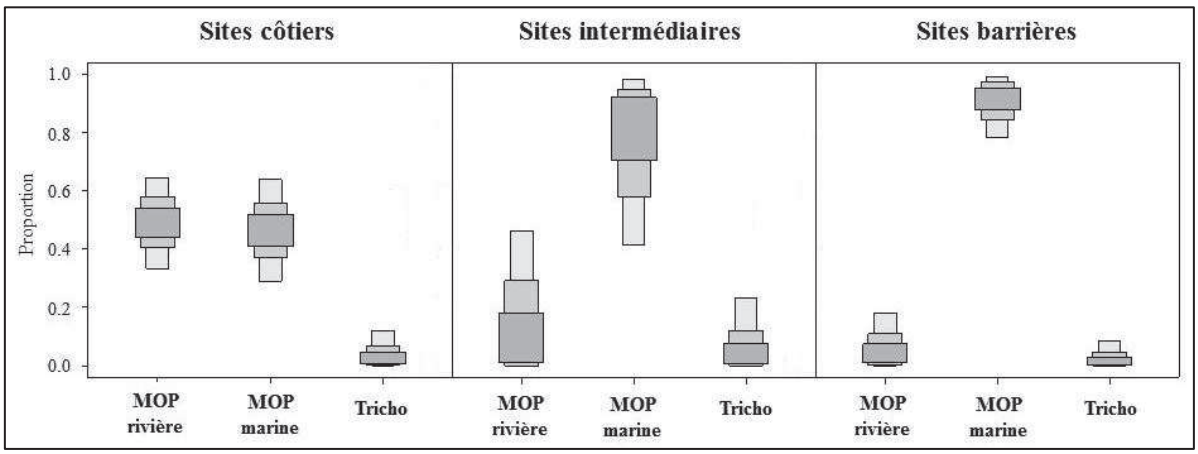


Figure 3.3 : Importance relative de la MOP de rivière, de la MOP marine lagonaire et des blooms de *Trichodesmium* spp. dans la composition isotopique de la MOP aux sites côtiers, intermédiaires et barrières du lagon. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.

Ce patron général est globalement suivi au sein des régions du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud (Fig. 3.4) : l'importance relative de la MOP des rivières diminue et celle de la MOP marine augmente de la côte au large. Toutefois ces variations sont moins marquées à cette échelle spatiale, et les proportions entre les deux régions ne sont pas les mêmes. La MOP de rivière contribue plus fortement que la MOP marine aux sites côtiers du Grand Nouméa (~60 % et ~40 %, respectivement), alors que leur contribution moyenne est équivalente dans le Grand Lagon Sud (~40 %). Aux sites barrières, l'importance relative des apports marins dans la MOP est majeure (~80 à 90 %), même si l'influence de la MOP de rivière reste tout de même présente (plus de 15 % de contribution). Dans le Grand Lagon Sud, la part des apports terrestres dans la MOP est davantage perceptible (Fig. 3.4). En outre, l'influence des blooms de *Trichodesmium* spp. se révèle un peu plus importante dans la région Sud. Ceux-ci semblent contribuer de façon non négligeable (~15 %) à la composition isotopique de la MOP des sites côtiers et des sites intermédiaires (Fig. 3.4).

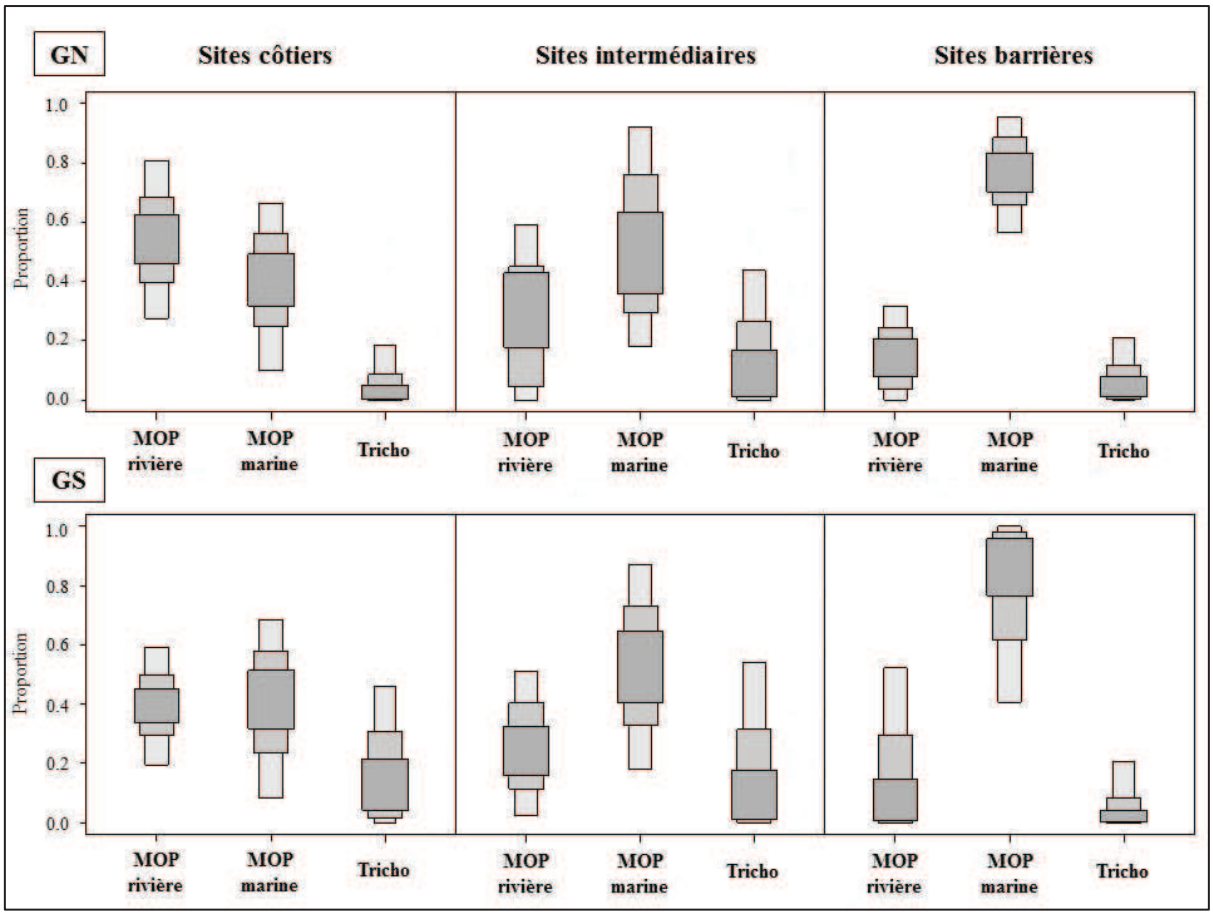


Figure 3.4 : Importance relative de la MOP de rivière, de la MOP marine lagonaire et des blooms de *Trichodesmium* spp. dans la composition isotopique de la MOP aux sites côtiers, intermédiaires et barrières des deux régions étudiées (Grand Nouméa et Grand Lagon Sud). Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.

Influence sur la MOS

Le même modèle de mélange a été proposé pour estimer l'importance relative de diverses sources dans la composition isotopique de la MOS lagonaire. Les nombreuses sources de MO influencent les signatures de ce réservoir dans des proportions variables selon la distance à la côte (Fig. 3.5). La contribution relative de la MOP fluviale, de la MOP marine et des palétuviers diminue progressivement de la côte au large. Les proportions relatives des phanérogames marines, de blooms de *Trichodesmium* spp., et dans une moindre mesure des macroalgues, augmentent progressivement le long du gradient. Plus de 50 % de la composition de la MOS de mangrove est attribuée aux palétuviers, à la MOP de rivière et à la MOP marine (~22 %, ~20 % et ~15 % respectivement), les autres sources de MO contribuant très peu (< 10 %). Les MOS des sites côtiers de fonds meubles et de fonds récifaux sont sensiblement comparables et dévoilent une composition d'origines multiples (Fig. 3.5). En effet, toutes les sources proposées dans le modèle semblent contribuer de manière relativement équivalente (entre 5 et 15 %) à la composition isotopique de cette MOS. Enfin, le turf, les macroalgues, et surtout les phanérogames marines sont les sources influençant le plus les MOS des sites intermédiaires et barrières (Fig. 3.5), dans des proportions relatives variant de 10 à plus de 20 %. Les blooms de *Trichodesmium* spp. semblent également jouer un rôle aux sites barrières, contribuant à près de 15% de la composition isotopique de la MOS.

III-3.2 Détermination des sources au sein des réseaux trophiques récifo-lagonaires

III-3.2.a Caractérisation des signatures isotopiques en carbone et en azote

Les macrophytes : macroalgues et phanérogames marines

Les quatre grands groupes de macrophytes présents dans les sites lagonaires (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes et Magnoliophytes marines) ont des signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote plus ou moins différentes (Fig. 3.6 et Tab. 3.4). Les Chlorophytes se distinguent significativement des autres macrophytes, de par leurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ plus faibles (ANOVA, $p < 0,001$ - Fig. 3.6). Les Ochrophytes, elles, sont enrichies en ^{15}N par rapport aux Chlorophytes et aux Magnoliophytes marines (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 3.6).

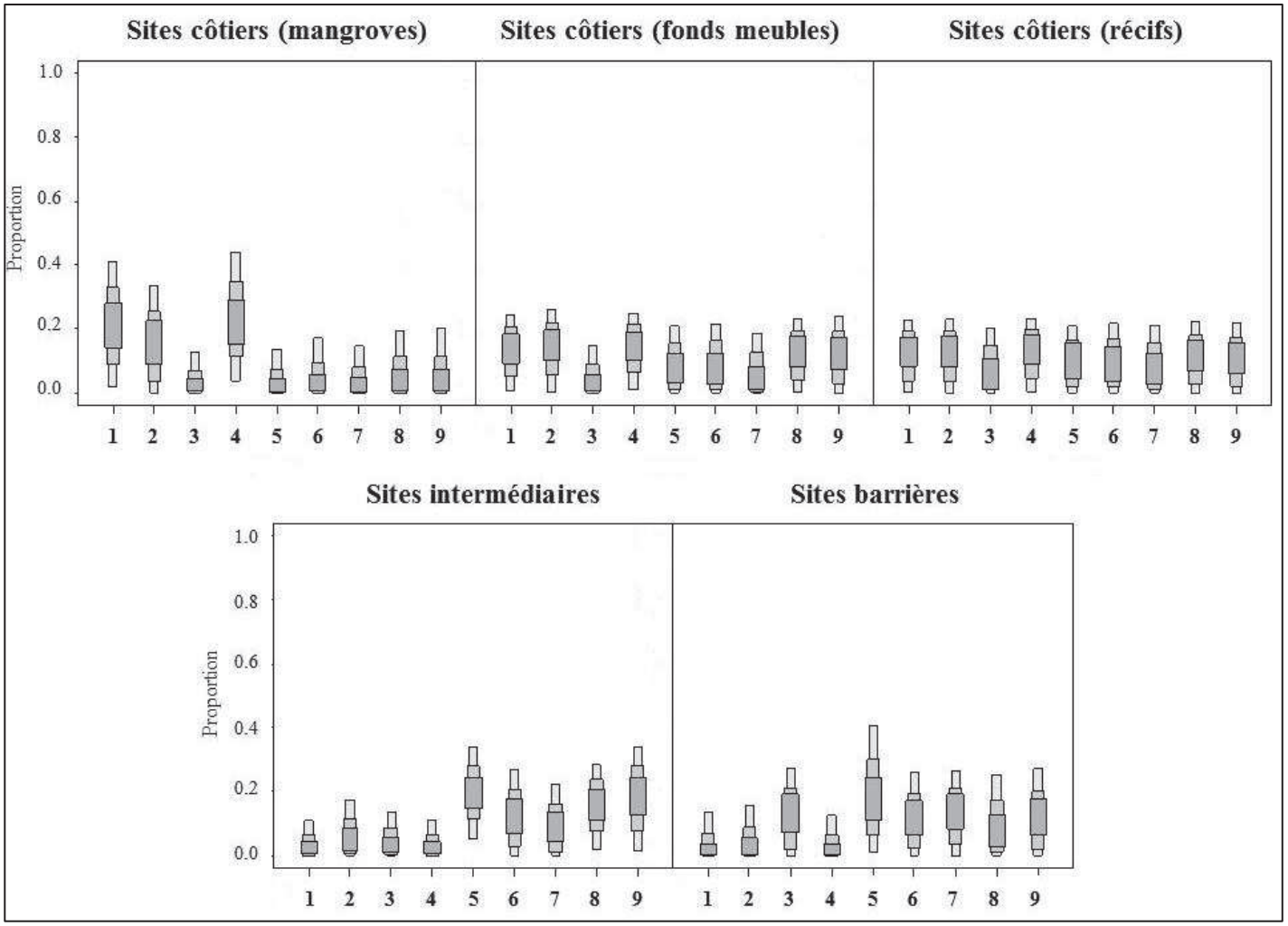


Figure 3.5 : Importance relative de différentes sources dans la composition isotopique de la MOS aux sites situés sur un gradient côte-large. Codification des sources : MOP de rivière (1), MOP marine (2), bloom de *Trichodesmium* spp. (3), plantes de mangroves (4), phanérogames marines (5), turf (6), macroalgues 1 « calcaires » (7), macroalgues 2 « non calcaires et non palatables » (8), macroalgues 3 « non calcaires et palatables » (9). Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.

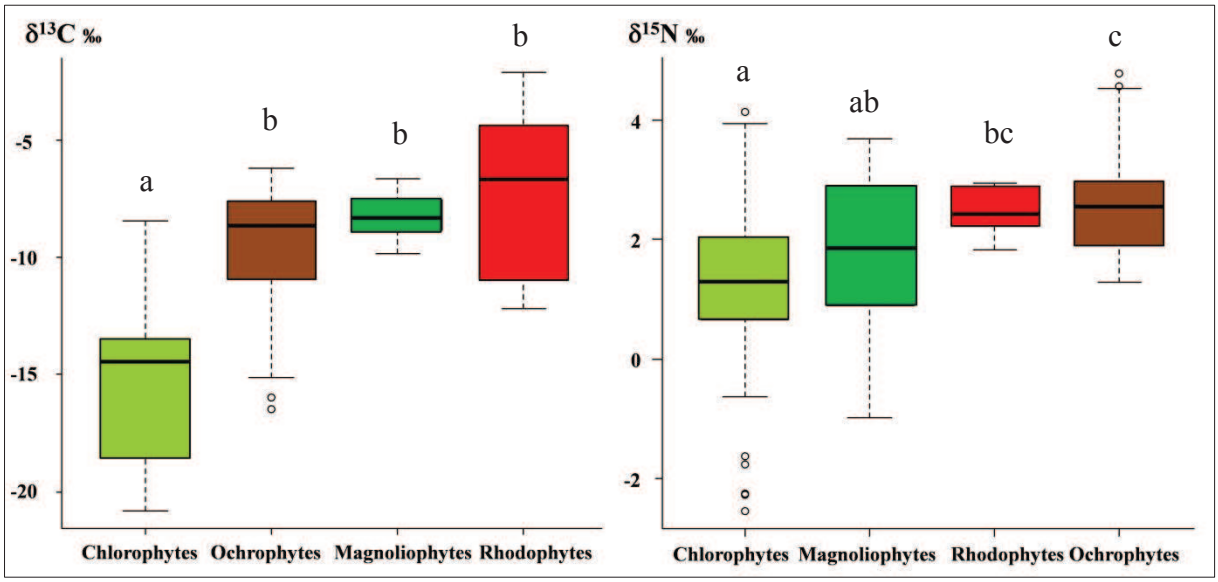


Figure 3.6 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des quatre types de macrophytes : Chlorophytes (6 espèces), Ochrophytes (7 espèces), Rhodophytes (3 espèces) et phanérogames marines (3 espèces). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les quatre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0.001$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes s'apparentent au premier et troisième quartile, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les points exotiques.*

Le rapport C/N des macrophytes traduit une prédominance du carbone vis-à-vis de l'azote dans la composition des producteurs (*cf.* rapport C/N, Tab. 3.4). Les proportions sont cependant significativement différentes selon le groupe de macrophytes considéré (ANOVA, $p < 0,05$). Les Ochrophytes, Rhodophytes et Magnoliophytes marines révèlent une composition relativement comparable (ratio C/N de 27,2 ± 9,5, 22,6 ± 5,6 et 17,5 ± 4,1, respectivement), tandis que les Chlorophytes montrent un rapport C/N significativement plus faible (ratio de 8,7 ± 2,3, ANOVA, $p < 0,001$).

Au sein d'un même genre, les signatures isotopiques des différentes espèces peuvent plus ou moins varier (Fig. 3.7 et Tab. 3.4). Les six espèces du genre *Halimeda* (Chlorophytes) par exemple, présentent une large gamme de valeurs isotopiques variant de -18,81 ± 0,92 à -13,27 ± 1,36 pour le $\delta^{13}C$ et de 0,17 ± 1,61 à 2,33 ± 1,29 pour le $\delta^{15}N$. Par opposition, les *Turbinaria* (Ochrophytes) révèlent des signatures isotopiques relativement proches (-9,57 ± 1,46 à -7,44 ± 0,84 pour le $\delta^{13}C$ et 2,30 ± 0,59 à 2,86 ± 0,31 pour le $\delta^{15}N$).

Tableau 3.4 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de l'ensemble des macrophytes échantillonné. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf. Annexe 3.4*), le ratio en carbone sur azote (C/N), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N	*N*
Chlorophytes		**-15,41 ± 3,06**	**1,19 ± 1,34**	**8,7 ± 2,3**	***73***
Halimeda borneensis	2.4	-13,27 ± 1,36	0,73 ± 1,17	8,5 ± 0,9	*11*
Halimeda cylindracea	2.4	-13,84 ± 2,34	0,17 ± 1,61	7,3 ± 1,2	*18*
Halimeda discoïdea	2.2	-13,95 ± 3,68	2,33 ± 1,29	10,7 ± 4,6	*10*
Halimeda heteromorpha	2.1	-17,85 ± 0,63	1,51 ± 0,40	9,3 ± 0,3	*3*
Halimeda macroloba	2.4	-13,63 ± 0,34	0,60 ± 0,69	8,2 ± 0,4	*7*
Halimeda opuntia	2.1	-18,81 ± 0,92	1,82 ± 0,58	9,2 ± 1,9	*24*
Ochrophytes		**-9,68 ± 2,59**	**2,93 ± 1,4**	**26,4 ± 9,8**	***60***
Cystoseira sp.	2.3	-11,56 ± 0,88	1,86 ± 0,10	28,6 ± 1,8	*3*
Padina australis	1.3	-7,52 ± 0,78	2,10 ± 0,45	24,7 ± 9,5	*11*
Sargassum cristaefolium	2.2	-13,93 ± 0,92	2,36 ± 0,24	44,1 ± 6,1	*3*
Sargassum spinuligerum	2.2	-14,41 ± 1,77	3,77 ± 0,70	16,9 ± 4,8	*11*
Turbinaria conoïdes	1.2	-9,31 ± 1,50	2,55 ± 1,05	27,4 ± 13,4	*11*
Turbinaria ornata	1.2	-9,57 ± 1,46	2,30 ± 0,59	23,4 ± 5,8	*9*
Turbinaria sp.	1.3	-7,44 ± 0,84	2,86 ± 0,31	31,2 ± 6,5	*12*
Rhodophytes		**-7,05 ± 3,83**	**2,51 ± 0,39**	**22,6 ± 5,6**	***9***
Acanthophora spicifera	2.3	-11,71 ± 0,62	2,09 ± 0,22	15,7 ± 1,5	*3*
Liagora sp1	1.1	-3,16 ± 1,20	2,75 ± 0,30	25,3 ± 2,5	*3*
Liagora sp2	1.3	-6,29 ± 0,71	2,68 ± 0,24	26,8 ± 2,5	*3*
Magnoliophytes		**-8,24 ± 0,98**	**1,78 ± 1,34**	**17,5 ± 4,1**	***24***
Cymodocea rotundata	1.3	-7,24 ± 0,64	0,64 ± 1,54	16,5 ± 3,1	*6*
Cymodocea serrulata	1.2	-8,92 ± 0,6	2,84 ± 0,69	15,5 ± 2,8	*6*
Halodule uninervis	1.3	-8,40 ± 0,89	1,82 ± 1,06	19,0 ± 4,7	*12*

Sur la base de cette variabilité inter et intraspécifique, 13 groupes de macrophytes ont été proposés par les analyses de classification ascendante hiérarchique (CAH, Annexe 3.4) :

- 3 groupes au sein des Chlorophytes : Halimeda 1 (*H. opuntia, H. heteromorpha*), Halimeda 2 (*H. discoïdea*) et Halimeda 3 (*H. borneensis, H. cylindracea et H. macroloba*) ;
- 5 groupes au sein des Ochrophytes : Cystoseira (*Cystoseira* sp.), Padina (*P. australis*), Sargassum 1 (*S. cristaefolium*), Sargassum 2 (*S. spinuligerum*) et Turbinaria (*T. conoïdes*, *T. ornata* et *Turbinaria* sp.) ;
- 2 groupes au sein des Rhodophytes : Acanthophora (*Acanthophora sp.*), Liagora (*Liagora sp1* et *Liagora sp2*) ;
- 3 groupes au sein des phanérogames marines : Phanérogame 1 (*C. rotundata*), Phanérogame 2 (*C. serrulata*) et Phanérogame 3 (*H. uninervis*).

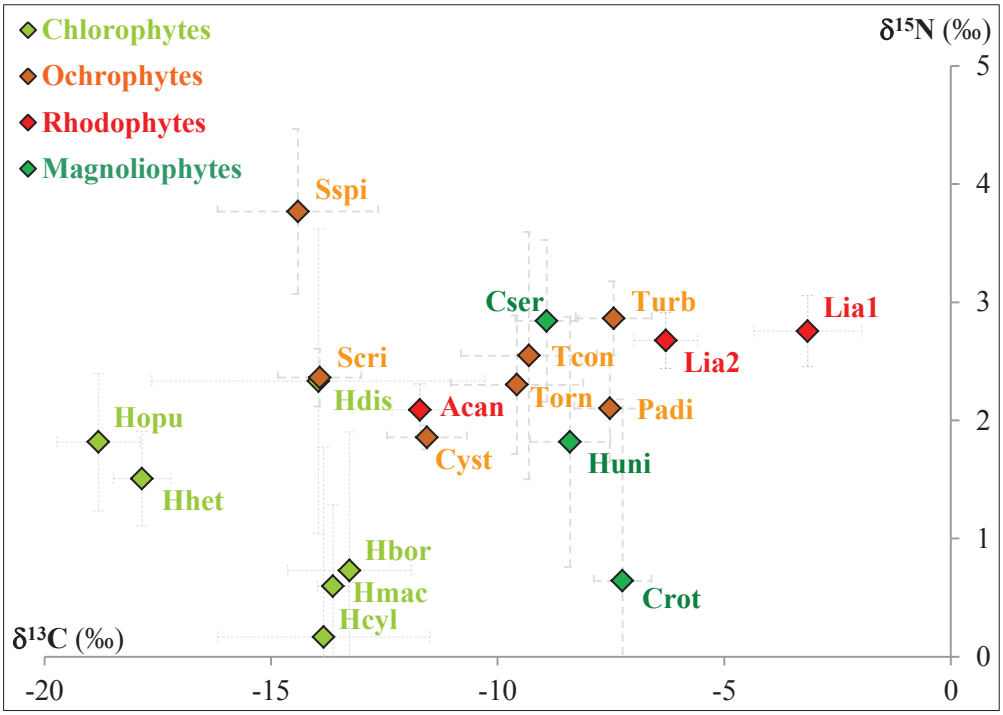


Figure 3.7 : Représentation graphique des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différentes espèces de macrophytes récoltées, regroupées par groupe taxonomique (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes et phanérogames marines). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés.

Les réservoirs de stockage de la MO

Les deux réservoirs de MO récifale ont des signatures isotopiques moyennes significativement différentes (τ de Student, $p < 0,001$ - Tab. 3.5) : la MOP présente un $\delta^{13}C$ plus faible et un $\delta^{15}N$ plus fort en comparaison de la MOS. Compte tenu de la valeur de leur ratio C/N < 10, ces deux réservoirs de MO sont également proportionnellement plus pauvres en azote qu'en carbone, mais restent toute de même assez riches en azote comparativement aux macrophytes (Tab. 3.5).

Tableau 3.5 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de la matière organique particulaire (MOP) et de la matière organique sédimentaire (MOS). Le ratio carbone sur azote (C/N), le nombre d'échantillons (*N*) ainsi que la statistique appliquée (test τ de Student) sont indiqués.

	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N	*N*
MOP	-19,38 ± 1.68	4,50 ± 0,84	6,1 ± 0,9	*32*
MOS	-14,04 ± 1.68	2,81 ± 0,75	7,4 ± 1,5	*34*
Statistique	τ = -12,8 p < 0,001	τ = 8,1 p < 0,001	τ = -4,8 p < 0,001	

Comparaison de l'ensemble des sources de matière organique

Les sources potentielles de MO des réseaux trophiques récifo-lagonaires recouvrent une large gamme de signatures isotopiques en carbone, variant de -19,38 ± 1,68 à -4,72 ± 1,93 ‰ (Tab. 3.6). Cette forte variabilité du $\delta^{13}C$ permet de discriminer nettement les sources entre elles (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 3.8). A titre d'exemple, la MOP, le turf et deux espèces du genre *Halimeda* (groupe 1) se caractérisent par des signatures appauvries en ^{13}C, par opposition aux phanérogames marines, aux padines et aux macroalgues du genre *Liagora* qui révèlent des signatures enrichies en ^{13}C. L'étendue des valeurs de $\delta^{15}N$ de ces sources est plus restreinte, allant de 0,17 ± 1,61 à 4,50 ± 0,84 ‰ (Tab. 3.6) et les groupes de sources discriminés par leurs $\delta^{15}N$ sont davantage confondus que dans le cas du carbone (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 3.8). Toutefois, plusieurs sources se différencient en $\delta^{15}N$ de façon significative, telles que certaines espèces d'*Halimeda* (Hali3) et la phanérogame *Cymodocea rotundata* (Phan1) appauvries en ^{15}N, ou encore la MOP enrichie en ^{15}N.

Tableau 3.6 : Signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des sources potentielles de MO des réseaux trophiques récifo-lagonaires. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf. Annexe 3.5*) et le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

		Code	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	*N*
Pools de MO	**MOP**	MOP	2.1	**-19,40** ± 1,68	**4,50** ± 0,84	*32*
	MOS	MOS	3.1	**-14,00** ± 1,68	**2,81** ± 0,75	*34*
Macrophytes	**Turf**	Turf	2.2	**-18,50** ± 1,97	**2,02** ± 0,56	*24*
	Halimeda 1	Hali1	2.2	**-18,68** ± 0,94	**1,78** ± 0,57	*27*
	Halimeda 2	Hali2	3.1	**-14,00** ± 3,68	**2,33** ± 1,29	*10*
	Halimeda 3	Hali3	3.2	**-13,63** ± 1,84	**0,42** ± 1,34	*29*
	Cystoseira	Cysto	3.2	**-11,60** ± 0,88	**1,86** ± 0,10	*3*
	Padina	Padi	1.3	**-7,52** ± 0,78	**2,10** ± 0,46	*11*
	Sargassum 1	Sarg1	3.1	**-13,90** ± 0,92	**2,36** ± 0,24	*3*
	Sargassum 2	Sarg2	3.1	**-14,40** ± 1,77	**3,77** ± 0,70	*11*
	Turbinaria	Turbi	1.2	**-8,72** ± 1,58	**2,60** ± 0,73	*32*
	Acanthophora	Acan	3.2	**-11,70** ± 0,62	**2,09** ± 0,22	*3*
	Liagora	Liag	1.1	**-4,72** ± 1,93	**2,72** ± 0,25	*6*
	Phanérogame 1	Phan1	1.3	**-7,24** ± 0,64	**0,64** ± 1,54	*6*
	Phanérogame 2	Phan2	1.2	**-8,92** ± 0,69	**2,84** ± 0,69	*6*
	Phanérogame 3	Phan3	1.3	**-8,40** ± 0,89	**1,82** ± 1,06	*12*

Note : Hali1 (H. opuntia, H. heteromorpha), Hali2 (H. discoïdea), Hali3 (H. borneensis, H. cylindracea, H. macroloba), Cysto (Cystoseira sp.*), Padi (P. australis), Sarg1 (S. cristaefolium), Sarg2 (S. spinuligerum), Turbi (T. conoïdes, T. ornata, Turbinaria* sp.*), Acan (Acanthophora sp.), Liag (Liagora* sp1*, Liagora* sp2*), Phan1 (C. rotundata), Phan2 (C. serrulata) et Phan3 (H. uninervis).*

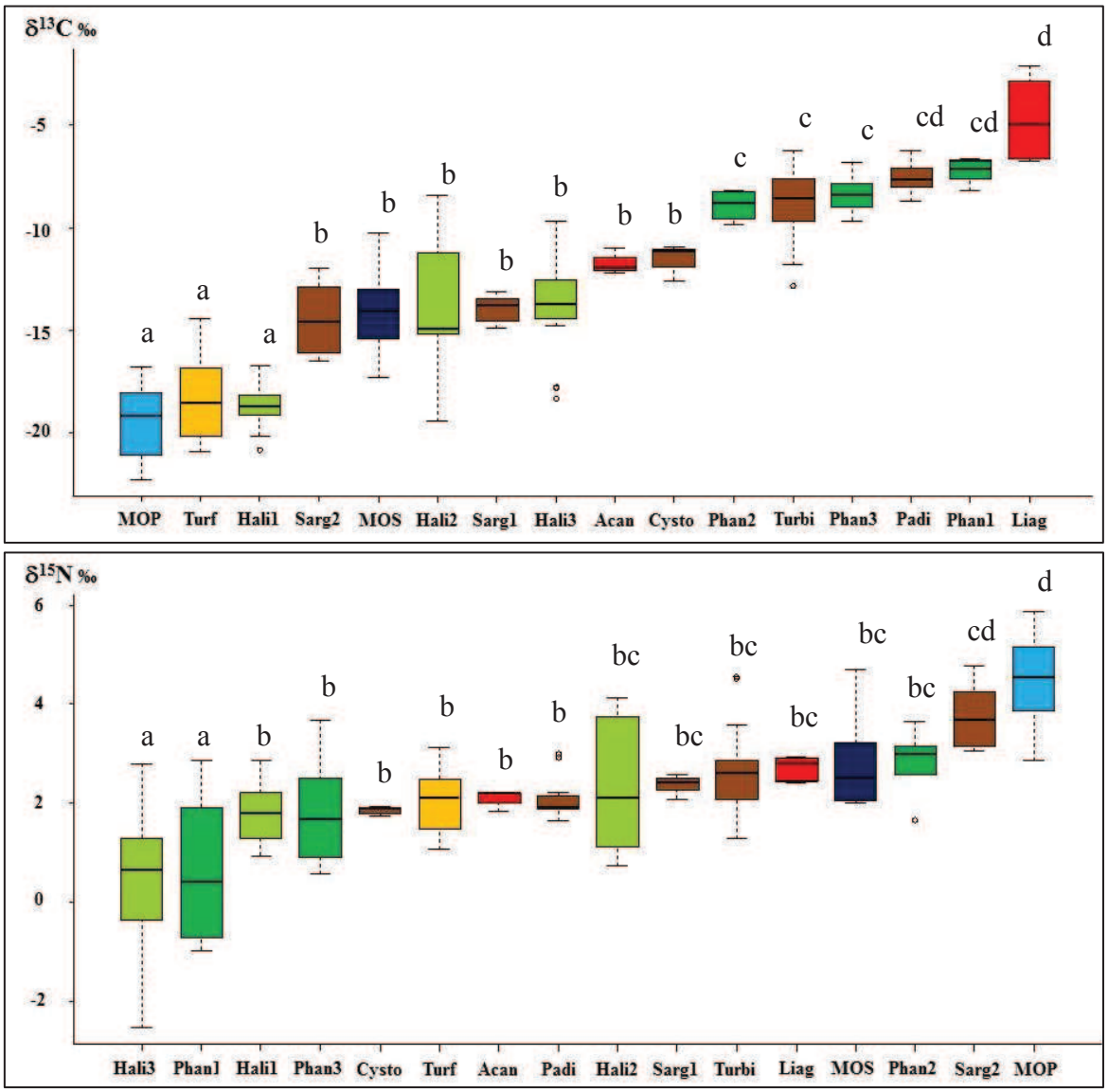


Figure 3.8 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, en haut) et en azote ($\delta^{15}N$, en bas) des sources de MO : la matière organique particulaire (MOP), la matière organique sédimentaire (MOS), le turf (Turf) et les 13 autres groupes de macrophytes (Halimeda 1, Halimeda 2, Halimeda 3, Cystoseira, Padina, Sargassum 1, Sargassum 2, Turbinaria, Acanthophora, Liagora, Phanérogame 1, Phanérogame 2 et Phanérogame 3). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les quatre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,05$).

En considérant les deux traceurs isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$), trois principaux groupes de sources potentielles de MO des écosystèmes récifo-lagonaires ont été mis en évidence par les analyses de classification ascendante hiérarchique (CAH, Annexe 3.5). La distinction de ces groupes repose essentiellement sur la valeur de leur signature en carbone (Fig. 3.9):

- **groupe 1**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ élevées et constitué des trois espèces de phanérogames marines, ainsi que des espèces des genres *Padina*, *Turbinaria* et *Liagora* ;

- **groupe 2**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ intermédiaires et constitué de la MOS, de plusieurs espèces d'*Halimeda* (Halimeda 2 et 3), ainsi que des espèces des genres *Sargassum*, *Cystoseira* et *Acanthophora* ;
- **groupe 3**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ faibles et constitué de la MOP, du turf et de deux espèces d'*Halimeda* (Halimeda 1).

Au sein de ces principaux groupes, des sous-groupes ont également été mis en évidence par les CAH (Fig. 3.9), permettant une différenciation encore plus fine des sources potentielles de MO entre elles. Ainsi, il en ressort que la MOP possède une signature isotopique caractéristique, bien plus enrichie en ^{15}N que celle du turf et des *Halimeda* appartenant au même grand groupe. En ce sens, il apparaît pertinent de considérer la MOP comme étant une source potentielle à part entière impliquée dans le transfert de MO au sein des réseaux trophiques récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes.

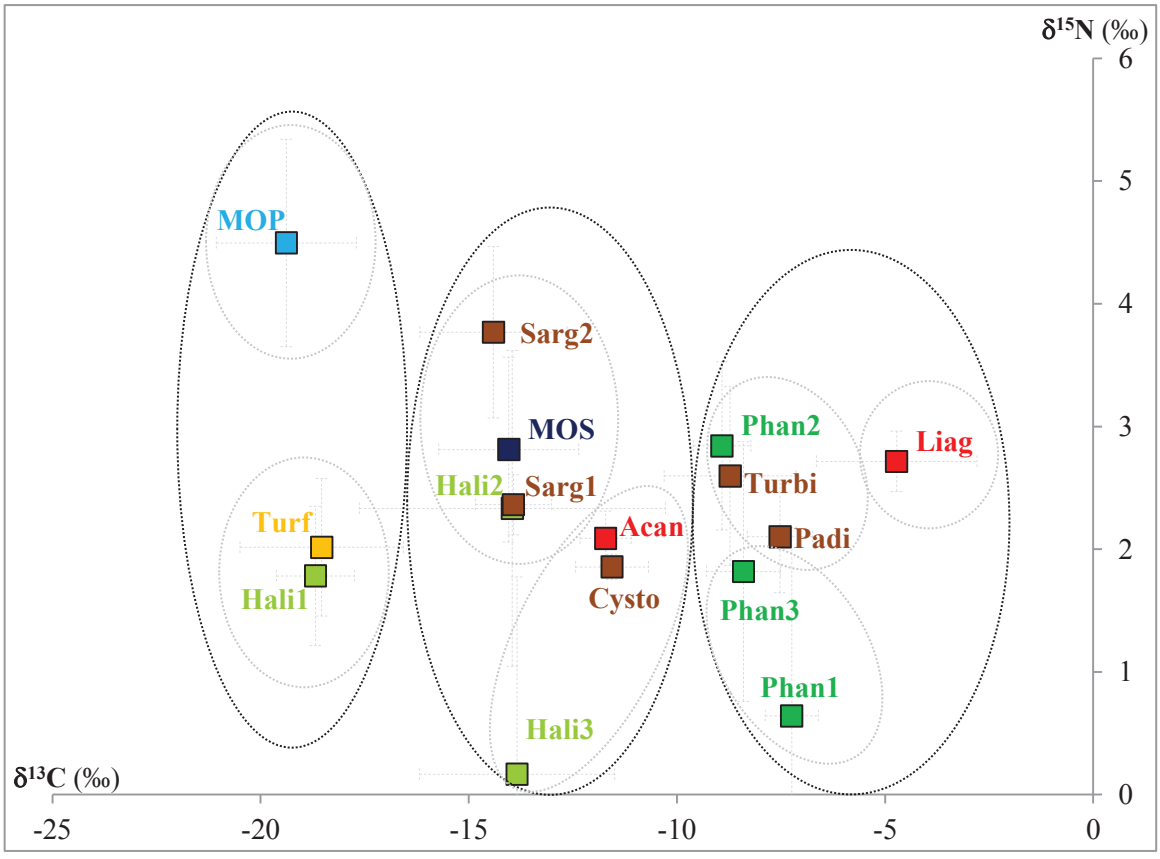


Figure 3.9: Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO : la matière organique particulaire (MOP), la matière organique sédimentaire (MOS), le turf (Turf), les Chlorophytes (Hali1, Hali2, Hali3), les Ochrophytes (Cysto, Padi, Sarg1, Sarg2 et Turbi), les Rhodophytes (Acan et Liag) et les phanérogames marines (Phan1, Phan2, Phan 3). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes de sources potentielles de MO obtenus pas les analyses CAH *(cf. Annexe 3.5)*.

III-3.2.b Variabilité spatio-temporelle

Les analyses mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle des sources de MO au sein des écosystèmes récifo-lagonaires (Annexe 3.6). La composition isotopique en carbone et en azote des deux réservoirs de MO récifale (MOP et MOS) est significativement modifiée en fonction du site considéré, mais semble moins influencée par la saison. Parmi les producteurs primaires, le turf s'avère être le plus variable, tant spatialement (en $\delta^{15}N$) que temporellement. Les macrophytes quant à elles ont une composition isotopique plus ou moins variable en fonction du site et de la saison selon l'espèce considérée (Annexe 3.6).

Distribution spatiale des signatures isotopiques

Les réservoirs (MOP et MOS)

La composition de la MOP échantillonnée dans les sites récifaux varie en carbone et en azote le long du gradient côte-large (Tab. 3.7) : ses valeurs en $\delta^{13}C$ aux sites côtiers et intermédiaires sont significativement plus fortes que celles obtenues aux sites barrières. De même, la MOP des sites barrières a des valeurs en $\delta^{15}N$ significativement plus fortes que celles des autres sites. A l'échelle des deux régions, ce patron spatial se confirme en grande partie. Au Grand Nouméa, la diminution du $\delta^{13}C$ de la côte au large se vérifie, néanmoins l'augmentation du $\delta^{15}N$ du site barrière est moins marquée (Tab. 3.7). Dans le Grand Lagon Sud, la variabilité des signatures en carbone entre les sites est moins prononcée alors que celle des signatures en azote rejoint le patron observé sur le gradient général (plus fort $\delta^{15}N$ au site barrière, Tab. 3.7). Entre les deux régions, la composition isotopique de la MOP est sensiblement comparable, avec une seule différence significative en carbone détectée : les valeurs de $\delta^{13}C$ aux sites côtiers diffèrent significativement entre elles, avec une valeur de la MOP au Grand Nouméa (-17,96 ± 1,39 ‰) nettement plus forte que celle de la MOP du Grand Lagon Sud (-20,15 ± 1,22 ‰, Tab. 3.7). Cette signature très enrichie en ^{13}C dans le Grand Nouméa est par ailleurs atypique et pose des questions quant à son origine. Des prélèvements de MOP ont donc été réalisés dans la Grande Rade adjacente, suspectée d'en être à l'origine de par diverses particularités (présence d'une station d'épuration, d'une usine de Nickel, d'une cimenterie et d'une zone de stockage d'hydrocarbures). Les valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues dans cette zone, entre -19,92 et -23,63 ‰, sont toutes inférieures à la signature du site côtier et ne permettent donc pas d'expliquer ce phénomène (Tab. 3.8).

Tableau 3.7 : Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique particulaire (MOP) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

	Site	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*14*	-18,90 (1,70)		4,85 (0,71)	
	IR	*12*	-18,98 (1,33)	**BR < CO = IR*** **	3,79 (0,59)	**IR < CO < BR ** **
	BR	*12*	-20,82 (1,91)		5,62 (0,75)	
Gradient GN	CO1	*8*	-17,96 (1,39)		4,74 (0,49)	
	IR1	*6*	-19,14 (0,71)	**BR < CO1 = IR1 *** **	4,07 (0,49)	**IR1 < BR1 ***
	BR1	*6*	-21,3 (0,84)		5,20 (0,45)	
Gradient GS	CO2	*6*	-20,15 (1,22)		4,95 (0,91)	
	IR2	*6*	-18,81 (1,81)	**BR2 < IR2 ***	3,52 (0,59)	**IR2 < CO2 < BR2 ***
	BR2	*6*	-20,34 (2,59)		6,04 (0,78)	
GN *vs.* GS				**CO2 < CO1 *** **		**ns**

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001.*

Tableau 3.8 : Variabilité spatiale de la composition isotopique de la MOP (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) à différents sites côtiers du Grand Nouméa (récif frangeant et Grande Rade adjacente). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA à 1 facteur, site).

Site	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
CO1	*8*	-17,96 (1,39)		4,74 (0,49)	
STEP	*3*	-23,20 (0,38)		4,23 (1,33)	
BD	*3*	-20,19 (0,25)	**STEP = BD = BN = SLN < CO1 ***	3,37 (0,82)	**ns**
BN	*3*	-21,95 (0,17)		4,82 (0,39)	
SLN	*3*	-20,72 (0,47)		4,62 (0,46)	

*Note : Site frangeant du Grand Nouméa - CO1 = site côtier (Kuendu Beach) – et sites de la Grande Rade - STEP = Station d'épuration, BD = Baie des Dames, BN = Baie de Numbo, SLN = site de la SLN / ns = non-significatif ; * p<0,05.*

Comme dans le cas de la MOP, la composition isotopique de la MOS varie en carbone et en azote le long du gradient général côte-large (Tab. 3.9). Ses signatures en carbone aux sites côtiers sont significativement plus faibles que celles des autres sites. Les sites barrières révèlent des signatures en azote significativement plus fortes. En fonction de la région considérée, ce patron spatial général se confirme ou non. Au Grand Nouméa, l'enrichissement en ^{13}C de la côte au large se vérifie, tandis que c'est le site côtier qui révèle une MOS enrichie en ^{15}N (Tab. 3.9). Dans le Grand Lagon Sud, alors que le patron du $\delta^{15}N$ rejoint celui observé sur le gradient général, la variabilité des signatures en carbone n'est pas la même, révélant une MOS enrichie en ^{13}C au site intermédiaire (Tab. 3.9). La composition isotopique de la MOS diffère assez peu entre les deux régions. Toutefois, le $\delta^{13}C$ varie faiblement entre les sites intermédiaires et le $\delta^{15}N$ est significativement plus élevé au site barrière du Grand Lagon Sud qu'à celui du Grand Nouméa (Tab. 3.9).

Tableau 3.9 : Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique sédimentaire (MOS) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

	Site	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*13*	-15,73 (0,72)		3,59 (0,56)	
	IR	*14*	-13,33 (0,85)	**CO < BR < IR** **	2,30 (0,25)	**IR < CO < BR** ***
	BR	*14*	-14,77 (3,35)		4,45 (2,17)	
Gradient GN	CO1	*6*	-15,76 (0,79)		3,75 (0,42)	
	IR1	*6*	-13,95 (0,48)	**CO1 < IR1 < BR1** ***	2,44 (0,27)	**IR1 = BR1 < CO1** ***
	BR1	*7*	-12,23 (1,22)		2,24 (0,19)	
Gradient GS	CO2	*7*	-14,99 (2,10)		3,44 (0,67)	
	IR2	*7*	-12,79 (0,72)	**BR2 < CO2 < IR2** ***	2,16 (0,11)	**IR2 < CO2 < BR2** ***
	BR2	*7*	-15,94 (2,79)		6,29 (0,66)	
GN *vs.* GS				**IR1 < IR2** *		**BR1 < BR2** ***

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001).*

Les producteurs primaires

Les analyses spatiales ont été testées uniquement pour les producteurs primaires (turf et macrophytes) présents sur plusieurs sites, c'est-à-dire pour 11 des 19 espèces échantillonnées. Les signatures isotopiques des producteurs diffèrent également spatialement pour la plupart des cas (Tab. 3.10). La composition isotopique est modifiée en carbone ou en azote selon l'espèce considérée ; certains varient en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ (*Halimeda borneensis H. cylindracea*, *H. discoïdea*) ; pour d'autres seule la signature en carbone ou en azote est modifiée ($\delta^{13}C$ chez *Cymodocea serrulata* et *Turbinaria conoïdes* / $\delta^{15}N$ pour le turf, *Halimeda opuntia, Halodule uninervis* et *T. ornata*), tandis que chez d'autres encore les signatures ne changent pas en fonction des sites (*Padina australis*).

Selon l'échelle spatiale et la zone d'étude considérée, les patrons de variations spatiales des signatures isotopiques en carbone et en azote des producteurs primaires diffèrent (Tab. 3.10). Sur le gradient général côte-large, les valeurs de $\delta^{13}C$ sont souvent plus fortes aux sites intermédiaires qu'aux autres sites lagonaires (côtes ou barrières, pour *H. borneensis*, *H. discoïdea*, *T. conoïdes*, *H. cylindracea*, *C. serrulata*). Ce même schéma de variabilité spatiale est observé dans la zone du Grand Lagon Sud, tandis qu'aucun patron clair n'est mis en évidence dans le Grand Nouméa (Tab. 3.10). En ce qui concerne les valeurs de $\delta^{15}N$, celles-ci sont généralement plus faibles aux sites intermédiaires qu'aux sites côtiers ou barrières du gradient général (chez le turf, *H. borneensis*, *H. discoïdea*, *H. opuntia*, *T. ornata*). De nouveau, ce patron spatial est observé dans la zone du Grand Lagon Sud, tandis qu'au Grand Nouméa, les $\delta^{15}N$ les plus faibles sont observés dans les sites côtiers (chez le turf, *Halimeda cylindracea*, *H. opuntia, Halodule uninervis*, Tab. 3.10).

Une comparaison des sites entre les deux zones d'étude souligne des différences significatives de composition isotopiques (Tab. 3.10). C'est aux sites intermédiaires que les signatures isotopiques en carbone et en azote se distinguent le plus. Dans la plupart des cas, elles sont plus faibles dans le Grand Lagon Sud ($\delta^{13}C$ pour *H. cylindracea* et $\delta^{15}N$ pour le turf, *H. borneensis*, *H. cylindracea*, *H. opuntia*), et parfois plus fortes ($\delta^{13}C$ chez *H. borneensis*, *H. discoïdea*). En outre, une différence notable sur la signature en azote est révélée aux sites barrières, avec des valeurs en $\delta^{15}N$ plus faibles au Grand Nouméa que dans le Grand Lagon Sud (*H. cylindracea*, *H. opuntia*). En revanche, les échantillons de producteurs primaires récoltés aux sites côtiers du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud ne montrent pas de différence dans leur composition isotopique en carbone et en azote (Tab. 3.10).

Tableau 3.10 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des producteurs primaires de MO (turf et macrophytes) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'étude (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA).

Sources		Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Turf	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	IR < CO = BR ***	BR1 < CO1 = IR1***	IR2 < BR2 ***	IR2 < IR1 *
Halimeda borneensis	$\delta^{13}C$	BR < CO = IR ***	IR1 < CO1 **	BR2 < IR2 ***	IR1 < IR2 ***
	$\delta^{15}N$	IR < CO < BR **	ns	IR2 < BR2 ***	IR2 < IR1 **
Halimeda cylindracea	$\delta^{13}C$	CO < BR < IR ***	ns	CO2 < BR2 < IR2 **	IR2 < IR1 ***
	$\delta^{15}N$	ns	BR1 < IR1***	CO2 = IR2 < BR2 **	IR2 < IR1 ** / BR1 < BR2 ***
Halimeda discoïdea	$\delta^{13}C$	BR < IR***	/	BR2 < IR2 **	IR1 < IR2 ***
	$\delta^{15}N$	IR < BR ***	/	IR2 < BR2 *	ns
Halimeda opuntia	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	IR < CO < BR **	BR1 < CO1 = IR1 **	CO2 = IR2 < BR2 ***	IR2 < IR1** / BR1 < BR2 ***
Cymodocea serrulata	$\delta^{13}C$	CO < IR **	CO1 < IR1 **	/	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	/
Halodule uninervis	$\delta^{13}C$	ns	ns	/	/
	$\delta^{15}N$	BR < IR **	BR1 < IR1**	/	/
Padina australis	$\delta^{13}C$	ns	/	ns	ns
	$\delta^{15}N$	ns	/	ns	ns
Sargassum spinulligerum	$\delta^{13}C$	ns	/	/	/
	$\delta^{15}N$	CO < IR **	/	/	/
Turbinaria conoïdes	$\delta^{13}C$	BR < IR *	BR1 < IR1 *	/	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	/
Turbinaria ornata	$\delta^{13}C$	ns	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	IR < BR ***	/	IR2 < BR2 ***	/

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001.*

Patron temporel des sources

Les analyses ne mettent en évidence que peu de variabilité de la composition isotopique des sources entre la saison chaude et la saison fraîche (Tab. 3.11). Le $\delta^{13}C$ de la MOP varie dans le temps dans certains sites, alors qu'aucune variation significative de l'azote n'est mise en évidence sur l'ensemble des sites (Tab. 3.11). Sur le gradient général, le $\delta^{13}C$ ne varie pas significativement entre les deux saisons, malgré une tendance à l'appauvrissement en ^{13}C à la saison fraîche dans les trois sites. Cette tendance se confirme significativement à l'échelle des deux régions et plus particulièrement dans le Grand Lagon Sud (Tab. 3.11). Dans tous les cas, les $\delta^{13}C$ sont plus faibles en saison fraîche. Que ce soit en termes d'azote ou de carbone, la MOS ne varie pas (à une exception près) entre les deux saisons (Tab. 3.12).
La signature isotopique de certains producteurs primaires varie au cours des deux saisons (en carbone ou azote) selon le site considéré (Tab. 3.13). Le turf algal est le plus variable dans

Tableau 3.11 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique particulaire (MOP) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Le nombre d'échantillons (N), ainsi que les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*8*	-17,78 (1,08)	**ns**	4,93 (0,59)	**ns**
		SF	*6*	-20,39 (1,07)		4,76 (0,85)	
	IR	SC	*6*	-18,16 (0,78)	**ns**	3,61 (0,68)	**ns**
		SF	*6*	-19,78 (1,28)		3,98 (0,48)	
	BR	SC	*6*	-19,80 (2,01)	**ns**	5,98 (0,79)	**ns**
		SF	*6*	-21,84 (1,20)		5,26 (0,57)	
Gradient GN	CO1	SC	*5*	-17,01 (0,24)	**SF < SC ****	4,49 (0,49)	**ns**
		SF	*3*	-19,54 (0,82)		4,99 (0,42)	
	IR1	SC	*3*	-18,81 (0,27)	**ns**	4,16 (0,45)	**ns**
		SF	*3*	-19,48 (0,93)		3,98 (0,61)	
	BR1	SC	*3*	-21,59 (0,14)	**ns**	5,46 (0,35)	**ns**
		SF	*3*	-21,02 (1,23)		4,94 (0,43)	
Gradient GS	CO2	SC	*3*	-19,05 (0,31)	**SF < SC ***	5,38 (0,20)	**ns**
		SF	*3*	-21,25 (0,14)		4,53 (1,22)	
	IR2	SC	*3*	-17,51 (0,39)	**SF < SC ****	3,06 (0,17)	**ns**
		SF	*3*	-20,12 (1,72)		3,98 (0,45)	
	BR2	SC	*3*	-18,02 (0,73)	**SF < SC *****	6,49 (0,80)	**ns**
		SF	*3*	-22,67 (0,21)		5,59 (0,55)	

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001.*

Tableau 3.12 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique sédimentaire (MOS) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Le nombre d'échantillons (N), ainsi que les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*7*	-15,60 (0,78)	**ns**	3,36 (0,21)	**ns**
		SF	*6*	-15,88 (0,69)		3,82 (0,71)	
	IR	SC	*7*	-13,16 (0,88)	**ns**	2,23 (0,23)	**ns**
		SF	*6*	-13,51 (0,85)		2,37 (0,27)	
	BR	SC	*9*	-15,83 (3,49)	**SC < SF *****	4,50 (2,52)	**ns**
		SF	*6*	-12,86 (2,23)		4,06 (1,91)	
Gradient GN	CO1	SC	*3*	-15,10 (0,05)	**ns**	3,40 (0,27)	**ns**
		SF	*3*	-16,42 (0,51)		4,09 (0,05)	
	IR1	SC	*3*	-13,66 (0,53)	**ns**	2,29 (0,31)	**ns**
		SF	*3*	-14,25 (0,20)		2,60 (0,14)	
	BR1	SC	*5*	-12,94 (0,19)	**ns**	2,21 (0,12)	**ns**
		SF	*3*	-10,46 (0,26)		2,35 (0,25)	
Gradient GS	CO2	SC	*4*	-15,97 (0,88)	**ns**	3,32 (0,18)	**ns**
		SF	*3*	-15,33 (0,15)		3,55 (1,02)	
	IR2	SC	*4*	-12,79 (0,98)	**ns**	2,17 (0,16)	**ns**
		SF	*3*	-12,77 (0,35)		2,14 (0,07)	
	BR2	SC	*4*	-19,44 (1,07)	**ns**	6,80 (0,19)	**ns**
		SF	*3*	-14,46 (0,55)		5,78 (0,52)	

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001.*

le temps : ses $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ diffèrent significativement entre la saison chaude et la saison fraîche sur la plupart des sites. Les variations temporelles en $\delta^{13}C$ du turf soulignent tantôt un enrichissement (sites IR et CO2), tantôt un appauvrissement en ^{13}C à la saison chaude (sites BR, Tab. 3.13). Les variations temporelles en $\delta^{15}N$ montrent quant à elles dans chaque cas un enrichissement en ^{15}N à la saison fraîche. Les signatures isotopiques des Chlorophytes (*Halimeda* spp.) diffèrent plus ou moins entre les saisons selon les espèces considérées. Alors que deux espèces ne montrent aucune variation (*H. borneensis* et *H. opuntia*), deux autres présentent un changement de leur composition isotopique (en C ou N) à certains sites (*H. cylindracea* et *H. discoïdea*). Ces différences inter-saisons mettent en évidence dans les deux cas un appauvrissement en ^{13}C et un enrichissement en ^{15}N à la saison fraîche (Tab. 3.13). La phanérogame *Halodule uninervis* ne révèle quasiment pas de variabilité de ses signatures isotopiques, à l'exception du site intermédiaire du Grand Nouméa (enrichissement en ^{15}N à la saison fraîche, Tab. 3.13). Enfin, les deux espèces de Ochrophytes (*P. australis* et *S. spinulligerum*) ne montrent aucune variabilité temporelle significative (Tab. 3.13).

Tableau 3.13 : Résumé de la variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des producteurs primaires (turf algal et macrophytes) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

		Gradient général			Gradient GN			Gradient GS		
Sources		CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Turf	$\delta^{13}C$	ns	SF < SC ***	SC < SF **	SF < SC *	SF < SC **	ns	/	SF < SC **	SC < SF ***
	$\delta^{15}N$	SC < SF *	ns	SC < SF ***	ns	ns	ns	/	ns	SC < SF ***
Halimeda borneensis	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/
Halimeda cylindracea	$\delta^{13}C$	SC < SF ***	ns	/	/	/	/	SC < SF ***	ns	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Halimeda discoïdea	$\delta^{13}C$	/	SC < SF ***	/	/	SC < SF *	/	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	SC < SF **	/	/	SC < SF ***	/	/	/	/
Halimeda opuntia	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns	/	/	/	ns	ns
	$\delta^{15}N$	ns	ns	ns	ns	ns	/	/	ns	ns
Halodule uninervis	$\delta^{13}C$	/	ns	ns	/	ns	ns	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	SC < SF *	ns	/	SC < SF *	ns	/	/	/
Padina australis	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
Sargassum spinulligerum	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) / ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,001.*

III-3.3 Contamination par les éléments traces

III-3.3.a Accumulation différentielle par les sources

Certains éléments traces, mesurés sous la limite de détection, n'ont pas été détectés dans le sédiment (Ag et Cd) et les producteurs primaires (As et Zn). En ce qui concerne le sédiment, certains éléments sont faiblement présents comme Ag, Cd et Hg, tandis que d'autres représentent comparativement des concentrations beaucoup plus importantes tels que le Cr, Fe, Mn ou le Ni. En prenant l'ensemble des producteurs primaires, les éléments faiblement présents sont As, Hg et Zn, et ceux qui montrent comparativement des concentrations beaucoup plus importantes sont principalement Ag, Cu et Fe.

L'analyse en composante principale réalisée sur les éléments traces dans les sources révèle donc un profil de répartition de la contamination nettement distinct entre le réservoir sédimentaire (MOS) et les producteurs primaires (avec près de 74 % de la variabilité expliquée, Fig. 3.10). La MOS est largement caractérisée par les éléments Cr, Fe et Ni, et très peu voire pas influencée par Ag, Cd, Se et Zn. En comparaison, les macrophytes et le turf sont surtout caractérisés par Se et Cu, mais très peu ou pas du tout par As, Fe, Ni et Zn (Fig. 3.10). Les analyses entre groupes de sources ont mis en évidence une distinction significative entre le réservoir sédimentaire (MOS) et les producteurs de MO (Tab. 3.14). Les concentrations détectées de As, Cr, Fe, Mn, Ni et V dans la MOS sont significativement supérieures à celles de la plupart des macrophytes et du turf. Inversement, la MOS présente des concentrations plus faibles en Co, Cu, Hg et Se que la plupart des autres sources. Au sein des producteurs primaires par contre, peu de différences significatives ont été mises en évidence (Tab. 3.14). Ils accumulent des concentrations équivalentes en Ag, Cd, Cr, Fe, Pb, Se et V. Le turf montre cependant parfois des concentrations significativement supérieures, notamment vis-à-vis des macroalgues non calcaires (Co, Cu, Hg, Mn).

Au sein d'une même catégorie de source, la contamination en éléments traces varie très peu, ce qui justifie leur rassemblement en grandes catégories lors des comparaisons. Les deux espèces de macroalgues calcaires (*Halimeda opuntia* et *H. cylindracea*) ne montrent aucune différence significative de concentrations pour les 12 éléments traces détectés (ANOVA, $p > 0,05$ - Annexe 3.7). De même, les espèces de macroalgues non calcaires appartenant au même genre (*Turbinaria* et *Sargassum*) ont des concentrations en éléments

traces comparables (ANOVA, $p > 0,05$). Par contre, les trois genres constituant le groupe des macroalgues non calcaires révèlent des concentrations variables pour six des 12 métaux détectés (Co, Cr, Cu, Mn, Pb et Se), avec par exemple l'espèce du genre *Padina* qui présente des concentrations significativement supérieures en Co, Cr, Mn et Pb par rapport aux espèces du genre *Turbinaria* (ANOVA, $p < 0,05$ - Annexe 3.7).

Ce patron de contamination caractéristique entre réservoir sédimentaire et producteurs de MO se retrouve dans chacun des sites du gradient côte-large général (Annexes 3.8), ainsi qu'aux sites du Grand Nouméa et du Grand lagon Sud.

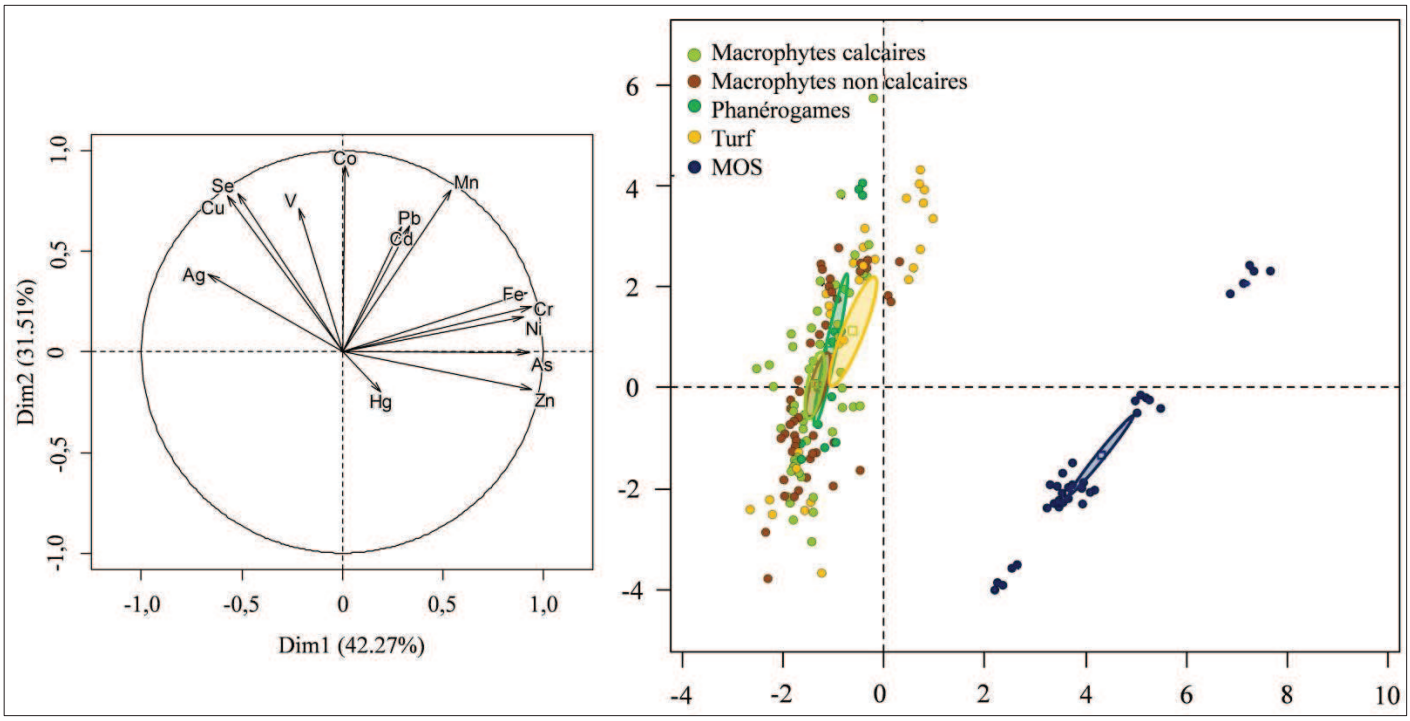


Figure 3.10 : Contamination par les éléments traces des sources de matière organique (MOS, macroalgues, turf et phanérogames). Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de répartition des éléments traces dans les différentes sources de matière organique (droite) et la contribution de ces éléments pour chaque source (gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 73,8% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Zn, Cr, As, Fe et Ni pour l'axe 1 et le Co, Mn, Se et Cu pour l'axe 2.

Tableau 3.14 : Concentrations moyennes en éléments traces (± écart-type) en µg.g^{-1} poids sec des différentes sources de matière organique, tous sites confondus. La significativité de la variabilité entre les groupes (ANOVA, *p*), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	**MOS** (MOS)	**Turf** (Tf)	**Macroalgues calcaires** (Mc)	**Macroalgues non calcaires** (Mnc)	**Phanérogames** (Ph)	***Variabilité***
Ag	< *dl*	7,49 (6,39)	8,98 (7,90)	12,17 (10,89)	11,5 (12,44)	ns
As	4,43 (7,06)	< *dl*	< *dl*	0,25 (0,11)	< *dl*	MOS > Mnc ***
Cd	< *dl*	1,44 (1,26)	1,14 (1,55)	0,69 (0,29)	1,35 (1,77)	ns
Co	1,99 (3,37)	9,72 (8,18)	6,88 (14,61)	4,25 (5,39)	18,9 (30,78)	MOS < Tf = Mc *
Cr	12,44 (16,24)	1,11 (1,01)	0,54 (0,55)	0,60 (0,52)	0,57 (0,22)	MOS > Tf = Mc = Mnc = Ph ***
Cu	2,29 (5,10)	654,2 (720,83)	415,78 (1091,68)	183,3 (224,26)	1091,62 (1667,79)	MOS < Tf = Mc = Ph ***
Fe	2923 (5947,18)	30 (36,48)	10,77 (13,63)	11,7 (12,4)	18,8 (23,29)	MOS > Tf = Mc = Mnc = Ph ***
Hg	0,005 (0,012)	0,014 (0,013)	0,002 (0,001)	0,006 (0,003)	0,004 (0,001)	MOS = Mc < Tf > Mnc = Ph ***
Mn	35,33 (58,91)	17,76 (19,55)	7,97 (14,95)	6,81 (7,63)	18 (26,00)	MOS > Mc = Mnc **
Ni	9,66 (13,93)	1,18 (1,96)	0,13 (0,19)	0,22 (0,34)	0,36 (0,33)	MOS > Mnc = Ph = Tf > Mc ***
Pb	0,28 (0,32)	0,24 (0,19)	0,12 (0,13)	0,16 (0,16)	0,14 (0,10)	ns
Se	0,12 (0,05)	6,88 (6,74)	5,76 (13,17)	4,13 (4,77)	4,94 (5,29)	MOS < Tf = Mc = Mnc = Ph ***
V	9,07 (18,02)	14,77 (13,99)	7,18 (3,92)	11,05 (8,83)	13,52 (4,66)	MOS < Tf = Mnc = Ph ***
Zn	5,5 (4,14)	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	/
N	*36*	*30*	*48*	*45*	*12*	

*Note : <dl : sous la limite de détection / ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

III-3.2.b Variabilité spatio-temporelle

Les analyses mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle de la contamination des sources par les éléments traces au sein des écosystèmes récifo-lagonaires (Annexe 3.9). La concentration en éléments traces de la MOS est significativement différente en fonction du site considéré, mais semble moins influencée par la saison (Annexe 3.9). De même, les concentrations en éléments traces des producteurs primaires varient plus ou moins en fonction du site et de la saison selon l'espèce considérée.

Répartition spatiale

La MOS révèle une forte variabilité spatiale de ses concentrations en éléments traces. En effet les analyses descriptives préliminaires révèlent une MOS des sites côtiers caractérisée par la majorité des éléments traces et nettement distinctes des autres sites (Annexe 3.10). Ce patron spatial est perceptible tant sur le gradient général, qu'à plus petite échelle spatiale (Grand Nouméa et Grand Lagon Sud). Le long du gradient côte-large général, les concentrations des 12 éléments détectés décroissent significativement de la côte vers le large (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.15 et Annexe 3.11). A l'échelle des deux régions, cette même tendance est retrouvée, avec des concentrations significativement plus fortes de la plupart des éléments dans la MOS prélevée à la côte, à l'exception des concentrations en As, Pb, Se et Zn au Grand Nouméa (Tab. 3.15 et Annexe 3.11). Les deux zones d'étude présentent des concentrations différentes en éléments traces. Le site côtier du Grand Nouméa présente de plus fortes concentrations en Hg et Pb et de plus faibles concentrations en As, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Se, V et Zn que le site côtier du Grand Lagon Sud. De même, le site intermédiaire et le site barrière du Grand Nouméa révèlent des concentrations en éléments traces plus fortes que les sites du Grand Lagon Sud correspondant en Fe, Pb, V et en As, Cr, Fe, Mn, Ni, V, Hg, Pb et Se, respectivement (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.15 et Annexe 3.11).

Dans les cas des producteurs primaires, la variabilité spatiale des éléments traces dépend de l'espèce et de la région considérée. Le turf algal présente des concentrations plus fortes aux sites côtiers, cependant, cette distinction spatiale côte-large est moins évidente que dans le cas de la MOS, puisqu'elle ne s'avère significative que pour certains éléments (Cr, Fe, Hg, Mn, Ni, V, Tab. 3.16 et Annexe 3.12). A l'échelle des deux zones, très peu de différences

Tableau 3.15 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces de la MOS. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
As	IR = BR < CO ***	IR1 < CO1 = BR1 ***	BR2 < IR2 < CO2 **	CO1 < CO2 *** / BR2 < BR1 ***
Co	BR < IR < CO **	IR1 = BR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 **	CO1 < CO2 ***
Cr	BR < IR < CO ***	IR1 = BR1 < CO1 *	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 ** / BR2 < BR1 ***
Cu	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 **	CO1 < CO2 ***
Fe	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / IR2 < IR1 ** / BR2 < BR1 ***
Hg	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO2 < CO1 *** / BR2 < BR1 **
Mn	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / BR2 < BR1 ***
Ni	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / BR2 < BR1 **
Pb	BR < IR < CO ***	IR1 < CO1 = BR1 ***	BR2 = IR2 < CO2 ***	CO2 < CO1 *** / IR2 < IR1 * / BR2 < BR1 ***
Se	IR = BR < CO ***	CO1 < BR1 = IR1 ***	BR2 = IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / BR2 < BR1 ***
V	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	BR2 < IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 *** / IR2 < IR1 * / BR2 < BR1 ***
Zn	IR = BR < CO ***	ns	BR2 = IR2 < CO2 ***	CO1 < CO2 ***

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

spatiales sont mises en évidence (Tab. 3.16). Par contre, des différences significatives entre les sites du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud apparaissent : le turf prélevé aux sites intermédiaires et barrières du GN présente des concentrations plus fortes en Cd, Ni et Se que ceux du GS (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.16 et Annexe 3.12). Le patron spatial de la contamination des macrophytes par les éléments traces est beaucoup moins clair. Chez *H. cylindracea* par exemple, le même schéma de variabilité est de nouveau observé le long du gradient côte-large pour quelques éléments (Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Se, Tab. 3.17), tandis que d'autres espèces de macrophytes présentent des patrons beaucoup plus complexes et sans réelle structuration spatiale nette (Annexe 3.13).

Tableau 3.16 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces du turf algal. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Ag	CO = IR < BR *	ns	ns	ns
Cd	BR < IR = CO *	ns	BR2 < IR2 *	BR2 < BR1 ***
Co	ns	ns	ns	ns
Cr	BR = IR < CO **	ns	ns	ns
Cu	ns	ns	ns	ns
Fe	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Hg	IR < BR < CO ***	ns	ns	ns
Mn	BR < CO ***	ns	ns	ns
Ni	IR < BR < CO *	IR1 < CO1 < BR1 ***	ns	IR2 < IR1 *** / BR2 < BR1 ***
Pb	ns	ns	ns	ns
Se	BR < IR ***	BR1 < IR1 ***	ns	IR2 < IR1 *** / BR2 < BR1 ***
V	BR = IR < CO *	ns	ns	ns

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Tableau 3.17 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces de *Halimeda cylindracea*. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Ag	BR < CO < IR **	ns	ns	ns
Cd	BR < IR < CO *	BR1 < IR1 ***	BR2 < CO2 < IR2 *	BR1 < BR2 ***
Co	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Cr	BR = IR < CO **	ns	ns	ns
Cu	BR < IR < CO **	ns	ns	ns
Fe	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Hg	ns	ns	ns	ns
Mn	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Ni	BR = IR < CO *	ns	ns	ns
Pb	BR = IR < CO **	ns	ns	ns
Se	BR < IR < CO **	ns	BR2 < IR2 < CO2 **	ns
V	ns	ns	BR2 < CO2 = IR2 *	IR1 < IR2 **

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Fluctuations temporelles

Les concentrations en éléments traces de la MOS révèlent une faible variabilité temporelle. Seulement quelques éléments, à certains sites donnés, varient en concentrations entre les deux saisons (Co, Cu, Fe, Hg, Mn, Pb et V, ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 3.18). Excepté dans de rares cas, de plus fortes concentrations en métaux sont détectées à la saison chaude qu'en saison fraîche.

Les producteurs primaires montrent également une faible variabilité temporelle. Cette fois-ci, les différences temporelles ne suivent pas de patron clair, dévoilant de plus fortes concentrations en métaux tantôt à la saison chaude, tantôt à la saison fraîche (turf et *Halimeda opuntia* Tab. 3.19, autres macrophytes en Annexe 3.14), traduisant vraisemblablement l'absence de tendance générale pour ces producteurs primaires à l'échelle de ces deux saisons.

Tableau 3.18 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations moyennes en élément traces de la MOS. Les différences de concentrations entre la saison chaude « SC « et la saison fraîche « SF » ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Éléments traces	Gradient général			Gradient GN			Gradient GS		
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
As	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Co	SF < SC *	ns	ns	ns	ns	ns	SF < SC ***	ns	ns
Cr	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cu	SF < SC *	ns	ns				SF < SC ***		
Fe	SF < SC *	ns	SF < SC *	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Hg	SF < SC ***	SC < SF ***	ns	SF < SC ***	ns	SC < SF ***	ns	SC < SF ***	SF < SC ***
Mn	ns	SF < SC *	ns	ns	SF < SC *	ns	ns	ns	ns
Ni	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Pb	ns	ns	ns	ns	ns	SC < SF *	ns	ns	SF < SC **
Se	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
V	ns	ns	ns	ns	SF < SC ***	ns	ns	ns	ns
Zn	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

*Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières / ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Tableau 3.19 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations moyennes en élément traces A) du turf algal et B) de *H. opuntia*. Les différences de concentrations entre la saison chaude « SC « et la saison fraîche « SF » ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) (ANOVA).

A) Eléments traces	Gradient général			Gradient GN			Gradient GS		
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Ag	ns	SC < SF **	SF < SC ***	ns	ns	ns	ns	SC < SF **	SF < SC ***
Cd	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Co	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cr	ns	ns	SF < SC ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cu	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fe	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Hg	SF < SC ***	SC < SF ***	SC < SF *	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Mn	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ni	SC < SF *	ns	SF < SC ***	ns	ns	SF < SC ***	ns	ns	ns
Pb	ns	ns	SF < SC ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Se	ns	SC < SF ***	SF < SC *	ns	ns	ns	ns	ns	ns
V	ns	SC < SF **	ns	ns	SC < SF *	ns	ns	ns	ns

B) Eléments traces	Gradient général			Gradient GN				Gradient GS	
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Ag	ns	SF < SC ***	SC < SF **	/	ns	/	/	SF < SC ***	SC < SF **
Cd	ns	SF < SC ***	SC < SF ***	/	ns	/	/	SF < SC ***	SC < SF ***
Co	ns	SF < SC ***	ns	/	SF < SC *	/	/	SF < SC ***	ns
Cr	ns	SF < SC ***	ns	/	ns	/	/	SF < SC ***	ns
Cu	ns	SF < SC ***	SC < SF ***	/	SF < SC ***	/	/	SF < SC ***	SC < SF ***
Fe	ns	/	SC < SF ***	/	ns	/	/	/	SC < SF ***
Hg	ns	SC < SF *	ns	/	ns	/	/	SC < SF *	ns
Mn	ns	SF < SC ***	SC < SF ***	/	ns	/	/	SF < SC ***	SC < SF ***
Ni	ns	SF < SC *	SC < SF ***	/	ns	/	/	ns	SC < SF ***
Pb	ns	ns	ns	/	ns	/	/	ns	ns
Se	ns	SF < SC ***	SC < SF ***	/	SF < SC ***	/	/	SF < SC ***	SC < SF ***
V	ns	ns	ns	/	ns	/	/	ns	ns

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ;*** p < 0,001.*

III-4 DISCUSSION

III-4.1 Les sources de matière organique du lagon de Nouvelle-Calédonie

Les réseaux trophiques du lagon calédonien sont alimentés en matière organique issue de nombreuses sources. La nature de celles-ci diffère, selon qu'il s'agisse de producteurs primaires ou de réservoirs de stockage de la matière organique. En outre, la matière organique issue de ces sources peut être de provenances diverses, à savoir d'origine terrestre (matériel détritique drainé par les rivières) ou marine (producteurs marins), ou encore issue d'une production autochtone (producteurs récifaux) ou allochtone (matériel détritique de mangroves et d'herbiers marins adjacents).

III-4.1.a Diversité de la nature et de l'origine des sources

Les sources de matière organique ciblées dans cette étude présentent des compositions isotopiques « typiques », globalement comparables à celles données par Ostrom et Fry (1993) (Tab. 3.20). Leurs signatures couvrent une très large gamme de valeurs en carbone (de -31 à -3,50 ‰), et dans une moindre mesure en azote (de -2,20 à 10 ‰). La forte variabilité du $\delta^{13}C$ chez les producteurs primaires benthiques est connue, et a déjà été mise en évidence dans de précédentes études (Hemminga et Matteo 1996 ; Pinnegar et Polunin 2000). Cette variabilité est d'ailleurs particulièrement remarquable au sein des macrophytes (macroalgues et phanérogames), dont le $\delta^{13}C$ s'étend de -20 à -3,5 ‰.

Les sources d'origines distinctes sont aisément discriminées *via* les isotopes stables, et notamment grâce à leur signature en carbone. Le $\delta^{13}C$ des producteurs récifaux autochtones (turf et macroalgues benthiques) est clairement distinct de celui des producteurs allochtones des écosystèmes associés (palétuviers et phanérogames marines). Par ailleurs, les producteurs des deux types d'écosystèmes associés ne révèlent pas du tout la même composition isotopique, en carbone comme en azote. De même, il est aisé de discriminer les sources d'origine terrestre (MOP fluviale et palétuviers) de celles d'origine marine (MOS récifale, turf et macroalgues) à l'aide de leur $\delta^{13}C$ et parfois également de leur $\delta^{15}N$. Tous ces résultats renforcent donc les conclusions de précédentes études sur l'efficacité du traceur carbone comme outil de discrimination des sources de matière organique (Fry *et al.* 1977 ; Carassou *et al.* 2008 ; Cresson *et al*. 2012). En effet, les plantes de mangroves (Rodelli *et al.* 1984 ; Rao *et al.* 1994) et d'herbiers marins (Duarte 1992 ; Hemminga et Mateo 1996) ont des signatures

isotopiques bien distinctes, qui peuvent être également différenciées de celles de la matière organique planctonique marine (Rau *et al.* 1989; Duarte 1992; Sturgis et Murray 1997).

Tableau 3.20 : Compositions isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$ en ‰) et en azote ($\delta^{15}N$ en ‰) des principaux producteurs primaires en milieu terrestre et aquatique (Ostrom et Fry 1993), et comparaison avec ceux de Nouvelle-Calédonie.

Producteurs primaires	$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$	
Phytoplancton marin	-24 à -18 [a]	-31 à -17,5 [b]	-2 à 12 [a]	-0,15 à 8 [b]
Phytoplancton estuarien	-30 à -15 [a]		2 à 19 [a]	
Macrophytes benthiques	-27 à -10 [a]	-20 à -4 [b]	-1 à 10 [a]	-2 à 10 [b]
Phanérogames marines	-16 à -4 [a]	-13 à -3,5 [b]	0 à 6 [a]	-2 à 5,5 [b]
Palétuviers	-29 à -25 [a]	-31 à -26 [b]	6 à 7 [a]	3,5 à 7 [b]

Note : [a] valeurs publiées par Ostrom et Fry (1993), [b] valeurs de cette étude. Les valeurs du phytoplancton données sont celles obtenues pour la MOP (et incluant Trichodesmium spp.*).*

III-4.1.b Influence des apports de MO sur la composition isotopique des réservoirs

Les signatures isotopiques en carbone du phytoplancton marin (autour de -22 ‰ en régions tempérées Fry et Wainright 1991 ; Harmelin-Viven *et al.* 2008) sont généralement difficile à obtenir car cela nécessite des procédures d'échantillonnage spécifiques (Descolas-Gros et Fontugne 1985 ; Fry et Wainright 1991). Par conséquent, la grande majorité des études utilisent les signatures de la MOP d'eau de mer de surface, comme une approximation des valeurs isotopiques phytoplanctoniques (Riera *et al.* 1999 ; Michener *et al.* 2007). Or, la MOP est un matériel hétérogène complexe, composé d'une variété d'éléments qui influencent ses valeurs isotopiques, en particulier dans les zones côtières soumises aux apports des rivières (Cresson *et al.* 2012). De faibles valeurs en $\delta^{13}C$ de la MOP marine sont donc généralement interprétées comme étant le reflet d'une contribution substantielle de la matière organique terrestre dans la MOP marine (Riera et Richard 1996 ; Harmelin-Vivien *et al.* 2008), même si de telles valeurs ont déjà été mesurées pour du phytoplancton côtier (Rastorgueff *et al.* 2011). Il peut donc exister une grande divergence des signatures entre la MOP et le phytoplancton *sensu stricto* dans les zones soumises à de forts apports fluviaux, où la MOP ne peut plus être utilisée comme une approximation fiable du phytoplancton (Cresson *et al.* 2012). Dans le cadre de cette étude, cela pose la question de l'influence des rivières sur la MOP lagonaire, et plus généralement de la contribution d'apports multiples dans la

composition isotopique des réservoirs de MO. En effet, ces réservoirs, issus du mélange de divers apports, intègrent dans leur composition isotopique toutes ces influences. Leurs valeurs isotopiques retranscrivent la somme fractionnaire de toutes les sources de matière organique qui y contribuent en s'y accumulant. Dans le cas de la MOS, les données publiées mentionnent de faibles changements diagénétiques du $\delta^{13}C$ (< -1 ‰) lors de la décomposition (Zieman *et al.* 1984 ; Fry *et al.* 1987; Freudenthal *et al.* 2001). Cela suggère donc une identification assez fidèle des sources potentielles accumulées dans le sédiment par l'analyse de sa composition isotopique.

Les résultats de cette étude soulignent une nette variabilité spatiale de la composition des réservoirs de MO de la rivière aux sites lagonaires proches de la barrière ; les signatures isotopiques de la MOP et de la MOS s'enrichissent en ^{13}C de la côte au large, avec parallèlement un léger appauvrissement en ^{15}N pour la MOS. Toutefois, même si cette variabilité est évidente entre des sites très distincts du gradient (site de mangrove et site du récif-barrière), elle l'est beaucoup moins entre des sites voisins et fonctionnellement similaires (sites lagonaires récifaux). Les signatures en carbone et en azote comparables entre ces sites suggèrent une source majeure d'apports dans la MOP marine du lagon à large échelle spatiale. Par contre, la faible différence du $\delta^{13}C$ de la MOS des sites récifaux les plus éloignés (sites côtier *vs.* barrière) souligne l'influence d'apports différents dans le compartiment sédimentaire récifal. La nature et l'origine de ces apports seront discutées plus loin.
Les signatures isotopiques des réservoirs de matière organique peuvent indéniablement apporter des informations qualitatives sur l'importance des sources spécifiques qui les composent (Kennedy *et al.* 2004). La modélisation de la contribution relative des divers apports dans ces réservoirs a permis de répondre en partie à ces interrogations. Les résultats démontrent notamment que les réservoirs étudiés ne sont influencés ni par les mêmes apports, ni de manière équivalente le long du gradient côte-large.

La MOP : une origine principalement marine

Plusieurs études se sont intéressées aux liens trophiques entre les écoulements fluviaux et les réseaux trophiques côtiers. Néanmoins, celles-ci concernaient principalement les grands fleuves à forts débits moyens annuels (Rhône avec 1 700 $m^3.s^{-1}$, Darnaude *et al.* 2004b), ou de petites rivières à débits modestes et variables se déversant dans de petits lagons récifaux (rivières de Moorea avec 30 à 130 $m^3.s^{-1}$, Letourneur *et al.* 2013). Le faible débit des

rivières se déversant dans le très vaste lagon calédonien en font donc un cas inédit (rivières proches de Nouméa avec < 15 $m^3.s^{-1}$, Ouillon *et al.* 2010).

La MOP des sites lagonaires est influencée différemment le long du gradient côte-large, avec, sans surprise, des apports terrestres plus importants à la côte qu'au large. En effet, aux sites côtiers, l'influence des apports terrestres et marins est équivalente (~50 %), tandis qu'aux sites du large les apports marins deviennent dominants (plus de 90 %) par rapport aux apports terrestres quasi inexistants (moins de 10 %). Dans la région du Grand Nouméa, la rivière de Dumbéa semble avoir une influence non négligeable sur les sites lagonaires côtiers, mais faible sur les sites proches du récif-barrière. Dans la région du Grand Lagon Sud, l'influence de la rivière des Pirogues apparaît moins importante pour les sites côtiers, mais plus diffuse le long du gradient côte-large.

La contribution des influences terrestres et marines indiquée par le modèle coïncide avec les différences de composition isotopique observées entre la MOP des sites côtiers et celle des sites récifaux à large échelle spatiale. Il semblerait donc que l'influence des apports terrestres par les rivières dans le lagon soit globalement assez faible, et restreinte aux sites strictement côtiers (mangroves, baies et récifs frangeants). Les données disponibles sur les entrées d'eau douce dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie vont dans le sens de cette hypothèse (Ouillon *et al.* 2010). Les trois principales rivières déversant de l'eau douce dans le lagon Sud-Ouest (la Dumbéa, la Coulée et la rivière des Pirogues) ont de petits bassins versants (aires de drainage de 238, 85 et 140 km², respectivement) et déversent des flux moyens d'eau douce relativement faibles (11,5, 3,5 et 5,2 $m^3.s^{-1}$, respectivement, Ouillon *et al.* 2010). De plus importantes entrées d'eau peuvent se produire, mais elles se limitent généralement à une période de quelques jours tout au plus (fortes pluies, cyclones, Jouon *et al.* 2006). Face aux apports des rivières, les flux océaniques alimentant le lagon au niveau des passes sont beaucoup plus importants (généralement de l'ordre de 80 000 $m^3.s^{-1}$; Jouon *et al.* 2006). Les eaux lagonaires de Nouvelle-Calédonie sont donc principalement d'origine océanique. Cette forte contribution océanique explique par ailleurs l'influence potentielle d'apports marins typiques, tels que les blooms de *Trichodesmium* spp. à des sites lagonaires, même côtiers. L'importance de ces blooms est certes négligeable à large échelle spatiale, mais peu tout de même s'avérer remarquable dans certaines zones lagonaires plus localisées (contribution relative de plus de 15 % dans le Grand Lagon Sud).

La MOS : une origine multi-sources

Le réservoir sédimentaire est lui aussi influencé différemment le long du gradient, révélant une plus forte contribution des apports terrestres (palétuviers, MOP de rivière) aux sites côtiers et une plus forte influence des apports marins (phanérogames, macroalgues et *Trichodesmium* spp.) aux sites du large. L'importance relative des détritus de phanérogames dans la composition de la MOS a déjà été mise en évidence dans d'autres écosystèmes, comme en Méditerrannée par exemple (Papadimitriou *et al.* 2005 ; Cresson *et al.* 2012). En effet, la matière organique produite par ces plantes étant principalement constituée de composés de haut poids moléculaire difficiles à dégrader, ceux-ci sont généralement séquestrés dans le sédiment pour une longue période (Boudouresque *et al.* 2006). La MOP océanique, qui séjourne plus ou moins longtemps dans le lagon calédonien (0,5 à 110 jours du large à la côte, Jouon *et al.* 2006), a également été identifiée comme pouvant être un important contributeur de la MOS (Cresson *et al.* 2012 ; Letourneur *et al.* 2013). Cette hypothèse expliquerait alors l'influence non négligeable des blooms de *Trichodesmium* spp. dans les sites récifo-lagonaires, même si des précautions doivent être prises en raison de la forte variabilité de ces blooms occasionnels.

Dans les écosystèmes côtiers sous forte influence des rivières, la contribution dominante de la MO terrestre sur la MOS diminue sa valeur en $\delta^{13}C$, dont la différence avec la MOP devient faible voire non significative (Banaru *et al.* 2007). Or, dans le cadre de cette étude, les compositions isotopiques en carbone des deux réservoirs de MO provenant de la même zone semblent se différencier dans la plupart des sites lagonaires de la côte au large (Tab. 3.3). En effet, à l'exception des sites de mangroves, les $\delta^{13}C$ de la MOP et de la MOS se distinguent significativement dans quasiment tous les autres sites (tests non présentés en résultats, *cf.* Annexe 3.15). Ces résultats confirment donc de nouveau l'hypothèse d'une influence majoritairement marine sur la signature isotopique de la MOS récifo-lagonaire, et plus globalement sur les réseaux trophiques récifo-lagonaires à grande échelle spatiale. Les apports terrestres sont davantage perceptibles aux sites côtiers, tels que les baies ou les récifs frangeants.

III-4.2 Les sources à la base des réseaux trophiques récifo-lagonaires

Les sources de MO présentes dans les réseaux trophiques des écosystèmes récifo-lagonaires révèlent des signatures isotopiques moyennes variant de -19,38 à -3,16 ‰ pour le carbone et de 0,10 à 4,50 ‰ pour l'azote. Parmi les réservoirs de MO, la MOP montre une signature isotopique plus appauvrie en ^{13}C et plus enrichie en ^{15}N que la MOS, ce qui est couramment observé et expliqué par les influences des apports propres à chaque pool (Fry et Sherr 1984 ; France 1995; Hsieh *et al.* 2000 ; Cresson *et al.* 2012). La MOS par exemple, présente des signatures reflétant les divers apports la constituant : un $\delta^{13}C$ ou un $\delta^{15}N$ moyens proches des signatures de macroalgues calcaires (certaines espèces d'*Halimeda*), de macroalgues non calcaires non palatables (sargasses) et de certaines phanérogames. Parmi les producteurs primaires, les macrophytes (macroalgues et phanérogames) présentent une forte variabilité interspécifique du $\delta^{13}C$ et moindre du $\delta^{15}N$, comme c'est généralement le cas (Vizzini *et al.* 2002 ; Cresson 2012). Cette variabilité peut être, entre espèces d'un même genre, importante (genre *Halimeda*) ou non (genre *Turbinaria*).

Ainsi, alors que la gamme de variation des signatures isotopiques est relativement restreinte dans les réservoirs de MO (+ 6,1 ‰ et + 4,2 ‰, + 10,7 ‰ et + 5,0 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ de la MOP et la MOS respectivement) et le turf (+ 8,5 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et + 5,3 ‰ pour le $\delta^{15}N$), les macrophytes exposent une gamme de valeurs très étendue (+ 20,98 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et + 10,95 ‰ pour le $\delta^{15}N$). Cette variété de signatures isotopiques chez les macrophytes reflète sans doute une diversité fonctionnelle entre les espèces, dont les rôles dans les réseaux trophiques seront par conséquent différents. Il est donc primordial de mieux comprendre les facteurs à l'origine de ces différences.

III-4.2.a Les macrophytes : détermination de l'origine de leur signature isotopique

La signature isotopique des macrophytes est directement liée à leur phylogénie, aux voies d'acquisition du carbone inorganique lors de la photosynthèse ainsi qu'aux caractéristiques environnementales (Maberly *et al.* 1992). La phylogénie est par ailleurs dans la plupart des cas, la principale source de variabilité des signatures en carbone des producteurs primaires (Raven *et al.* 2002a, b ; Cresson 2012).

Dans le cadre de cette étude, l'analyse isotopique des groupes phylogénétiques (Chlorophytes, Rhodophytes, Ochrophytes et Magnoliophytes) n'a permis de différencier de façon nette que les Chlorophytes des trois autres groupes. De plus, alors que le $\delta^{13}C$ permet une

discrimination claire de ce groupe, le $\delta^{15}N$ ne permet quant à lui que de séparer les groupes les plus éloignés. Dans le cas présent, les macrophytes sont donc difficilement différenciables sur la seule base de leur phylogénie, même par le traceur isotopique $\delta^{13}C$. En outre, l'existence d'une variabilité générique et parfois spécifique souligne la nécessité d'explorer davantage les différents paramètres (phylogénie, métabolismes de la photosynthèse, conditions environnementales) susceptibles de déterminer la signature isotopique.

Le $\delta^{13}C$, un traceur sous de multiples influences

La discrimination du carbone chez les macrophytes marines a été étudiée par de nombreux auteurs (Raven 1997 ; Dunton 2001 ; Raven *et al.* 2002b ; Wang et Yeh 2003 ; Balasse *et al.* 2005 ; Smit *et al.* 2005 ; Kevekordes *et al.* 2006 ; Wessels *et al.* 2006 ; Guest *et al.* 2008 ; Titlyanov *et al.* 2008, 2010 ; Carvalho *et al.* 2009 ; Mercado *et al.* 2009 ; Cresson 2012). En fonction du groupe taxonomique auxquelles elles appartiennent, les macrophytes n'utilisent pas les mêmes voies d'acquisition du carbone inorganique lors de la photosynthèse. Chez les Chlorophytes par exemple, deux groupes sont généralement identifiés : les espèces présentant un $\delta^{13}C$ allant de -8 à -21,3 ‰ (mécanisme actif d'absorption de CO_2 ou utilisatrice de HCO_3^-) et celles dont le $\delta^{13}C$ varie de -25,7 à -32 ‰ (mécanisme passif de diffusion de CO_2, Raven *et al.* 2002b ; Wang et Yeh 2003 ; Kevekordes *et al.* 2006). Les Ochrophytes montrent généralement relativement peu de variation dans leurs signatures en carbone, ce qui pose des problèmes pour identifier les espèces utilisatrices de l'HCO_3^- ou du CO_2 lors du processus actif de fixation. Enfin, les Rhodophytes révèlent généralement des valeurs de $\delta^{13}C$ plus hétérogènes (Wang et Yeh 2003), comprenant des espèces de valeurs intermédiaires dont l'origine du carbone inorganique reste également indéterminée. Dans le cas des Magnoliophytes marines, les valeurs en $\delta^{13}C$ sont généralement beaucoup moins négatives, soulignant également une photosynthèse en C3 à l'afflux actif de CO_2 ou, plus probablement par l'utilisation de HCO_3^- (Benedict *et al.* 1980 ; Raven *et al.* 2002b).

Les signatures isotopiques en carbone des macrophytes prélevées lors de cette étude s'étendent en moyenne de -18,81 à -3,16 ‰. Toutes ces espèces fonctionnent donc *a priori* sur la base d'un transport actif du carbone inorganique dissous lors de la photosynthèse, *via* l'utilisation des mécanismes de concentration ou CMM (Maberly *et al.* 1992 ; Raven *et al.* 1995, 2002b ; Raven 1997). Les Chlorophytes présentent des valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ plus faibles (-15,41 ± 3,06 ‰) par rapport aux Ochrophytes (-9,68 ± 2,59 ‰), aux Rhodophytes (-7,05 ± 3,83 ‰) et aux Magnoliophytes (-8,24 ± 0,98 ‰) dont les $\delta^{13}C$ moyens sont

significativement plus élevés. Chez les espèces de Chlorophytes, dont le $\delta^{13}C$ est compris entre -19‰ et -10‰, l'ambiguïté sur la forme de CID employée (CO_2 ou HCO_3^-) et les processus impliqués lors de la photosynthèse ne peut pas être levée (Maberly *et al.* 1992 ; Raven *et al.* 1995, 2002b ; Raven 1997). En revanche, les valeurs plus élevées (> -10 ‰) obtenues chez la majorité des espèces des autres groupes taxonomiques semblent privilégier l'utilisation du HCO_3^- *via* l'action des anhydrases carboniques (Raven *et al.* 1995, 2002b ; Raven 1997). Par ailleurs, cette activité catalytique des anhydrases semble corrélée négativement aux valeurs de $\delta^{13}C$, indiquant que plus la dépendance à cette voie métabolique est forte, plus les signatures en carbone des espèces seront faibles (Mercado *et al.* 2009). Cela suggère donc un degré croissant d'utilisation de ces mécanismes actifs par les Ochrophytes, les Rhodophytes et les Magnoliophytes.

Les signatures isotopiques moyennes en carbone de nos groupes taxonomiques ne suivent pas la tendance décrite dans la plupart des études. Généralement, les valeurs en $\delta^{13}C$ sont plus élevées chez les Chlorophytes, intermédiaires chez les Ochrophytes et minimales chez les Rhodophytes (Maberly *et al.* 1992 ; Wang et Yeh 2003 ; Mercado *et al.* 2009 ; Marconi *et al.* 2011 ; Cresson 2012). Or, les signatures en carbone des macroalgues récifales obtenues dans cette étude indiquent la tendance contraire. Plusieurs paramètres pourraient l'expliquer, tels que des effets de la composition taxonomique, de la région biogéographique ou de l'habitat.

Tout d'abord, il est important de considérer la composition taxonomique de l'échantillonnage des macrophytes réalisé (*cf.* III.2). C'est justement au sein des Chlorophytes et des Rhodophytes, pour lesquels les valeurs du $\delta^{13}C$ posent des questions, que la diversité générique échantillonnée est la plus faible. Les résultats de cette étude sont basés sur seulement un genre (*Halimeda*) pour les Chlorophytes et deux genres (*Acanthophora* et *Liagora*) pour les Rhodophytes (sur 41 et 118 genres présents en Nouvelle-Calédonie, respectivement - Payri et Richer de Forges 2007). Or, la plupart des précédentes études ont pris en compte un panel de genres beaucoup plus large au sein de chaque groupe taxonomique (Mercado *et al.* 2009 ; Wang et Yeh 2003 ; Marconi *et al.* 2011 ; Cresson 2013). Il apparaît donc évident que les signatures en carbone moyennes obtenues dans le cas présent sont fortement dépendantes du genre considéré, et que ce manque de diversité influe sur les tendances observées à l'échelle des groupes taxonomiques. Une comparaison des valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues dans cette étude avec celles d'autres études pour les trois genres (*Halimeda*,

Acanthophora, *Liagora*), nous permet dans un premier temps d'attester que ces signatures en carbone ne sont pas atypiques (Annexe 3.16). Par ailleurs, la comparaison avec d'autres genres du même groupe taxonomique permet dans un second temps de souligner l'importance du genre pris en compte. Au sein des Chlorophytes par exemple, le genre *Halimeda* présente des signatures en carbone parmi les plus fortes, en comparaison d'autres genres de zones tempérées ou tropicales du groupe tels que *Codium* ou *Ulva* ($\delta^{13}C$ variant de -7,73 à -15,70 ‰ et de -10,5 à -20,01 ‰ respectivement, Wang et Yeh 2003 ; Mercado *et al.* 2009 ; Marconi *et al.* 2011). De même, au sein du groupe très hétérogène des Rhodophytes, les genres *Acanthophora* et *Liagora* présentent des signatures en carbone très élevées par rapports à d'autres genres de zones tempérées ou tropicales du groupe tels *Laurencia* ou *Hypnea* ($\delta^{13}C$ variant de -15,1 à -20,26 ‰ et de -15,46 à -21,2 ‰ respectivement, Wang et Yeh 2003 ; Mercado *et al.* 2009 ; Marconi *et al.* 2011). Il est donc évident que la composition générique de l'échantillonnage conditionne en grande partie les caractéristiques isotopiques des groupes taxonomiques.

La variabilité intragénérique (ou intraspécifique) des signatures en carbone est supposée généralement faible au regard de l'origine biogéographique (Mercado *et al.* 2009). Toutefois, la comparaison par genre des espèces de macrophytes de Nouvelle-Calédonie avec celles issues d'autres régions tropicales ou tempérées, suggère l'influence potentielle de la biogéographie sur les signatures en carbone. De telles observations ont d'ailleurs déjà été mises en évidence dans de précédentes études (Raven *et al*. 2002a ; Mercado *et al.* 2009, Marconi *et al.* 2011). La grande majorité des macroalgues (les genres *Halimeda*, *Cystoseira*, *Padina*, *Sargassum*, *Acanthophora*, *Liagora*) et des phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie présentent des $\delta^{13}C$ moyens plus élevés que ceux des autres régions (Annexe 3.16). La différence est davantage marquée avec les macrophytes des régions tempérées. Pour comprendre ce phénomène, il faut revenir aux mécanismes jouant sur les processus photosynthétiques des producteurs primaires marins. La diffusion du CO_2 est corrélée négativement à la température (Zeebe et Wolf-Gladrow 2001). Les eaux de surface des hautes latitudes ont généralement une concentration en CO_2 plus élevée, avec une plus faible valeur en $\delta^{13}C$ que celle des eaux de mer de surface aux basses latitudes. Un organisme photosynthétique s'appuyant sur le mécanisme de diffusion de CO_2 aura donc un plus faible $\delta^{13}C$ que le même organisme dans l'eau chaude (Raven *et al.* 2002a, b). Plusieurs auteurs suivant cette piste ont par conséquent mis en évidence que globalement (au moins pour les

Rhodophytes et les Ochrophytes) les mécanismes actifs de concentration du CID (les CMM) sont plus répandus parmi les espèces d'eaux tempérées et tropicales que chez celles des régions polaires (Raven *et al.* 2002a ; Mercado *et al.* 2009, Marconi *et al.* 2011). De plus, Marconi *et al.* (2011) soulignent que les espèces tropicales possèdent des valeurs de $\delta^{13}C$ plus homogènes que les organismes méditerranéens et tempérés, dont les valeurs en $\delta^{13}C$ sont plus diversifiées. Toutes ces considérations appuient les résultats obtenus précédemment et expliquent encore davantage les caractéristiques de la composition isotopiques en carbone des macrophytes.

Enfin, l'habitat pourrait également influencer en partie le $\delta^{13}C$ du carbone inorganique dissous et la signature en carbone des macrophytes. Les espèces présentant les valeurs en $\delta^{13}C$ les plus négatives (*Halimeda opuntia*, *H. heteromorpha*) vivent plutôt sur un substrat dur (corallien) d'eaux peu profondes et avec une assez forte luminosité, tandis que les espèces les plus enrichies en carbone (*Padina australis*, *Liagora* spp. et *Cymodocea* spp.*)* sont plutôt observées sur les substrats meubles et, parfois, en eaux plus profondes et de plus faible luminosité. Certains auteurs ont mis en évidence l'influence de paramètres environnementaux, tels que le niveau de luminosité ou le degré d'exposition à l'air, sur les voies d'acquisition du CID lors de la photosynthèse, et donc sur les signatures en carbone (Maberly *et al.* 1992 ; Marconi *et al.* 2011). Il a par exemple été suggéré que l'expression des mécanismes de concentration chez ces organismes pouvait être liée aux particularités de leur habitat. Dans les environnements caractérisés par une forte luminosité, et donc souvent par une diminution de la disponibilité en carbone inorganique, le transport actif de ce carbone permettrait d'en augmenter les concentrations intracellulaires et donc d'améliorer la productivité des d'algues (Marconi *et al.* 2011).

Le $\delta^{15}N$, un traceur sous influence environnementale

Chez les macrophytes prélevées lors de cette étude, les $\delta^{15}N$ s'étendent en moyenne de 0,17 à 3,77 ‰. Les Chlorophytes sont légèrement plus appauvries en azote (1,19 ± 1,34 ‰ : de 0,17 à 2,33 ‰) que les Ochrophytes (2,93 ± 1,40 ‰ : de 1,90 à 3,77 ‰), les Rhodophytes (2,51 ± 0,39 ‰ : de 2,09 à 2,68 ‰) et les Magnoliophytes dans une moindre mesure (1,78 ± 1,34 ‰ : de 0,64 à 2,84 ‰), bien que ces groupes taxonomiques soient peu discriminés par leur $\delta^{15}N$. Comme le montre cette étude, et d'autres précédemment (Handley et Raven 1992 ; Yoneyama 1995 ; Handley *et al.* 1998 ; Cresson *et al.* 2012), il ne semble donc pas y avoir de spécificité phylogénétique d'acquisition de l'azote par les producteurs primaires. La relation

entre le $\delta^{15}N$ et les apports en azote est plus difficile à établir que le lien entre le $\delta^{13}C$ et le C inorganique, du fait du faible nombre d'études sur le sujet et de la moins bonne connaissance des facteurs de fractionnement associés à l'absorption de l'azote inorganique (Umezawa *et al.* 2007 ; Marconi *et al.* 2011). Les rapports isotopiques en azote des producteurs semblent davantage expliqués par des spécificités locales, comme la profondeur (Wefer et Killingley 1986 ; Raven 1997 ; Raven *et al.* 2002a, b) ou l'influence d'apports particuliers tels que upwellings et rejets azotés liés aux activités humaines (Riera *et al.* 2000 ; Costanzo *et al.* 2001 ; Savage et Elmgren 2004 ; Vizzini et Mazzola 2004 ; Lapointe *et al.* 2005 ; Bode *et al.* 2006 ; Carvalho *et al.* 2008 ; Schaal *et al.* 2010 ; Vermeulen *et al.* 2011 ; Letourneur *et al.* 2013).

III-4.2.b Comparaison des sources : composition et intégration

Détermination des groupes de sources potentielles

Au sein des écosystèmes récifo-lagonaires, les sources de MO présentent donc des valeurs de $\delta^{13}C$ très variées et nettement différentes. Certaines sources sont clairement appauvries en ^{13}C (Turf, MOP, *Halimeda opuntia, H. heteromorpha*) et d'autres sont plus enrichies (phanérogames, *Liagora* spp., *Padina australis*). Le traceur $\delta^{13}C$ s'avère donc être de nouveau un outil pertinent dans la discrimination des sources de MO à l'échelle des écosystèmes récifo-lagonaires. Le $\delta^{15}N$ quant à lui se montre moins efficace, mais permet tout de même de différencier les sources ayant les valeurs les plus extrêmes, telles que les sources appauvries en azote (*Halimeda borneensis, H. cylindracea, H. macroloba* et *Cymodocea rotundata*) de celles qui sont enrichies (MOP). Ainsi, ces grandes catégories de sources potentielles, séparées essentiellement sur la base de leurs signatures en carbone, semblent alimenter les écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Le premier groupe est constitué de macrophytes caractérisées par des valeurs élevées en $\delta^{13}C$ et vivant principalement en milieu meuble de type herbiers et plaines sableuses (c.-à-d. phanérogames marines, *Padina australis*, *Turbinaria* spp. et *Liagora* spp.). Le second groupe rassemble des sources de MO de $\delta^{13}C$ intermédiaires et retrouvées principalement en milieu sédimentaire proche des pinacles coralliens (MOS, *Halimeda discoïdea*, *H. borneensis, H. cylindracea, H. macroloba*, *Sargassum* spp., *Cystoseira* sp. et *Acanthophora spicifera*). Enfin, le troisième groupe réunis des sources de MO plus pauvres en carbone et plutôt observées dans les milieux de substrat dur tels que les platiers coralliens (turf, *H. opuntia, H. heteromorpha*).

Nos résultats confirment que le $\delta^{13}C$ est un bon indicateur des sources de MO des voies benthiques et des voies planctoniques, puisque les plantes et les invertébrés associés aux chaînes alimentaires benthiques sont généralement enrichis en ^{13}C et facilement distingués du plancton (Jennings *et al.* 1997). Cela pose donc des questions quant au rôle des sources appauvries en ^{13}C de ce dernier groupe. Le cas de la MOP retient particulièrement l'attention, compte tenu de sa composition atypique en C et en N (la source la plus appauvrie en ^{13}C et enrichie en ^{15}N). La différenciation évidente de celle-ci avec les autres sources de MO suggère de la considérer comme pouvant être une source distincte de MO alimentant les réseaux trophiques récifo-lagonaires. En ce sens, la faible valeur en $\delta^{13}C$ de la MOP concorderait davantage avec l'hypothèse d'une source alimentant plutôt les voies planctoniques. Par ailleurs, comme proposé par Carassou *et al.* (2008), les fortes valeurs de $\delta^{15}N$ de la MOP peuvent résulter de l'inclusion du microzooplancton (petits consommateurs primaires s'alimentant en partie sur la MOP) dans les échantillons.

Intégration dans les réseaux trophiques

Le ratio C/N est couramment utilisé pour déterminer la qualité de la matière organique : un faible ratio indique une importante quantité d'acides aminés (composant les protéines, principaux composés de la MO), et donc une MO de haute qualité nutritive (Danovaro *et al.* 2001). La quantité d'azote peut être un facteur clé dans les choix alimentaires des consommateurs primaires, herbivores et détritivores (Barile *et al.* 1999 ; Jacquin *et al.* 2006 ; Schaal *et al.* 2009). En effet, chez ces organismes dont l'alimentation est basée sur une nourriture habituellement pauvre en azote, le moindre apport représente une augmentation notable de qualité nutritionnelle (Bowen *et al.* 1995).

Les réservoirs de MO montrent des ratios plutôt faibles (< 10), démontrant une bonne qualité nutritive de ces sources, et sont significativement différents (6,1 ± 0,9 et 7,5 ± 1,5 pour la MOP et la MOS respectivement). Le ratio C/N de la MOP correspond à ceux obtenus dans d'autres études de zones tempérées et tropicales (~ 6,5, Cresson *et al.* 2012 ; Vizzini *et al.* 2002 ; Letourneur *et al.* données de Moorea non publiées) et coïncide avec les valeurs du phytoplancton (entre 5 et 15, Duarte 1992 ; Biddanda et Benner 1997 ; Savoye *et al.* 2003). Le ratio de la MOS est légèrement supérieur à celui de la MOP, comme c'est le cas dans d'autres écosystèmes récifaux (cas de Moorea, données non publiées de Letourneur *et al.*), ce qui peut indiquer le mélange de différents matériels ou sa dégradation (Savoye *et al.* 2003). Cette première hypothèse rejoint l'origine multi-sources de la composition de la MOS. En

effet, l'augmentation de son ratio C/N reflète l'apport d'autres sources de ratio plus fort, dont font partie certaines macrophytes. Les macroalgues, les phanérogames marines et le turf présentent des ratios C/N divers et concordant avec ceux mesurés dans d'autres études (Vizzini *et al.* 2002 ; Dromard 2013 ; Cresson 2013), indiquant une qualité nutritive variable des producteurs benthiques. Les Chlorophytes, représentés par des espèces très calcaires du genre *Halimeda*, ainsi que le turf, montrent des ratios faibles (< 10), soulignant une assez bonne qualité nutritive de ces sources (8,7 ± 2,3 et 8,7 ± 3,9 pour les Chlorophytes et le turf respectivement). Les autres macrophytes présentent des ratios plus forts (>15 : 17,5 ± 4,1, 22,6 ± 5,6 et 27,2 ± 9,5 pour les Magnoliophytes marines, les Rhodophytes et les Ochrophytes respectivement), indiquant une matière de moins bonne qualité nutritive, voire indigeste et donc peu utilisable pour la grande majorité des macroorganismes consommateurs (Danovaro *et al.* 2001). La détermination du ratio C/N peut donc être un outil complémentaire permettant d'identifier les sources de matière organique dans les sédiments. Néanmoins, les valeurs $\delta^{13}C$ constituent généralement une approximation plus rigoureuse du fait de leur relative stabilité lors de la colonisation bactérienne et de la décomposition en comparaison du ratio C/N (Kennedy *et al.* 2004).

Les concentrations en éléments nutritifs, mais également l'épaisseur, le taux de croissance et les défenses mécaniques et chimiques des producteurs primaires conduisent tous à une plus grande exploitation des micro- et macroalgues que des plantes vasculaires (Cebrian et Duarte 1994). En effet, la plupart des études réalisées à partir des analyses isotopiques souligne l'importance du rôle des algues par rapport à celui des plantes vasculaires qui semblent être une source de matière organique mineure pour la plupart des consommateurs (Fry et Parker 1979 ; McConnaughey et Mc Roy 1979 ; Fry 1984 ; Kitting *et al.* 1984; Peterson *et al.* 1985 ; Simenstad et Wissmar 1985 ; Dauby 1989; Sullivan et Moncreiff 1990 ; Currin *et al.* 1995 ; Paterson et Whitfield 1997 ; Lepoint *et al.* 2000). Le tissu vivant des phanérogames marines n'est pas facilement utilisable par les herbivores, principalement en raison de leur faible valeur nutritive et de la haute teneur en lignocellulose (Ott et Maurer 1977). Les macroconsommateurs peuvent d'ailleurs davantage satisfaire leurs besoins nutritionnels en consommant la microfaune et la méiofaune associées aux détritus plutôt que directement les tissus végétaux pauvres (Fenchel 1977 ; Tenore *et al.* 1984 ; Coull 1990). Il est donc communément admis que la voie principale de transfert de la matière organique des herbiers marins est une voie indirecte, la voie détritique (Benner *et al.* 1988 ; Mann 1988 ; Cebrian *et al.* 1997).

En revanche, le carbone issu de plantes épiphytes, d'algues et de détritus d'algues semble dominer la chaîne alimentaire benthique (Fry 1984 ; Kitting *et al.* 1984 ; Gambi *et al.* 1992). Les gazons algaux par exemple, semblent être une source importante de matière organique pour certains poissons, bien que le rôle des détritus sédimentés comme source complémentaire pour les herbivores et les omnivores soit également souligné (Wilson et Bellwood 1997 ; Crossman *et al.* 2001 ; Dromard *et al.* 2013 ; Letourneur *et al.* 2013). La qualité nutritive (C/N) moyenne du turf pourrait être complétée par la MOS de forte valeur nutritive, comprenant les excréments de poissons, microphytobenthos ou des petits fragments d'algues (Letourneur *et al.* 2013). Enfin, la MOP peut aussi être une source de carbone alternatif disponible pour les invertébrés planctoniques et les poissons planctonophages.

III-4.2.c Variabilité spatiale et temporelle des sources de MO

La répartition spatiale et temporelle de la lumière, de la température ou encore des concentrations en nutriments peut modifier les taux de productivité des producteurs primaires et donc leurs signatures isotopiques en carbone (Margalef 1978 ; Durako et Hall 1992 ; Grice *et al.* 1996 ; Hemminga et Mateo 1996 ; Papadimitriou *et al.* 2005). De même, les variations spatiales et temporelles d'ammonium et de nitrate dans l'eau de mer peuvent se traduire par des changements des signatures isotopiques en azote des sources de MO (Short et McRoy 1984 ; Hemminga *et al.* 1996). Ces paramètres peuvent fortement varier dans les écosystèmes côtiers, ce qui engendre potentiellement une grande variabilité spatiale et temporelle du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{15}N$ des sources de MO dans ces écosystèmes (Grice *et al.* 1996 ; Fourqurean *et al.* 2007).

Une importance majeure du site

Les résultats mettent en évidence une grande variabilité spatiale des sources de MO entre les sites récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Le paramètre spatial joue sur la signature isotopique en carbone et en azote des réservoirs de MO. Or, la qualité de la MOP est généralement fonction des fluctuations spatiales et saisonnières du phytoplancton qui la compose (Covazzi Harriague *et al.* 2007). C'est aussi vraisemblablement le cas dans cette étude, puisque la MOP lagonaire est principalement sous influence des apports marins. Dans le cas des producteurs primaires (turf et macrophytes), l'influence du site est plus complexe,

engendrant des modifications des signatures en carbone ou en azote selon l'espèce considérée. La variabilité spatiale des producteurs primaires dépend donc à la fois des caractéristiques intrinsèques de l'organisme et des caractéristiques environnementales, comme la disposition en éléments nutritifs ou l'hydrodynamisme (Hemminga et Mateo 1996 ; Fourqurean *et al.* 2007 ; Vizzini et Mazzola 2006b).

Globalement, les réservoirs de MO (MOP et MOS) et la plupart des macrophytes révèlent un appauvrissement en ^{13}C et un enrichissement en ^{15}N des sites barrières par rapport aux autres sites. De la côte au large, les différentes concentrations en éléments nutritifs contrôlent la biomasse phytoplanctonique et induisent des changements importants dans la structure de la communauté phytoplanctonique (Jacquet *et al.* 2006). Parmi ces nutriments, l'azote s'avère être l'élément qui détermine le plus la composition des communautés phytoplanctoniques (Jacquet *et al.* 2006). La distribution spatiale caractéristique des macronutriments du lagon calédonien pourrait donc expliquer les variations observées pour la MOP. Malgré la distance qui sépare les sites lagonaires, les différences de biomasse phytoplanctonique sont généralement faibles (Bujan *et al.* 2000) et ne peuvent donc constituer qu'une explication mineure. En revanche, des modifications nettes dans la structure de la communauté phytoplanctonique sont observées. Ainsi, le microphytoplancton prédomine dans les baies, tandis que le picoplancton est majoritaire dans le reste du lagon et en domaine océanique (Jacquet *et al.* 2006). De plus, entre les sites lagonaires et océaniques, la composition spécifique du picoplancton diffère de nouveau (Jacquet *et al.* 2006). Un tel changement des communautés phytoplanctoniques entre sites lagonaires, même léger, pourrait expliquer les différences de signatures isotopiques observées entre les sites intermédiaires et barrières.
Par ailleurs, les signatures isotopiques moyennes de la MOP obtenues aux sites côtiers suggèrent, en plus d'un effet de la composition du phytoplancton, l'influence probable d'apports terrigènes (Letourneur *et al.* 2013). Seuls les sites les plus proches des côtes (baies) et des embouchures de rivières réagissent de manière significative aux apports de sels nutritifs par les eaux douces (Bujan *et al.* 2000). Dans les cas de l'azote par exemple, ces hautes concentrations sont généralement dues à des eaux usées urbaines, industrielles ou à des déchets agricoles (Jacquet *et al.* 2006) et peuvent induire une augmentation du $\delta^{15}N$ de la MOP (Gartner *et al.* 2002). Tous ces changements dans la structure de la communauté phytoplanctonique, influent à leur tour sur le cycle des éléments nutritifs (Sakka *et al.* 2002) et la structure des autres compartiments de la chaîne alimentaire, comme le sédiment et les

producteurs benthiques (Niquil *et al.* 1999 ; Olsen *et al.* 2001). Il n'est donc pas surprenant de constater un schéma commun dans la variabilité spatiale de la MOP, de la MOS et des producteurs primaires.

Les variabilités spatiales des sources obtenues au Grand Nouméa et dans le Grand Lagon Sud soulignent l'influence des spécificités locales, plus ou moins marquées selon le type de source considéré. Ainsi, la MOP, dont la signature isotopique suit le même patron spatial dans les deux zones d'études, ne semble pas mettre en évidence de particularité liée à la zone. Seul le site côtier du Grand Nouméa fait exception, révélant des valeurs en $\delta^{13}C$ nettement plus élevées que celles du Grand Lagon Sud. Aucune hypothèse convaincante n'est mise en avant pour expliquer une telle signature. L'apport ponctuel de matière organique issue des activités anthropiques avoisinantes (complexe hôtelier de la baie adjacente au récif) peut être évoqué. Il est aussi possible que cela résulte de la dégradation de fragments de phanérogames marines ($\delta^{13}C$ moins négatifs) dispersés dans cette zone à herbiers marins denses.

Contrairement au cas précédent, les signatures isotopiques de la MOS et des macrophytes suivent des schémas spatiaux légèrement différents selon la zone d'étude considérée, et semblent donc davantage intégrer les spécificités locales. Ainsi, que ce soit pour la MOS ou pour les macrophytes, les signatures isotopiques obtenues dans le Grand Lagon Sud suivent le même patron spatial que celui dépeint pour le gradient général, tandis que ceux observés au Grand Nouméa diffèrent. Les sites côtiers des deux zones révèlent des signatures isotopiques comparables (excepté pour la MOP), soulignant l'influence des apports terrigènes ($\delta^{13}C$ faible et $\delta^{15}N$ fort). Dans la région du Grand Nouméa, les sites intermédiaires ($\delta^{13}C$ élevé) semblent également subir cette influence terrestre, tandis qu'elle paraît se limiter à la côte dans le Grand Lagon Sud. Enfin, la particularité du site barrière du Grand Lagon Sud ($\delta^{15}N$ plus fort, $\delta^{13}C$ plus faible) ressort significativement. Ce site, dont la position au sein du lagon engendre probablement des conditions environnementales très particulières (hydrologie, courantologie, sédimentologie), doit sans doute être considéré comme un cas à part (*cf.* chapitres à suivre).

L'examen de la variabilité spatiale des sources à petite échelle met en évidence l'importance des spécificités locales dans l'étude des compositions isotopiques des sources de MO. Ces constatations rappellent la nécessité d'être prudent lors de l'extrapolation de résultats « locaux » et dans l'interprétation du rôle de facteurs environnementaux site-dépendant dans le transfert des sources de matière organique vers les niveaux trophiques supérieurs (Vizzini

et Mazzola 2006b). Le cas du site barrière du Grand Lagon Sud en est un bon exemple. Compte tenu des signatures en carbone et en azote particulièrement élevées de ces sources, ce site atypique n'a pas pu être pris dans les valeurs moyennes des sources de MO.

Une influence mineure de la saison

Dans de nombreux écosystèmes, les signatures isotopiques des producteurs primaires montrent généralement une forte variabilité temporelle (Simenstad et Wissmar 1985 ; Kang *et al.* 1999 ; Vizzini et Mazzola 2003, 2006b). Un grand nombre de facteurs environnementaux peuvent en être la cause, tels que la température, l'ensoleillement, la chimie de l'eau, les apports d'eau douce ou encore les sources de carbone et d'azote assimilables (Wada *et al.* 1975 ; Stephenson *et al.* 1984 ; Cooper et McRoy 1988 ; Michener et Schell 1994 ; Grice *et al.* 1996 ; Hemminga et Mateo 1996). Toutefois, les résultats obtenus montrent une faible variabilité temporelle de la composition isotopique des sources de MO au sein des écosystèmes récifo-lagonaires. Le paramètre temporel semble jouer très légèrement sur les signatures isotopiques en carbone des réservoirs de MO, mais pas sur l'azote. Dans le cas des macrophytes, les quelques marques d'influence de la saison engendrent des modifications des signatures en carbone ou en azote selon l'espèce considérée.

La composition isotopique de la MOP ne diffère quasiment pas entre les deux saisons, malgré une tendance à l'appauvrissement en ^{13}C à la saison fraîche. Selon les modèles biogéochimiques développés par Bujan *et al.* (2000), la variation saisonnière de l'abondance des organismes phytoplanctoniques dans le lagon calédonien est essentiellement expliquée par les apports en éléments nutritifs liés aux pluies, et dans une moindre mesure à leur dispersion générée par les forçages météorologiques (Bujan *et al.* 2000). Pour l'ensemble du lagon, le temps de résidence des eaux est plutôt court (11 jours) et les concentrations phytoplanctoniques annuelles sont assez faibles, limitées par la disponibilité réduite en sels nutritifs. Toutefois, lors de brefs évènements de crues, se produisant principalement durant la saison des pluies, ces concentrations peuvent nettement augmenter dans les zones les plus abritées du vent (Bujan *et al.* 2000 ; Dupouy *et al.* 2010). De plus, un changement des communautés phytoplanctoniques se produit généralement entre les deux saisons, avec le passage de petites à de grandes cellules phytoplanctoniques à la saison chaude lors des changements de conditions trophiques du milieu (milieu oligotrophe à mésotrophe, Tenório *et al.* 2005 ; Jacquet *et al.* 2006). Par ailleurs, l'influence d'apports terrestres à la saison fraîche

pourrait également expliquer les patrons temporels observés pour la MOP, au moins aux sites côtiers. Cette hypothèse semble toutefois peu probable dans la mesure où l'influence des apports exogènes sur les environnements côtiers reste très ponctuelle dans le temps et que l'impact sur le développement biologique se réduit à seulement quelques jours et se localise aux zones les plus proches des estuaires (Bujan *et al.* 2000). Ainsi, les écosystèmes pélagiques réagissent plutôt rapidement et de façon très fugace à tout apport externe. La faible intensité des apports en eaux douces et le rôle prépondérant de l'hydrodynamisme dans la dispersion de ces apports homogénéisent les eaux oligotrophes du lagon calédonien (Bujan *et al.* 2000).

La MOS révèle une composition isotopique encore plus stable d'une saison à l'autre que la MOP. Les apports composant ce réservoir de matière organique sont donc *a priori* peu modifiés dans leur nature et leur origine entre la saison chaude et la saison fraîche. Seule la MOS des sites barrières révèle un enrichissement en ^{13}C à la saison fraîche. Ce changement isotopique peut-être expliqué par de plus forts apports en matière détritique riche en carbone à cette saison (phanérogames marines), suite à des conditions environnementales particulières (dégradation des herbiers par de forts vents). Mais plus généralement, une faible variabilité temporelle du réservoir sédimentaire est observée, ce qui traduit son comportement beaucoup plus intégrateur en comparaison de la MOP, par accumulation de matière détritique sédimentant toute l'année (Cresson *et al.* 2012).

Dans le cas des macrophytes et du turf, les modifications temporelles observées sont plus complexes. Les producteurs primaires benthiques sont connus pour avoir des signatures isotopiques qui varient temporellement (Frederiksen 2002 ; Vizzini et Mazzola 2003 ; Fourqueran *et al.* 2007). Pourtant, hormis dans le cas du turf, la composition des macrophytes varie peu entre les deux saisons. Les quelques différences de signatures en carbone observées soulignent une variation semblable à la MOP chez le turf (appauvrissement en ^{13}C à la saison fraîche), alors que les macrophytes suivent plutôt la tendance de la MOS (enrichissement en ^{13}C à la saison fraîche). Les producteurs primaires peuvent donc être différemment influencés entre les deux saisons, selon leurs caractéristiques phylogénétiques et fonctionnelles, mais également en fonction de leur habitat.

III-4.3 Contamination des sources de matière organique par les éléments traces

Accumulation différentielle en éléments traces par les sources de MO

Au sein des écosystèmes récifo-lagonaires, le réservoir et les producteurs primaires de MO ont montré des patrons de contamination par les éléments traces tout à fait différents. La MOS présente de plus fortes concentrations en As, Cr, Fe, Mn, Ni et V, peu de Zn et Se et des concentrations en Ag et Cd sous la limite de détection. *A contrario*, les macrophytes et le turf montrent de plus fortes concentrations en Co, Cu, Hg et Se, peu de As, Fe et Ni, et pas de Zn. Ces résultats soulignent donc la disparité existant entre la charge totale de contaminants métalliques présente au sein de la matrice sédimentaire et la fraction biodisponible accumulée par les producteurs primaires benthiques.

Le devenir dans l'environnement des éléments traces dépend de nombreux processus dans le système aquatique régissant notamment leur mobilité et leur redistribution (Tsakovski *et al*. 2012). Les concentrations mesurées dans la MOS résultent directement des apports terrigènes chargés en éléments traces introduits dans le lagon à travers les rivières, mais aussi en partie des éléments « récupérés » lors de la dégradation des algues mortes. En Nouvelle-Calédonie, un tiers de la Grande Terre est composée de roches ultramafiques caractérisées par des sols latéritiques enrichis en Cr, Fe et Ni (Becquer *et al.* 2003). L'érosion naturelle des sols explique donc les fortes concentrations en éléments d'origine minière (Fe, Ni et Mn principalement) retrouvées dans les sédiments marins et les mangroves (Marchand *et al.* 2012). Par ailleurs, l'exploitation minière à ciel ouvert et les activités industrielles et urbaines diverses engendrent des apports supplémentaires, pouvant accentuer les concentrations en éléments « miniers » et expliquer la présence d'éléments « urbains » (As).

Plusieurs facteurs physico-chimiques et biologiques peuvent influencer la biodisponibilité des contaminants dans le milieu, et de ce fait modifier les concentrations de ceux-ci dans les organismes (Phillips 1990 ; Temara *et al.* 1997 ; Warnau *et al.* 1998 ; Hédouin *et al.* 2008). Les patrons de contamination divergents des deux compartiments (MOS et macrophytes) concordent avec le rôle majoritairement indirect du réservoir sédimentaire, qui agit davantage comme source de contaminants dans la colonne d'eau que comme voie de contamination directe pour les organismes (excepté pour ceux vivant dans le sédiment, Martinez-Llado *et al.* 2007 ; Roussiez *et al.* 2006). Ainsi, les concentrations en éléments traces dans les sédiments sont généralement beaucoup plus élevées que dans l'eau, et la bioaccumulation des éléments dans les tissus des producteurs primaires est généralement directement proportionnelle aux

concentrations présentent dans l'eau de mer environnante (Metian *et al.* 2008b). A ce stade de l'étude, les profils de contamination des sources semblent souligner une distribution différente des contaminants, avec des éléments traces de prime abord davantage biodisponibles (Co, Cu, Hg et Se) que d'autres (As, Fe et Ni), ou en tout cas plus présents chez les producteurs primaires.

La liaison des éléments traces en solution aux parois cellulaires des macroalgues par un processus se rapprochant d'échange d'ions a été démontrée et plusieurs auteurs ont signalé la grande affinité des oligo-éléments pour les macromolécules intra-cellulaires telles que les polysaccharides, les polyphénols et les métallothionéines (Ragan et Jensen 1979 ; Phillips 1994 ; Morris *et al.* 1999 ; Cobbett et Goldsbrough 2002 ; Davis *et al.* 2003). Metian *et al.* (2008b) ont par exemple démontré chez une espèce de Phéophycée (*L. variagata*) une grande capacité de bioconcentration et une rétention efficace de certains éléments (Cd, Cr, Co, Mn, Zn) contrairement à d'autres (Ni). Dans le cadre de cette étude, les différents producteurs primaires benthiques n'ont montré que peu de spécificité, présentant des concentrations équivalentes pour la plupart des éléments traces (Ag, Cd, Cr, Fe, Pb, Se et V). Seul le turf a révélé des concentrations plus élevées pour certains éléments que les macroalgues non calcaires. Certains facteurs, tels que la structure de la paroi ou le ratio surface/volume, sont susceptibles d'affecter les processus d'adsorption ou d'absorption des métaux et donc d'influer sur la concentration (de Ruyter van Steveninck *et al.* 1988). Dans le cas du turf, l'existence d'une association multi-spécifique (cyanobactéries, micro et macrophytes) pourrait également expliquer en partie ces différences.

Variabilité spatiale et temporelle de la contamination

L'utilisation des compartiments inorganiques ou d'organismes résidents tels que les producteurs primaires benthiques permet de distinguer différentes localités en fonction de leur niveau de contamination (Hédouin 2006 ; Hédouin *et al.* 2006). Ainsi, l'analyse spatiale des concentrations en éléments traces dans le réservoir sédimentaire démontre une contamination décroissante de la côte vers le large au sein du lagon. Les sites côtiers présentent les plus fortes concentrations pour tous les éléments détectés dans la MOS, que ce soit sur le gradient général ou dans les deux zones d'étude. La région sud de la Nouvelle-Calédonie est donc soumise à des apports en éléments traces « miniers » (Co, Cr, Fe, Mn, Ni) et « urbains » (As, Cu, Hg, Pb, Zn), particulièrement importants dans ses zones côtières. Ces forts apports de métaux, principalement dus à l'érosion naturelle des sols associées aux pluies tropicales, aux

intenses activités minières, mais aussi au développement urbain et au manque de traitement efficace des eaux usées, ont déjà été soulignés dans de précédents travaux *via* l'étude de divers organismes (Monniot *et al.* 1994 ; Ambastian *et al.* 1997 ; Labrosse *et al.* 2000 ; Fernandez *et al.* 2006 ; Hédouin *et al.* 2006 ; Metian *et al.* 2008a, b). Pour Fernandez *et al.* (2006), l'activité minière ne semble pas être une source significative de contamination du domaine océanique et se limiterait donc aux eaux lagonaires, principalement côtières.

Bien que les deux zones d'étude présentent un schéma de contamination similaire de la côte au large, leur compartiments sédimentaires ne présentent pas tout à fait les mêmes concentrations en éléments traces. La MOS des sites du Grand Nouméa montre généralement de plus fortes concentrations en éléments traces, par exemple au site intermédiaire (Fe, Pb, V et As) et au site barrière (Cr, Fe, Mn, Ni, V, Hg, Pb et Se). En revanche, la MOS côtière du Grand Lagon Sud révèle une plus forte contamination par la plupart des éléments traces (As, Co, Cr, Fe, Mn, Ni, V et Zn) que le site côtier du Grand Nouméa, caractérisé par d'autres éléments (Cu, Hg, Pb et Se).
Ces résultats mettent donc en avant les spécificités locales des deux zones d'étude. La contamination détectée dans la MOS du Grand Nouméa reflète les apports d'origine minière (Cr, Fe, Mn et Ni) et d'origine urbaine (As, Cu, Hg, Pb), largement dispersés le long du gradient côte-large. La Grande Rade notamment est sujette à des apports anthropiques de la zone industrielle de Ducos et subit directement les apports de l'usine métallurgique SLN (Hédouin *et al.* 2009). Les concentrations mesurées au Grand Lagon Sud indiquent une plus forte contamination par les éléments « miniers » (Co, Cr, Fe, Mn, Ni) et une influence non négligeable des éléments « urbains » (As, Zn) dans cette zone, bien que cette contamination semble moins nette vers le large. Une plus forte érosion des sols dans la région sud, à laquelle s'ajoute l'activité minière de l'usine du Sud pourrait vraisemblablement induire cette plus forte contamination. Par ailleurs, la largeur du lagon ainsi que le régime des courants conditionnent la dispersion des éléments traces, engendrant probablement ces profils de concentrations distincts entre les zones lagonaires.

L'accumulation des métaux dans le sédiment est surtout affectée par les caractéristiques de celui-ci, qui varient géographiquement (granulométrie et contenu en carbone organique, Luoma 1990). Dans le cas des organismes, l'accumulation des éléments traces ne dépend pas seulement des propriétés physico-chimiques des éléments eux-mêmes mais également des stratégies biologiques employées par les organismes, pour se détoxiquer

par exemple (Phillips 1995). Il n'est donc pas surprenant de constater que le patron spatial de contamination des producteurs primaires (macrophytes et turf) est moins marqué que dans le cas de la MOS, et fortement dépendant de l'espèce et de la région considérée. Ainsi, certains producteurs primaires tels que le turf ou *Halimeda cylindracea* reflètent la contamination générale du lagon calédonien et les spécificités des deux zones d'études, tandis que d'autres espèces révèlent des patrons de bioaccumulation des éléments traces beaucoup plus complexes. Or les algues résidentes, soumise à l'exposition chronique en métaux, peuvent développer des réponses adaptatives pour gérer ces niveaux élevés de contamination. La multiplicité des processus impliqués dans le mécanisme de concentration de ces organismes, tels que la régulation d'incorporation ou de vitesse d'élimination des contaminants ou encore l'adaptation physiologique ou génétique (Klerks et Weis 1987 ; Warnau *et al.* 1995), expliquent en grande partie cette disparité dans la contamination des producteurs primaires.

Enfin, que ce soit pour la MOS ou les producteurs primaires, la contamination par les éléments traces varie assez peu temporellement. La MOS révèle parfois des concentrations plus fortes en saison chaude qu'en saison fraîche pour certains éléments « miniers » (Co, Fe et Mn) et « urbains » (Cu, Hg et Pb). Or, les apports d'eau douce plus forts en saison chaude, ainsi que la combinaison de facteurs écologiques tels que l'oxygène dissous, la salinité et les détritus peuvent avoir un effet significatif sur l'accumulation des métaux dans les sédiments (Zayed *et al.* 1994 ; Guhathakurta et Kaviraj 2005).

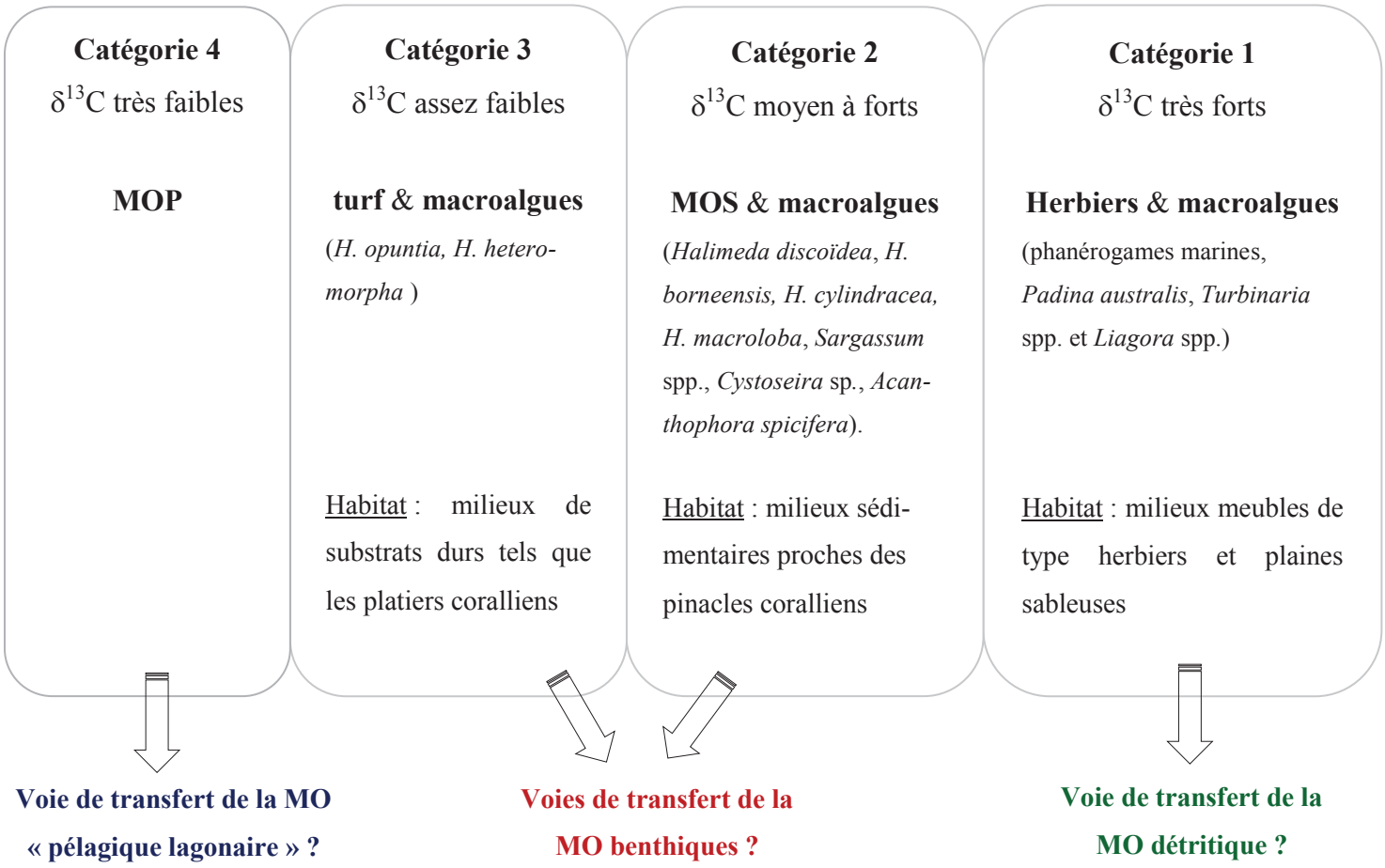
Si les sédiments offrent un degré d'intégration temporel important (Rainbow 1995), les producteurs benthiques expriment encore une fois des patrons temporels peu clairs. L'influence conjuguée des caractéristiques propres à l'espèce ainsi que des spécificités locales du site (hydrologie, courantologie) expliquent probablement de nouveau en grande partie les quelques cas observés de concentrations variables entre les deux saisons.

RESUME : caractéristiques des sources de MO récifales

	MOP	MOS	Producteurs primaires
Signatures isotopiques	le plus faible $\delta^{13}C$ le plus fort $\delta^{15}N$ Influence marine : **phytoplancton**	$\delta^{13}C$ moyen $\delta^{15}N$ plutôt fort Influence marine & benthique : **MOP** & **macrophytes benthiques** (phanérogames, sargasses, *Halimeda*, *etc.*)	forte variabilité interspécifique Influence multifactorielle : **phylogénie** ($\delta^{13}C$) **mécanismes photosynthétiques** ($\delta^{13}C$) **caractéristiques environnementales** -biogéographie ($\delta^{13}C$) -spécificités locales de l'habitat ($\delta^{13}C$ & $\delta^{15}N$).
Qualité nutritive (C/N)	Bonne (6,1)	Bonne (7,5)	Variable : de bonne (turf & *Halimeda* : 8,7) à mauvaise (Ochrophytes : 27,2)
Variabilité spatiale	Forte	Forte	Forte
Variabilité temporelle	Assez faible	Très faible	Assez faible

	MOP	MOS	Producteurs primaires
Contamination (éléments traces)	/	Plus forte en **éléments « miniers »** (Cr, Fe, Mn, Ni)	Plus forte en **éléments « urbains »** (Ag, Cd, Cu, Se)
Variabilité spatiale	/	Gradient côte-large **décroissant fort**	Gradient côte-large **décroissant modéré**
Variabilité temporelle	/	Faible	Assez faible

Structure du compartiment « sources » des réseaux trophiques récifo-lagonaires



CHAPITRE IV

LES CONSOMMATEURS RECIFAUX :

Invertébrés et poissons du lagon

(Photos : Jean-René Deleforterie)

IV-1 INTRODUCTION

Rôle trophique des consommateurs et complexité des réseaux trophiques récifaux

Les récifs coralliens présentent des structures complexes et offrent une grande variété d'habitats essentiels pour de nombreux organismes marins. Un lien étroit entre la complexité du biotope et l'abondance et la diversité des assemblages récifaux a notamment été démontré dans le cas des poissons (Friedlander et Parrish 1998 ; Parrish et Bolland 2004). Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie témoignent de cette richesse, avec par exemple 1 695 espèces de poissons, 1 652 espèces de mollusques, 552 espèces de brachyoures, 286 espèces d'annélides polychètes ou encore 257 espèces d'échinodermes comptabilisées lors des derniers recensements (Payri et Richer de Forges 2007 et référence incluses). Cette grande diversité d'organismes est associée à un vaste éventail de modes d'alimentation et de relations trophiques.

Chaque espèce joue un rôle particulier dans le fonctionnement des réseaux trophiques des récifs coralliens. Le zooplancton regroupe des organismes unicellulaires et pluricellulaires de tailles très diverses (de 2 µm à 20 mm) flottant et dérivant en pleine eau. Ces organismes occupent une position clé dans les réseaux trophiques car ils représentent l'un des premiers maillons des chaînes alimentaires (Vinogradov 1968 ; Roger 1973). Les organismes filtreurs et suspensivores, tels que les invertébrés fixés (mollusques bivalves, ascidies, éponges) ou les annélides polychètes, sont les principaux consommateurs des réservoirs de MO (Pfannkuche 1993 ; Salen-Picard *et al.* 2002). Les crustacés quant à eux sont généralement considérés comme des consommateurs de petits invertébrés benthiques (gastéropodes, bivalves), également capables d'adopter des régimes alimentaires charognard ou détritivore (Nicol 1932 ; Hunter 1999 ; Kyomo 1999 ; Labropoulou et Kostikas 1999 ; Goni *et al.* 2001 ; MacArthur *et al.* 2011). Ces organismes sont souvent les proies principales des prédateurs de plus hauts niveaux trophiques tels que les poissons (Bell et Harmelin-Vivien 1983 ; Harmelin-Vivien *et al.* 1989 ; Relini *et al.* 2002 ; Stergiou et Karpouzi 2001 et références incluses).

Les récifs coralliens soutiennent également des assemblages de poissons herbivores abondants et diversifiés, dominés par les Acanthuridae (« poissons-chirurgiens ») et les Scaridae (« poissons-perroquets ») (Steneck 1988 ; Horn 1989). Ils recèlent également un grand nombre de petits poissons carnivores (Apogonidae, Labridae, Nemipteridae, Gobiidae, Scorpaenidae) qui, malgré une contribution à la biomasse souvent modeste, sont néanmoins

parmi les espèces les plus abondantes dans les eaux côtières tropicales de l'Indo-Pacifique (Kulbicki *et al.* 2005). Pourtant, leurs régimes alimentaires sont pour la plupart encore peu connus (Kulbicki *et al.* 2005).

Dans les récifs coralliens, caractérisés par une très grande diversité d'espèces, les connaissances sur l'alimentation des espèces restent incomplètes et difficiles à évaluer. Or, l'étude de la position trophique des espèces est essentielle pour comprendre le fonctionnement de base des assemblages. Ces informations sont notamment largement utilisées pour les études écologiques et de modélisation, et deviennent une composante de plus en plus importante dans la gestion écologique des écosystèmes (Kulbicki *et al.* 2005). Cependant, la détermination du régime alimentaire d'un organisme peut s'avérer très complexe. En effet, le régime alimentaire de la plupart des consommateurs peut changer avec un certain nombre de facteurs, intrinsèques (la taille, le sexe, le comportement) ou extrinsèques (biotope, région) *(*Kulbicki *et al.* 2005). Par ailleurs, la compétition interspécifique, particulièrement pour les ressources alimentaires, influence la structure des communautés et modèle les interactions trophiques (Cresson 2013). La mise en place de stratégies de partage des ressources est couramment utilisée par les espèces qui occupent le même environnement, afin de limiter les effets de la compétition (Hutchinson 1957 ; Labropoulou et Kostikas 1999 ; Riera *et al.* 2000 ; Bearhop *et al.* 2004 ; Newsome *et al.* 2007 ; Rastorgueff *et al.* 2011). La capacité à disposer d'un large spectre alimentaire (l'opportunisme alimentaire ou omnivorie) ainsi qu'une plasticité trophique importante sont également des solutions pour faire face à la compétition interspécifique et pour s'adapter aux variations environnementales. Ce sont donc des aptitudes fréquemment adoptées en milieu marin, ce qui explique pourquoi beaucoup de consommateurs se nourrissent en réalité plus bas dans la chaine alimentaire que ce qui est usuellement suspecté (Pinnegar et Polunin 2000).

La plupart des relations trophiques au sein des réseaux restent encore mal identifiées (Cohen et Newman 1988). Le régime alimentaire des organismes, et en particulier des poissons, a généralement été étudié par l'analyse de leur contenus stomacaux. Cette méthode ne donne qu'une information partielle sur l'origine des sources d'aliments consommés et n'est représentative que de la nourriture ingérée par l'individu au moment de l'échantillonnage (Pinnegar et Polunin 1999). Elle ne permet de révéler qu'une partie de la dynamique des interactions trophiques (Deb 1997). Les différences dans les rapports isotopiques entre les espèces ont par conséquent été utilisées pour étudier le partage des ressources de nourriture

(Ho *et al.* 2007; Frédérich *et al.* 2009 ; Nagelkerken *et al.* 2009), ou pour démontrer une grande plasticité alimentaire chez certaines d'entre elles (Ho *et al.* 2009). La variation de signatures isotopiques entre les individus d'une même espèce peut fournir des indications sur la spécialisation alimentaire individuelle et la largeur de la niche trophique (Bearhop *et al.* 2004). Par conséquent, les réseaux trophiques et les voies de transferts d'énergie sont plus facilement identifiés par cette méthode. Toutefois, les analyses isotopiques ont été sous-utilisées dans les systèmes coralliens (Greenwood *et al.* 2010 ; Mercader 2013 ; Letourneur *et al.* 2013), par rapport à d'autres régions comme la Méditerranée (Jennings *et al.* 1997 ; Pinnegar et Polunin 2000 ; Bautista-Vega *et al.* 2008 ; Cresson *et al.* 2012).
Les quelques études réalisées dans les milieux coralliens du Pacifique se sont principalement intéressées aux poissons (Brischoux *et al.* 2011 ; Carassou *et al.* 2008 ; Dromard 2013 ; Wyatt *et al.* 2012 ; Letourneur *et al.* 2013) et assez peu de données sont disponibles sur les invertébrés récifaux (Muscatine et Kaplan 1994 ; Titlyanov *et al.* 2008 ; Mercader 2013). La diversité et la complexité des interactions spécifiques au sein de ces écosystèmes génèrent des difficultés dans l'évaluation de leurs voies énergétiques (Harmelin-Vivien 2002). Dans le cas des poissons par exemple, il est très difficile d'obtenir des informations sur l'alimentation de toutes les espèces récifales (Carassou *et al.* 2008). Or chaque espèce a son importance. La connaissance des cibles nutritionnelles des herbivores et de la vitesse à laquelle la production primaire est consommée, assimilée et transformée en production secondaire est fondamentale pour la compréhension de la dynamique trophique récifale (Steneck 1988 ; Hatcher 1990). De même, l'importance relative de la détritivorie par rapport à l'herbivorie dans les environnements coralliens est d'un intérêt considérable (Alongi 1988 ; Hatcher 1990 ; Robertson et Hatcher 1994).

Par ailleurs, les variations des réseaux trophiques ont rarement été examinées dans les récifs coralliens (Greenwood *et al.* 2010). Pourtant, la zonation marquée de la structure des communautés récifales induite par de nombreux paramètres physiques et biologiques suggère de s'y intéresser (Wyatt *et al.* 2012). En outre, la plasticité trophique est un facteur important qui peut expliquer des différences de régime alimentaire entre organismes de sites très proches (Thomas et Cahoon 1993 ; Polis et Strong 1996 ; Jennings *et al.* 1997). Comprendre la répartition spatiale des rapports isotopiques des espèces accroit la compréhension de l'architecture trophique des communautés et permet de déterminer l'origine de la matière organique (Hobson 1999 ; Melville et Connolly 2005).

Contamination des consommateurs par les éléments traces

Tous les invertébrés marins accumulent des métaux traces dans leurs tissus, que ces éléments soient ou non essentiels pour leur métabolisme (Rainbow 2002). L'exposition des organismes aux contaminants se fait à travers plusieurs voies potentielles de contamination (Luoma 1983). L'ingestion d'aliments contaminés constitue généralement la principale voie de concentration des éléments traces chez les invertébrés et les poissons (Hall *et al.* 1997 ; Wang et Fisher 1999 ; Koyama *et al.* 2000 ; Wang 2002 ; Bustamante *et al.* 2002, 2004), bien que le processus de diffusion des éléments présents dans l'eau à travers le corps des organismes soit également une voie possible (à travers les branchies ou par osmorégulation, Randall *et al.* 1998). La proportion relative de chaque voie varie avec l'espèce et la biodisponibilité relative de l'élément dans l'eau et l'alimentation (Wang et Fisher 1999 ; Rainbow et Wang 2001).

La bioaccumulation est un processus complexe, qui peut varier en fonction des spécificités des organismes (âge/taille, sexe, alimentation, habitat, Monteiro *et al.* 1991, 1992 ; Power *et al.* 2002 ; Otchere *et al.* 2003 ; Burger *et al.* 2007 ; Zizek *et al.* 2007 ; Harmelin-Vivien *et al.* 2009). Beaucoup d'éléments traces ne sont pas immédiatement éliminés ou détoxiqués, car ils sont appelés à jouer un rôle essentiel dans le métabolisme de l'organisme. Par exemple, le zinc est un élément clé pour de nombreuses enzymes comme les anhydrases carboniques ou encore le cuivre occupe une partie fonctionnelle d'une protéine respiratoire présente chez certains mollusques et arthropodes (l'hémocyanine, Rainbow 2002). Par opposition, certains éléments non-essentiels qui ne sont pas régulés par l'organisme tels que le cadmium, le plomb ou le mercure, n'ont aucune concentration minimale requise pour le métabolisme (Wright 1977 ; Jennings et Rainbow 1979 ; White et Rainbow 1982 ; Devineau et Amiard-Triquet 1985). Ils doivent être détoxiqués ou excrétés (Rainbow 2002). Différents invertébrés accumulent ces contaminants à des concentrations variables dans leurs corps (tissus et organes, Eisler 1981). Ainsi, des invertébrés vivants dans le même habitat peuvent accumuler des concentrations en éléments traces très différentes (Hare 1992 ; Phillips et Rainbow 1994), même dans des taxons apparentés, entre espèces du même genre par exemple (Moore et Rainbow 1987 ; Rainbow *et al.* 1993, 1998).

De plus en plus d'études se sont intéressées ces dernières années à la contamination des habitats ou des espèces marines de Nouvelle-Calédonie par les éléments traces (Bustamante *et al.* 2003b ; Hédouin *et al.* 2006, 2007, 2008, 2009, 2011a ; Metian *et al.* 2008a, b, 2010,

2013 ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Pernice *et al.* 2009 ; Briand *et al.* 2014 ; Bonnet *et al.* 2014). Dans la plupart des cas, ces études ont ciblé un petit nombre d'espèces pour comprendre les processus impliqués dans la bioaccumulation des contaminants et mettre en évidence le potentiel de ces bio-indicateurs dans le suivi des contaminations du milieu (les bivalves). Très peu se sont intéressées au contexte plus général de description de la contamination des réseaux trophiques (Chouvelon *et al.* 2009). Or, une évaluation complète de la contamination de l'environnement permet de mieux comprendre les mécanismes et les processus impliqués (bioaccumulation et bioamplification, Bryan 1984 ; Rainbow 1993).

IV-2 ECHANTILLONNAGE

IV-2.1 Les invertébrés récifaux

Les invertébrés récifo-lagonaires ont été collectés dans les sites du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud, à la saison chaude et à la saison fraîche (*cf.* II.1.2). La liste détaillée des organismes échantillonnés figure dans le Tableau 4.1 (photos en Annexe 4.1). Au total, 65 espèces différentes ont été identifiées, représentant quatre grands groupes taxonomiques d'invertébrés : les macro- et micro-crustacés (crabes, pagures, amphipodes, crevettes, euphausiacés, isopodes et mysidacés), les gastéropodes (cônes, cérithes, murex, nasses, nérites, planaxides, strombes, trocas et turbos), les échinodermes (astéries, échinides et ophiures) et les annélides polychètes. Dans le cas des crustacés, les gammes de tailles ont été prises en compte. Ainsi, les grands crabes (largeur de carapace > 50 mm) et les grands pagures (longueur totale > 30 mm) ont été distingués des petits crabes (< 50 mm) et des petits pagures (< 30 mm).

Le régime alimentaire présumé des organismes a également été considéré à partir des données disponibles dans la littérature, basées exclusivement sur l'analyse des contenus stomacaux (Guille *et al.* 1986 ; Salvat *et al.* 1988 ; Poupin et Juncker 2010). Ainsi, les invertébrés ont été classés selon trois principaux groupes trophiques :

- les organismes herbivores : trocas, turbos, nérites, strombes et planaxides ;
- les organismes omnivores/détritivores : crabes, pagures, cérithes et ophiures ;
- les organismes carnivores : cônes, nasses, murex, astéries et échinides.

Tableau 4.1 : Invertébrés prélevées aux sites lagonaires (récifs côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF).

Groupes	Sous-groupes	Espèces	GN						GS					
			CO1		IR1		BR1		CO2		IR2		BR2	
			SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF
Macro-crustacés	Crabes	*Atergatis cf. floridus* [b]												X
		Eriphia sebana [a]			X	X		X				X		X
		Leptodius cf. sanguineus [b]										X		
		Grapsus albolineatus [a]			X	X	X	X	X		X	X		
		Grapsus tenuicrustatus [a]		X										
		Pilumnus vespertilio [b]		X						X				
		Thalamita cf. coeruleipes [b]										X		
		Xanthias lamarckii b												X
		Crabe sp1 [b]	X											
		Crabe sp2 [b]							X					
		Crabe sp3 [b]								X				
		Crabe sp4 [b]								X				
		Crabe sp5 [b]				X								
		Crabe sp6 [b]						X						
	Pagures	*Clibanarius cf. eurysternus* [b]										X		
		Clibanarius cf. virescens [b]				X				X				
		Dardanus scutellatus [a]			X						X			
		Dardanus cf. setifer [a]				X								
		Dardanus lagopodes [a]	X											X
		Dardanus sp. [a]										X		
		Petrolisthes lamarckii [b]			X					X	X			
		Pagure sp2 [b]						X						
		Pagure sp3 [b]						X						
		Pagure sp4 [b]										X		
Micro-crustacés	Amphipodes								X	X		X		
	Crevettes			X	X									
	Euphausiacés											X		
	Isopodes					X		X		X		X		X
	Mysidacés											X		
Gastéropodes	Cônes	*Conus virgo*					X							
		Conus cf. chaldaeus												X
		Conus cf. marmoreus	X							X		X		
	Cérithes	*Clypeomorus batillariaeformis*			X									

		Clypeomorus brevis			X	X			X	X		X	
		Cerithidae sp2											X
		Cerithidae sp3			X								
	Murex	*Pascula ochrostoma*				X			X	X			X
		Morula granulata				X			X	X		X	X
		Menathais tuberosa									X	X	
	Nasses	*Nassarius albescens*			X				X				
		Nassarius gaudiosus										X	
		Nassarius sp1											X
	Nérites	*Nerita albicilla*		X		X		X		X	X	X	
		Nerita plicata				X	X	X			X	X	
		Nerita sp1			X								
		Nerita sp3			X								
		Nerita sp5										X	
		Nerita sp6								X			
	Planaxidae	*Planaxis sulcatus*		X		X			X	X	X	X	
	Strombe	*Conomurex luhuanus*						X					X
		Strombus sp1			X								
	Trocas	*Tectus niloticus*	X	X	X			X	X		X	X	
		Trochus sp2											X
	Turbos	*Lunella cinerea*		X	X	X				X		X	
Echinodermes	Astéries	*Cistina cf. columbiae*										X	
		Echinaster luzonicus									X		
		Fromia milleporella			X								
		Fromia cf. monilis								X			
		Gomophia egyptiaca							X				
		Nardoa novaecaledoniae	X	X		X	X						
	Echinides	*Echinometra mathaei*	X		X		X	X					X
		Parasalenia gratiosa	X						X				
	Ophiures	*Ophiocoma erinaceus*						X			X		
		Ophiures spp.				X				X		X	
Annélides	Polychètes				X							X	

Note :

[a] *grands crustacés ; grands crabes (largeur de carapace > 50 mm) et grands pagures (longueur totale > 30 mm) ;*

[b] *petits crustacés ; petites crabes (< 50 mm) et petits pagures (< 30 mm)*

Le manque d'informations détaillées sur l'alimentation des invertébrés ne permet pas de les classer plus précisément. Par ailleurs, compte tenu de leur identification délicate, les micro-crustacés et les annélides polychètes n'ont pu être classés dans aucun groupe trophique en particulier. Le placement des échinides dans le groupe des carnivores est également à noter, puisque ces invertébrés sont généralement considérés comme des herbivores. L'attribution de ce groupe s'est faite sur la base d'une étude bibliographique (Guille *et al.* 1986) soulignant les tendances alimentaires plutôt carnivores des deux espèces échantillonnées, comme cela a également été mis en évidence chez d'autres espèces (Wangensteen *et al.* 2011 et références incluses).

IV-2.2 Les poissons récifaux

Les poissons récifaux pouvant constituer des proies potentielles ont été également pris en compte dans l'architecture des réseaux trophiques aboutissant aux anguilliformes. Les poissons ont été récoltés lors d'une campagne d'échantillonnage contemporaine à cette étude, en été 2011 (*cf.* II-2.2). Les espèces ciblées ont toutes été prélevées dans la zone du Grand Nouméa, selon un gradient côte-large.
Parmi la liste des poissons échantillonnés, 16 familles (34 genres, 61 espèces) ont été retenues comme pouvant faire partie des proies potentielles des poissons anguilliformes (Tab. 4.2 et photos en Annexe 4.2): les Acanthuridae, les Apogonidae, les Blenniidae, les Chaetodontidae, les Cirrhitidae, les Labridae, les Monacanthidae, les Opistognathidae, les Pinguipedidae, les Platycephalidae, les Pomacanthidae, les Pomacentridae, les Pseudochromidae, les Scaridae, les Scorpaenidae et les Tetraodontidae.

Les poissons ont été classés selon sept catégories trophiques proposées par Kulbicki en 1997: microherbivores, macroherbivores, microcarnivores, macrocarnivores, corallivores, zooplanctonophages et piscivores. Le régime alimentaire de ces poissons a été déterminé par de nombreux auteurs *via* l'analyse de leurs contenus stomacaux. Une étude bibliographique et des données disponibles sur Fishbase ont complété ces informations.

Des données isotopiques ont été obtenues à partir de ces poissons. En revanche aucune analyse de contaminant n'a été réalisée sur ces échantillons et c'est pourquoi les résultats présentant la contamination des consommateurs par les éléments traces ne concernent que les invertébrés récifaux.

Tableau 4.2 : Poissons récifaux prélevées aux sites récifaux (côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN), en été 2010. La gamme de taille des individus échantillonnés est donnée pour chaque espèce (LT, en mm).

Famille	Espèce	**Taille** (min-max)	CO	IR	BR
Acanthuridae	*Ctenochaetus striatus*	163 - 198			X
	Zebrasoma scopas	95 - 136			X
Apogonidae	*Apogon crassiceps*	35 - 42	X		
	Apogon doryssa	36 - 47			X
	Apogon trimaculatus	85-155	X		
	Apogon sp.	65-95	X		X
	Archamia fucata	73 - 80	X		
	Cheilodipterus artus	65 - 165	X		X
	Cheilodipterus quinquelineatus	65 - 76	X		
	Cheilodipterus singapurensis	95 - 104			X
	Fowleria variegata	53 - 67	X		
	Ostorhinchus angustatus	70 - 82			X
	Ostorhinchus compressus	68 - 104	X		
	Ostorhinchus cooki	60 - 65	X		
	Ostorhinchus doderleini	60 - 80	X	X	
	Ostorhinchus norfolkensis	65 - 102			X
	Ostorhinchus rubrimacula	50 - 55	X		
	Pristiapogon exostigma	67 - 107			X
Blenniidae	*Cirripectes castaneus*	74 - 95			X
	Cirripectes stigmaticus	68 - 122			X
Chaetodontidae	*Chaetodon flavirostris*	87 - 105	X		
	Chaetodon lunulatus	118			X
	Chaetodon pelewensis	96			X
	Chaetodon speculum	97 - 120	X	X	
	Chaetodon vagabundus	95	X		
	Heniochus singularius	150-160	X		
Cirrhitidae	*Paracirrhites forsteri*	68			X
Labridae	*Cheilinus chlorourus*	139		X	
	Choerodon graphicus	65-125	X		
	Hemigymnus melapterus	240	X		
	Thalassoma lutescens	60 - 134			X
Monacanthidae	*Oxymonacanthus longirostris*	80 - 87			X
Opistognathidae	*Opistognathus* sp.	42-59	X		
Pinguipedidae	*Parapercis australis*	50 - 52	X		
	Parapercis hexophthalma	172			X
Platycephalidae	*Thysanophrys chiltonae*	182 - 183			X
Pomacanthidae	*Centropyge bispinosus*	55-102			X
	Centropyge flavissimus	78			X
	Centropyge tibicen	47-106		X	
Pomacentridae	*Abudefduf sexfasciatus*	120-135			X

	Amphiprion akyndinos	63 - 72			X
	Chromis chrysura	80-110			X
	Chromis margaretifer	64-65			X
	Chromis vanderbuilti	47-51			X
	Chrysiptera rex	61 - 74			X
	Dascyllus aruanus	45-55		X	
	Neopomacentrus azysron	45-63	X		
	Neopomacentrus nemurus	62-72	X		
	Plectroglyphidodon dickii	86			X
	Pomacentrus adelus	70 - 80	X		
	Pomacentrus moluccensis	35 - 78	X	X	X
	Pomacentrus nagasakiensis	80 - 85	X		
	Pomacentrus philippinus	90 - 110			X
	Pomacentrus vaiuli	78 - 95			X
	Stegastes fasciolatus	102 - 110			X
	Stegastes nigricans	105 - 130			X
Pseudochromidae	*Cypho purpurascens*	64 - 70			X
Scaridae	*Scarus schlegeli*	105 - 150			X
Scorpaenidae	*Scorpaenodes guamensis*	70 - 76			X
Tetraodontidae	*Canthigaster janthinoptera*	46-50			X
	Canthigaster valentini	62-80			X

IV-3 RESULTATS

IV-3.1 Caractérisation trophique des invertébrés récifaux

IV-3.1.a Signatures isotopiques et groupes trophiques

Les invertébrés des écosystèmes récifo-lagonaires couvrent une large gamme de signatures isotopiques en carbone et en azote, avec un $\delta^{13}C$ variant de -20,08 à -5,68 ‰ et un $\delta^{15}N$ variant de 1,15 à 9,47 ‰ (Fig. 4.1 et Tab. 4.3 à 4.5). Cette amplitude de signatures isotopiques se retrouve au sein de chaque groupe taxonomique étudié, que ce soit chez les crustacés, les gastéropodes, les échinodermes ou les annélides. Les quatre groupes taxonomiques d'invertébrés ne présentent que peu de différences de signatures isotopiques moyennes. Les valeurs de $\delta^{13}C$ des crustacés (-11,53 ± 3,10 ‰), des échinodermes (-11,05 ± 2,40 ‰) et des annélides (-12,90 ± 1,37 ‰) ne sont pas significativement différentes, tandis que le $\delta^{13}C$ des gastéropodes (-10,60 ± 1,74 ‰) est légèrement plus fort que celui des crustacés et des annélides (ANOVA, $p < 0,05$). Les signatures en azote des crustacés, gastéropodes et annélides (5,25 ± 1,66 ‰, 5,01 ± 1,71 ‰ et 5,76 ± 1,87 ‰, respectivement) ne se différencient pas, alors que les échinodermes révèlent un $\delta^{15}N$ de 6,83 ± 0,88 ‰, significativement plus fort que celui des crustacés et des gastéropodes (ANOVA, $p < 0,001$).

Au sein de chaque groupe taxonomique, les compositions isotopiques moyennes varient selon les organismes et sont plus ou moins différentiables (Fig. 4.1 et Tab. 4.3 à 4.5). Parmi les crustacés, les micro-crustacés sont significativement les plus appauvris en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -15,10 ± 2,70 ‰) et les grands crabes les plus enrichis en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -8,55 ± 0,96 ‰), avec des valeurs intermédiaires pour les autres taxons (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 4.1 et Tab. 4.3). En termes d'azote, les micro-crustacés sont significativement les plus appauvris en ^{15}N ($\delta^{15}N$ de 4,33 ± 1,66 ‰) et les petits crabes les plus enrichis en ^{15}N ($\delta^{15}N$ moyen de 6,54 ± 1,76 ‰), avec des valeurs intermédiaires pour les autres taxons (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 4.1 et Tab. 4.3). Au sein des gastéropodes, le turbo *Lunella cinerea* est appauvri en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -12,28 ± 2,40 ‰) et les cônes sont les plus enrichis en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -9,65 ± 1,56 ‰), bien que leur signature ne soit pas significativement différentes l'une de l'autre, ni des autres taxons (ANOVA, $p > 0,05$ - Fig. 4.1 et Tab. 4.4). En revanche, les signatures en azote des gastéropodes se distinguent significativement, séparant les strombes les plus appauvris en ^{15}N

($\delta^{15}N$ de 3,04 ± 0,81 ‰) des murex les plus enrichis en ^{15}N ($\delta^{15}N$ de 7,08 ± 1,14 ‰) par les autres organismes de valeurs intermédiaires. Les échinodermes, enfin, présentent des valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ non différentes statistiquement entre les astéries, les échinides et les ophiures (ANOVA, $p > 0,05$ - Fig. 4.1 et Tab. 4.5).

Globalement, peu de différences sont mises en évidence entre les signatures en carbone des invertébrés, et seules les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus extrêmes se distinguent significativement (faible valeur pour les micro-crustacés et forte valeur pour les grands crabes, Fig. 4.1). Le $\delta^{15}N$ permet une meilleure discrimination, mettant en évidence trois principaux groupes d'invertébrés : les organismes les plus appauvris en ^{15}N (strombes, micro-crustacés et turbos), ceux dont les valeurs sont intermédiaires (cérithes et polychètes) et les organismes les plus enrichis en ^{13}C (petits crabes, cônes et murex).

Les analyses soulignent également la variabilité des signatures isotopiques des invertébrés en fonction de leur groupe trophique. Les herbivores (trocas, turbos, nérites, strombes et planaxides), les omnivores/détritivores (crabes, pagures, cérithes et ophiures) et les carnivores (cônes, nasses, murex, astéries et échinides) présentent des valeurs en $\delta^{13}C$ relativement proches (-11,00 ± 1,87 ‰, -10,18 ± 1,91 ‰ et -10,74 ± 2,18 ‰, respectivement), bien que les herbivores se distinguent significativement des omnivores (ANOVA, $p < 0,01$ - Fig. 4.2). En revanche, les trois groupes trophiques montrent des signatures en azote significativement différentes (ANOVA, $p < 0,001$ - Fig. 4.2), des valeurs de $\delta^{15}N$ les plus faibles pour les herbivores (4,20 ± 1,29 ‰) aux valeurs les plus fortes pour les carnivores (6,90 ± 1,09 ‰), avec des valeurs intermédiaires pour les omnivores (5,65 ± 1,43 ‰). Il est important de noter que ces résultats ne prennent pas en compte les micro-crustacés (amphipodes, crevette, euphausiacés, isopodes, mysidacés) et les annélides polychètes, pour lesquels aucune catégorie trophique particulière n'a été attribuée.

Dans un même sous-groupe taxonomique (crabe, astérie, cône), la variabilité inter-spécifique des signatures isotopiques, qui jusqu'ici n'a pas été prise en compte, peut s'avérer importante. Des analyses de classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisées pour chaque grand groupe taxonomique ont permis d'examiner et d'intégrer ces différences entre espèces, en associant ou séparant celles-ci en fonction de leurs signatures isotopiques en carbone et en azote (Annexe 4.3 à 4.5). Ainsi 31 groupes d'invertébrés ont été proposés :

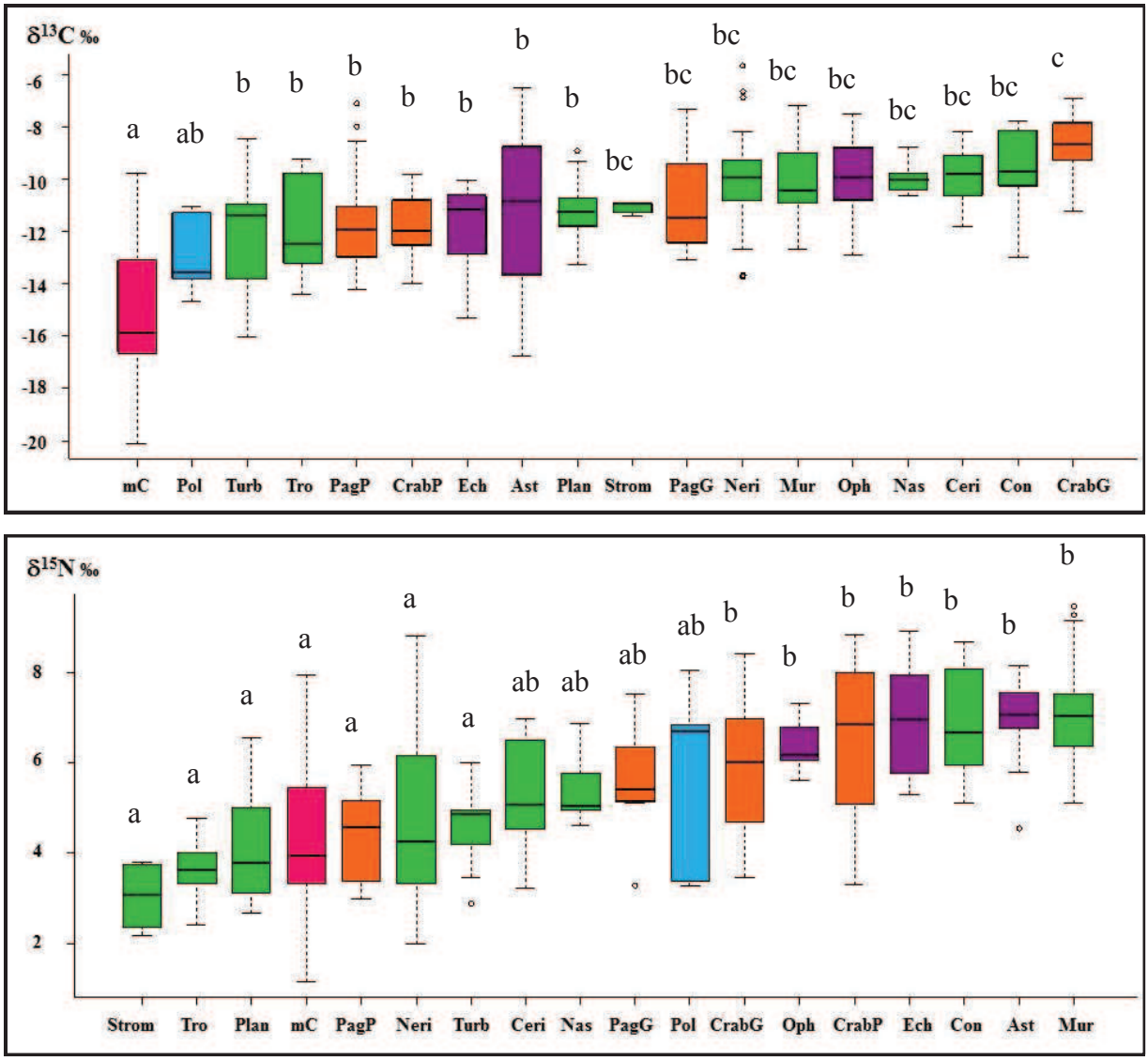


Figure 4.1 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différents groupes taxonomiques d'invertébrés : grands crabes (CrabG), petits crabes (CrabP), grands pagures (PagG), petits pagures (PagP), micro-crustacés (mCru), cônes (Con), cérithes (Ceri), murex (Mur), nasses (Nas), nérites (Neri), planaxides (Plan), strombes (Strom), trocas (Tro), turbos (Turb), astéries (Ast), échinides (Ech), ophiures (Oph) et annélides polychètes (Pol). Les différences significatives de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0{,}001$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes s'apparentent au premier et troisième quartile, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les points exotiques.*

Tableau 4.3 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des crustacés échantillonnés. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf. Annexe 4.3*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N	GT	N
Grand crabes		**-8,55 ± 0,96**	**5,91 ± 1,38**	**3,28 ± 0,09**	**O**	***36***
Eriphia sebana	1.3	-8,04 ± 0,48	7,34 ± 0,76	3,22 ± 0,06	O	*12*
Grapsus albolineatus	1.3	-8,68 ± 1,04	5,07 ± 1,02	3,32 ± 0,08	O	*21*
Grapsus tenuicrustatus	1.3	-9,76 ± 0,05	6,05 ± 0,13	3,33 ± 0,03	nd	*3*
Petits crabes		**-11,73 ± 1,26**	**6,54 ± 1,76**	**3,76 ± 0,47**	**O**	***16***
Leptodius cf. sanguineus	1.1	-10,37	8,84	3,42	O	*1*
Pilumnus vespertilio	2.3	-12,40 ± 0,58	5,71 ± 1,00	4,03 ± 0,14	O	*4*
Thalamita cf. coeruleipes	2.2	-11,21	5,21	4,20	nd	*1*
crabe sp1	2.2	-12,37	4,52	3,81	nd	*1*
crabe sp2	2.2	-12,18	3,30	4,11	nd	*1*
crabe sp3	2.3	-13,98	4,57	4,33	nd	*1*
crabe sp4	2.3	-13,15	6,31	4,61	nd	*1*
crabe sp5	1.1	-10,77 ± 1,60	8,15 ± 0,29	3,26 ± 0,05	nd	*3*
crabe sp6	1.1	-10,85 ± 0,71	7,91 ± 0,18	3,28 ± 0,01	nd	*3*
Grands pagures		**-10,91 ± 2,01**	**5,61 ± 1,20**	**3,69 ± 0,36**	**O/D**	***9***
Dardanus lagopodes	2.3	-12,36 ± 0,37	6,13 ± 0,76	3,42 ± 0,02	O/D	*3*
Dardanus scutellatus	1.3	-9,14 ± 1,77	5,91 ± 1,09	4,00 ± 0,32	nd	*4*
Dardanus cf. setifer	2.3	-13,07	5,14	3,33	nd	*1*
Dardanus sp.	1.2	-9,71	3,28	3,96	nd	*1*
Petits pagures		**-11,76 ± 1,98**	**4,44 ± 1,01**	**4,15 ± 0,26**	**O/D**	***23***
Clibanarius cf. eurysternus	2.3	-13,89 ± 0,10	4,71 ± 0,19	4,25 ± 0,21	nd	*3*
Clibanarius virescens	2.2	-11,66 ± 0,60	4,23 ± 0,84	4,15 ± 0,11	nd	*6*
Petrolisthes lamarcki	2.2	-12,48 ± 1,28	4,94 ± 1,05	4,01 ± 0,19	nd	*6*
pagure sp2	1.2	-10,52 ± 2,74	3,13 ± 0,01	4,04 ± 0,13	nd	*2*
pagure sp3	1.2	-7,99 ± 0,89	3,45 ± 0,60	4,00 ± 0,31	nd	*3*
pagure sp4	2.3	-12,95 ± 0,10	5,63 ± 0,42	4,50 ± 0,43	nd	*3*
Micro-crustacés		**-15,10 ± 2,70**	**4,33 ± 1,66**	**5,54 ± 1,32**	**nd**	***31***
Amphipodes	2.1	-15,56 ± 1,48	2,97 ± 0,97	5,40 ± 0,44	nd	*12*
Crevettes	2.1	-15,96 ± 2,36	5,68 ± 1,14	4,46 ± 0,33	nd	*4*
Euphausiacées	2.1	-16,29	4,85	4,18	nd	*1*
Isopodes	2.3	-12,20 ± 2,31	5,55 ± 1,56	6,86 ± 1,82	nd	*8*
Mysidacées	2.1	-17,81 ± 2,08	4,24 ± 1,20	4,88 ± 0,43	nd	*5*

Note : O = omnivore ; D = détritivore.

Tableau 4.4 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des molllusques gatéropodes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf. Annexe 4.4*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N	GT	N
Cônes		**-9,65 ± 1,56**	**6,92 ± 1,25**	**3,98 ± 0,36**	**C**	***10***
Conus marmoreus	1.3	-9,38 ± 1,83	7,49 ± 1,03	3,94 ± 0,39	nd	*7*
Conus virgo	1.1	-10,30 ± 0,11	5,61 ± 0,44	4,07 ± 0,33	nd	*3*
Cérithes		**-9,87 ± 1,03**	**5,23 ± 1,28**	**3,62 ± 0,13**	**O**	***18***
Clypeomorus batillariaeformis	2.2	-9,41 ± 0,23	3,31 ± 0,07	3,62 ± 0,07	nd	*3*
Clypeomorus brevis	1.1	-9,97 ± 1,15	5,59 ± 1,04	3,62 ± 0,14	nd	*14*
Cerithidae sp3	1.2	-9,88	6,02	3,50	nd	*1*
Murex		**-10,07 ± 1,38**	**7,08 ± 1,14**	**3,50 ± 0,28**	**C**	***22***
Pascula ochrostoma	1.3	-11,32 ± 0,80	7,64 ± 0,83	3,39 ± 0,18	nd	*6*
Morula granulata	1.2	-10,19 ± 1,09	6,30 ± 0,72	3,40 ± 0,07	nd	*10*
Menathais tuberosa	1.3	-8,61 ± 0,86	7,83 ± 1,24	3,79 ± 0,40	nd	*6*
Nasses		**-9,93 ± 0,73**	**5,45 ± 0,90**	**3,57 ± 0,13**	**C**	***5***
Nassarius albescens	1.1	-10,21 ± 0,40	5,37 ± 1,02	3,58 ± 0,15	nd	*4*
Nassarius gaudiosus	1.2	-8,79	5,77	3,51	nd	*1*
Nérites		**-10,09 ± 1,67**	**4,61 ± 1,71**	**3,60 ± 0,36**	**H**	***40***
Nerita albicilla	1.1	-9,97 ± 1,39	4,99 ± 1,07	3,48 ± 0,12	nd	*16*
Nerita plicata	2.1	-11,18 ± 1,40	4,56 ± 2,22	3,63 ± 0,09	nd	*14*
Nerita sp1	2.2	-6,86 ± 1,27	2,17 ± 0,16	4,24 ± 1,27	nd	*3*
Nerita sp3	2.2	-9,55	3,11	3,58	nd	*1*
Nerita sp5	1.2	-9,50 ± 0,67	6,35 ± 0,16	3,54 ± 0,16	nd	*3*
Nerita sp6	2.2	-9,72 ± 0,54	4,04 ± 0,08	3,46 ± 0,10	nd	*3*
Planaxides *(Planaxis sulcatus)*	2.1	**-11,19 ± 1,08**	**4,17 ± 1,18**	**3,74 ± 0,18**	**H**	***18***
Strombes		**-11,11 ± 0,21**	**3,04 ± 0,81**	**3,35 ± 0,12**	**H**	***4***
Conomurex luhuanus	2.1	-11,15 ± 0,24	3,33 ± 0,70	3,31 ± 0,10	H	*3*
Strombus sp1	2.2	-10,99	2,19	3,49	nd	*1*
Trocas *(Tectus niloticus)*	2.1	**-11,89 ± 1,82**	**3,64 ± 0,54**	**3,15 ± 0,06**	**H**	***21***
Turbos *(Lunella cinerea)*	2.1	**-12,28 ± 2,40**	**4,64 ± 0,94**	**3,32 ± 0,11**	**H**	***11***

Note : H = herbivore ; O = omnivore ; C = carnivore.

Tableau 4.5 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des échinodermes et annélides polychètes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf. Annexe 4.5*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N	GT	N
Astéries		**-11,28 ± 2,99**	**6,99 ± 0,78**	**3,95 ± 1,38**	**C**	***28***
Cistina cf. columbiae	2.3	-8,80 ± 0,43	7,04 ± 0,48	5,96 ± 1,87	nd	*4*
Echinaster luzonicus	2.2	-11,43 ± 1,38	7,30 ± 0,27	3,13 ± 0,03	C	*3*
Fromia cf. milleporella	2.1	-6,89 ± 0,51	5,18 ± 0,88	3,11 ± 0,14	nd	*2*
Fromia cf. monilis	1.1	-15,18 ± 0,55	7,00 ± 0,42	3,80 ± 0,08	nd	*3*
Gomophia egyptiaca	1.1	-14,41 ± 0,85	7,13 ± 0,14	3,45 ± 0,26	nd	*3*
Nardoa novaecaledoniae	2.2	-11,36 ± 2,93	7,15 ± 0,78	3,77 ± 1,22	C	*13*
Echinides		**-11,72 ± 1,56**	**6,92 ± 1,21**	**3,45 ± 0,12**	**C**	***16***
Echinometra mathaei	2.2	-10,93 ± 0,65	6,89 ± 1,34	3,41 ± 0,08	C	*12*
Parasalenia gratiosa	1.1	-14,08 ± 0,88	7,02 ± 0,87	3,58 ± 0,13	C	*4*
Ophiures		**-9,96 ± 1,59**	**6,42 ± 0,49**	**3,69 ± 0,28**	**D**	***15***
Ophiocoma erinaceus	2.3	-10,31 ± 2,35	6,59 ± 0,61	3,60 ± 0,25	nd	*6*
Ophiures spp.	2.3	-9,73 ± 0,90	6,31 ± 0,39	3,75 ± 0,30	nd	*9*
Polychètes		**-12,91 ± 1,37**	**5,76 ± 1,87**	**4,43 ± 0,11**	nd	***9***

Note : D = détritivore ; C = carnivore.

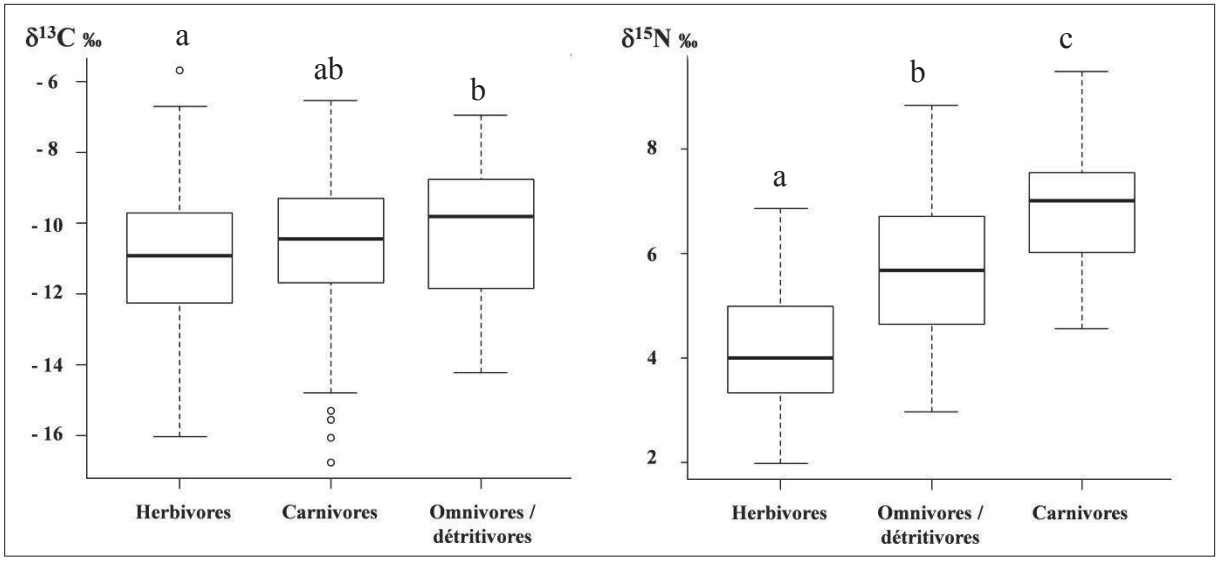


Figure 4.2 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, gauche) et en azote ($\delta^{15}N$, droite) des trois principaux groupes trophiques d'invertébrés: les organismes herbivores, omnivores/détritivores et carnivores. Les différences significativement de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,05$). *(Explications des boxplots cf. Fig.4.1).*

- 12 groupes au sein des crustacés (Tab. 4.3 et 4.6) : grands crabes (*Grapsus albolineatus*, *G. tenuicrustatus*, *Eriphia sebana*), petits crabes 1 (*Leptodius cf. sanguineus*, crabe sp5, crabe sp6), petits crabes 2 (*Pilumnus vespertilio*, *Thalamita cf. coeruleipes*, crabe sp1, crabe sp2, crabe sp3, crabe sp4), grands pagures 1 (*Dardanus scutellatus*, *Dardanus* sp.), grands pagures 2 (*D. lagopodes*, *Dardanus cf. setifer*), petits pagures 1 (pagure sp2, sp3), petits pagures 2 (*Clibanarius cf. eurysternus*, *C. virescens*, *Petrolisthes lamarcki,* pagure sp4), amphipodes, crevettes, euphausiacés, mysidacés et isopodes ;
- 12 groupes de gastéropodes (Tab. 4.4 et 4.6) : cônes (*Conus marmoreus* et *C. virgo*), cérithes 1 (*Clypeomorus brevis* et cerithidae sp3), cérithes 2 (*C. batillariaeformis*), Turbos (*Lunella cinerea*), murex (*Pascula ochrostoma*, *Morula granulata*, *Menathais tuberosa*), Nasses (*Nassarius albescens* et *N. gaudiosus*), nérites 1 (*Nerita albicilla* et nérite sp5), nérites 2 (*N. plicata*), nérites 3 (*Nerita* sp1, sp3 et sp6), Planaxides (*Planaxis sulcatus*), Strombes (*Conomurex luhuanus*, *Strombus* sp1), Trocas (*Tectus niloticus*) ;
- 6 groupes au sein des échinodermes (Tab. 4.5 et 4.6) : Astéries 1 (*Fromia cf. monilis* et *Gomophia egyptiaca*), Astéries 2 (*Cistina cf. columbinae*, *Echinaster luzonicus*, *Nardoa novaecaledonia*), Astéries 3 (*F. cf. milleporella*), Echinides 1 (*Parasalenia gratiosa*), Echinides 2 (*Echinometra mathaei*) et les Ophiures (*Ophiocoma erinaceus* et Ophiures spp.).
- 1 groupe d'annélides polychètes (Tab. 4.5 et 4.6).

Dans le cas des « micro-crustacés », les analyses hiérarchiques ont mis en avant la différence de $\delta^{13}C$ évidente entre les isopodes et le reste des organismes (amphipodes, crevettes, euphausiacés et mysidacés), regroupant ainsi ces derniers dans un même groupe. Cependant, compte tenu de la faible valeur de $\delta^{15}N$ des amphipodes et des signatures très appauvris en carbone de ces invertébrés par rapport aux autres, ils ont été considérés de manière séparés délibérément.

A partir des 31 groupes, quatre principaux ensembles d'invertébrés des écosystèmes récifo-lagonaires émergent (Fig. 4.3 et Annexe 4.6) :

- **groupe 1**, caractérisé par des valeurs de $\delta^{13}C$ élevées et des valeurs de $\delta^{15}N$ faibles à intermédiaires, et constitué des cérithes (Ceri1 et Ceri2), des nasses (Nas), des grands crabes (CrabG), de certaines espèces de nérites (Neri 1 et Neri3), de petits pagures (PagP1) et grands pagures (PagG1) et d'une espèce d'astérie (Ast3) ;

- **groupe 2**, caractérisé par des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ élevées, et constitué des murex (Mur), des cônes (Con), de certains petits crabes (CrabP1) et d'un grand nombre d' échinodermes (Ast2, Ech2, Oph).
- **groupe 3**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ intermédiaires et de valeurs en $\delta^{15}N$ faibles à moyennes, et constitué des strombes (Strom), des trocas (Tro), des planaxides (Plan), des turbos (Turb), de certaines espèces de nérites (Neri2), de petits et grands pagures (PagP2 et PagG2), de petits crabes (CrabP2), de micro-crustacés sédimentaires (Iso) et des annélides polychètes (Pol) ;
- **groupe 4**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ faibles et constitué de micro-crustacés zooplanctoniques (Amph, Mys, Euph, Crev) et de quelques espèces d'échinodermes (Ast1 et Ech1).

La distinction de ces groupes repose principalement sur la valeur de leur signature en carbone. Cependant, une classification plus fine des invertébrés en sous-groupes permet de les séparer également selon leur signature en azote (Fig. 4.3). Après croisement des informations, la cohérence entre ces valeurs de $\delta^{15}N$ et le régime alimentaire supposé des organismes s'avère être plus ou moins bonne. Les organismes appartenant aux groupes trophiques les plus éloignés sont globalement bien discriminés, formant des sous-groupes nettement distincts (les strombes, trocas, planaxides et nérites3 appartenant aux herbivores *vs.* les astéries1 et astéries2 appartenant aux carnivores). En revanche, les organismes ayant des régimes alimentaires plus généralistes tels que les omnivores et les détritivores, ne sont pas clairement discriminés, étant tantôt associés aux herbivores, tantôt aux carnivores ; ce qui est finalement assez logique. Ces cas de mauvais couplages entre données isotopiques et groupes trophiques mettent donc l'accent sur une classification erronée de certains organismes dès le départ : les postulats trophiques basés uniquement sur l'analyse des contenus stomacaux des espèces appartenant aux groupes CrabP1, Nas, Neri1, Ceri2 et PagP1, Ast3 doivent visiblement être revisités ou approfondis (Fig. 4.3). Mais les isotopes stables permettent également de confirmer des hypothèses incertaines, telles que le régime alimentaire à tendance carnivore suspecté chez les deux espèces d'échinides, *Echinometra mathaei* et *Parasalenia gratiosa*.

Tableau 4.6 : Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des invertébrés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (CAH, *cf.* Annexe 4.6), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Groupe	Code	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	GT	*N*
Grand crabes	CrabG	2.3	**-8,55** ± 0,96	**5,91** ± 1,38	O/D	*36*
Petits crabes 1	CrabP1	1.2	**-10,75** ± 1,03	**8,15** ± 0,38	O/D	*7*
Petits crabes 2	CrabP2	3.2	**-12,50** ± 0,83	**5,13** ± 1,10	O/D	*9*
Grands pagures 1	PagG1	2.2	**-9,29** ± 1,47	**5,39** ± 1,51	O/D	*5*
Grands pagures 2	PagG2	3.3	**-12,54** ± 0,47	**5,88** ± 0,8	O/D	*4*
Petits pagures 1	PagP1	2.1	**-9,00** ± 2,04	**3,32** ± 0,46	O/D	*5*
Petits pagures 2	PagP2	3.2	**-12,52** ± 1,10	**4,77** ± 0,88	O/D	*18*
Amphipodes	Amph	4.2	**-15,56** ± 1,48	**2,97** ± 0,97		*12*
Crevettes	Crev	4.2	**-15,96** ± 2,36	**5,68** ± 1,14		*4*
Euphausiacés	Euph	4.2	**-16,29**	**4,85**		*1*
Mysidacés	Mys	4.2	**-17,81** ± 2,08	**4,24** ± 1,20		*5*
Isopodes	Iso	3.3	**-12,20** ± 2,31	**5,55** ± 1,56		*8*
Cônes	Con	1.1	**-9,65** ± 1,56	**6,92** ± 1,25	C	*10*
Cérithes 1	Ceri1	2.2	**-9,42** ± 0,24	**3,31** ± 0,07	O/D	*3*
Cérithes 2	Ceri2	2.1	**-9,97** ± 1,11	**5,62** ± 1,01	O/D	*15*
Turbos	Turb	3.2	**-12,28** ± 2,4	**4,64** ± 0,94	H	*11*
Murex	Mur	1.1	**-10,07** ± 1,38	**7,08** ± 1,14	C	*22*
Nasses	Nas	2.2	**-9,93** ± 0,73	**5,45** ± 0,9	C	*5*
Nérites 1	Neri1	2.2	**-9,89** ± 1,3	**5,21** ± 1,1	H	*19*
Nérites 2	Neri2	3.1	**-11,18** ± 1,4	**4,56** ± 2,22	H	*14*
Nérites 3	Neri3	2.1	**-8,47** ± 1,71	**3,10** ± 0,94	H	*7*
Planaxides	Plan	3.1	**-11,19** ± 1,08	**4,17** ± 1,18	H	*18*
Strombes	Strom	3.1	**-11,11** ± 0,21	**3,04** ± 0,81	H	*4*
Trocas	Tro	3.1	**-11,89** ± 1,82	**3,64** ± 0,54	H	*21*
Astérides 1	Ast1	4.1	**-14,72** ± 0,78	**7,07** ± 0,29	C	*6*
Astérides 2	Ast2	1.2	**-10,83** ± 2,58	**7,15** ± 0,66	C	*20*
Astérides 3	Ast3	2.3	**-6,89** ± 0,51	**5,18** ± 0,88	C	*2*
Echinides 1	Ech1	4.1	**-14,08** ± 0,88	**7,02** ± 0,87	C	*4*
Echinides 2	Ech2	1.2	**-10,93** ± 0,65	**6,89** ± 1,34	C	*12*
Ophiures	Oph	1.1	**-9,96** ± 1,59	**6,42** ± 0,49	O/D	*15*
Polychètes	Pol	3.3	**-12,91** ± 1,37	**5,76** ± 1,87		*9*

Note : H = herbivore ; D = détritivore ; O = omnivore ; C = carnivore.

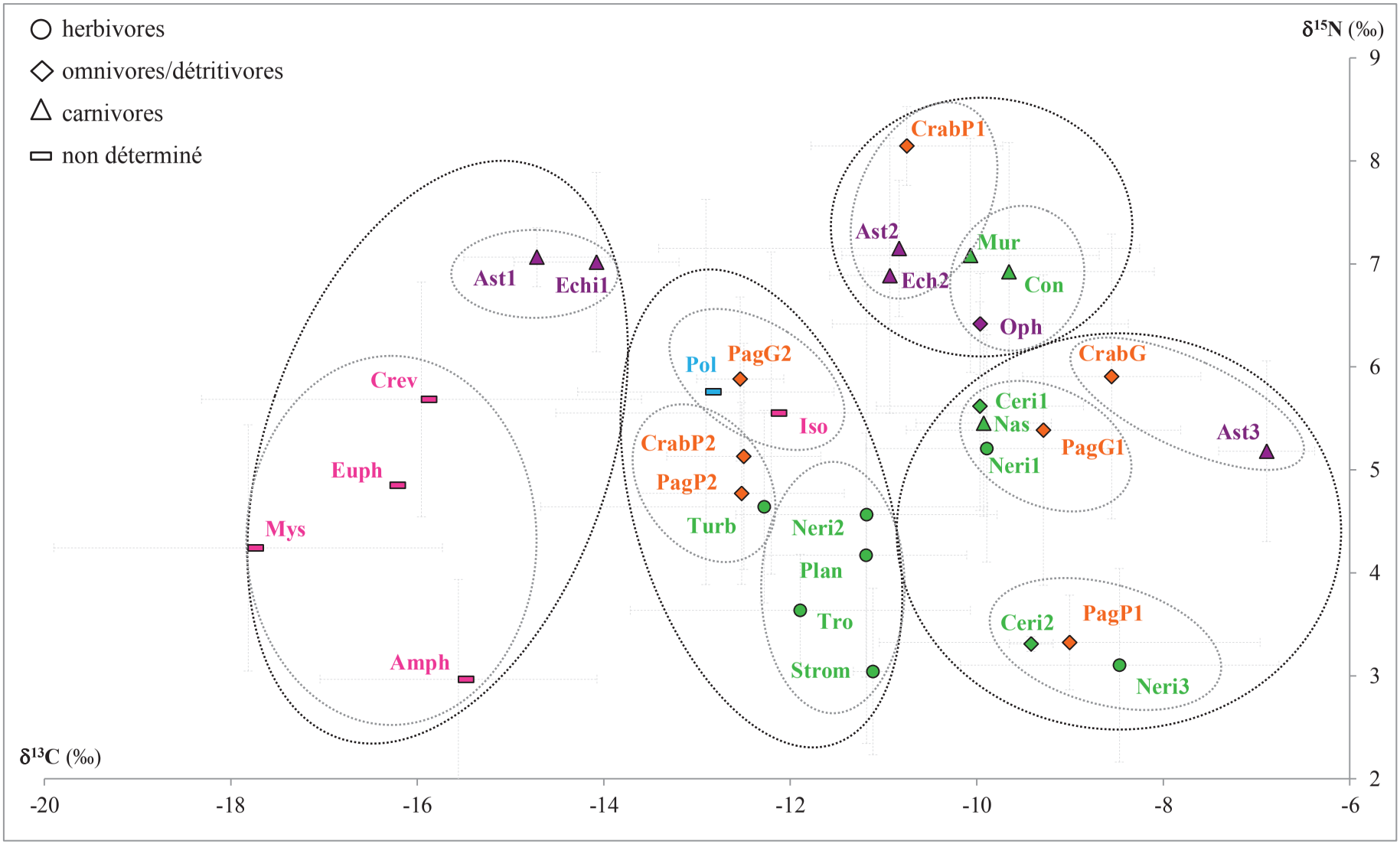


Figure 4.3 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des invertébrés : les macro-crustacés (rouge), les micro-crustacés (orange), les gastéropodes (vert), les échinodermes (violet), et les annélides polychètes (jaune). Les trois groupes trophiques (herbivores, omnivores/détritivores et carnivores) sont symbolisés sur le graphique. Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes d'invertébrés obtenus pas les analyses CAH *(cf. Tab. 4.6)*.

IV-3.1.b Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques

Les analyses spatiales et temporelles ont été testées sur 15 espèces présentes dans au moins deux à trois sites lagonaires et sur 11 espèces échantillonnées au deux saisons (chaude et fraîche) sur un même site. Les résultats mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle des signatures isotopiques des invertébrés dans les écosystèmes récifo-lagonaires (Annexe 4.7). Les signatures en carbone et en azote sont significativement modifiées en fonction du site considéré, mais semblent moins influencées par la saison.

Répartition spatiale

Le long du gradient côte-large, la plupart des invertébrés révèlent une variabilité spatiale de leurs signatures isotopiques en carbone ou en azote (Tab. 4.7). Aucun patron spatial net n'est cependant mis en évidence ; les analyses soulignant davantage la différentiation des invertébrés présents aux sites intermédiaires. Ainsi, certains invertébrés des sites intermédiaires révèlent des valeurs en $\delta^{13}C$ significativement plus fortes que celles obtenues aux sites côtiers (isopodes, *Conus marmoreus*, *Nerita albicilla*) ou aux sites barrières (*Nerita plicata*, *Morula granulata*, *Nardoa novaecaledonia*). Seul le troca *Tectus niloticus* montre la tendance inverse, avec une signature en carbone plus forte aux sites barrières qu'aux autres sites. De nouveau, les valeurs en $\delta^{15}N$ de certains invertébrés sont significativement supérieures aux sites intermédiaires en comparaison de celles des sites côtiers (*Grapsus albolineatus*, amphipodes, *Planaxis sulcatus*, *Lunella cinerea*, *Morula granulata*) ou barrières (*N. albicilla*, *Echinometra mathaei*, *N. novaecaledonia, T. niloticus*).

Les différences inter-sites observées dans les deux zones d'études sont moins nombreuses, néanmoins les patrons spatiaux sont plus marqués (Tab. 4.7). Au Grand Nouméa, certains invertébrés présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ significativement plus fortes au site intermédiaire, généralement vis-à-vis du site barrière (*Nerita plicata*, *Nardoa novaecaledonia*) et parfois du site côtier (*Nerita albicilla*). De même, les différences spatiales des signatures en azote révèlent des valeurs en $\delta^{15}N$ significativement plus faibles au site barrière par rapport aux autres sites (*N. plicata*, *Eriphia sebana*, *N. novaecaledonia*, *E. mathaei*, Tab. 4.7).

Tableau 4.7 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zone d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS »). Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Invertébrés		Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Crustacés					
Eriphia sebana	$\delta^{13}C$	ns	ns	BR2 < IR2 **	BR2 < BR1 ***
	$\delta^{15}N$	ns	BR1 < IR1 *	ns	BR1 < BR2 **
Grapsus albolineatus	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	CO < IR *	ns	ns	IR1 < IR2 *
Amphipodes	$\delta^{13}C$	ns	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	CO < IR***	/	ns	/
Isopodes	$\delta^{13}C$	CO < IR *	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	ns	ns	ns	ns
Gastéropodes					
Conus marmoreus	$\delta^{13}C$	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	CO2 < CO1 ***
	$\delta^{15}N$	ns	/	ns	ns
Clypeomorus brevis	$\delta^{13}C$	ns	/	ns	ns
	$\delta^{15}N$	ns	/	ns	ns
Nerita albicilla	$\delta^{13}C$	CO < IR *	CO1 < IR1 *	ns	ns
	$\delta^{15}N$	BR < IR *	ns	CO2 < IR2 **	IR1 < IR2 **
Nerita plicata	$\delta^{13}C$	BR < IR ***	BR1 < IR1 ***	/	ns
	$\delta^{15}N$	ns	BR1 < IR1 ***	/	IR1 < IR2 ***
Pascula ochrostoma	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	ns	ns	ns	ns
Morula granulata	$\delta^{13}C$	BR < IR ***	/	BR2 < IR2 ***	ns
	$\delta^{15}N$	CO < IR < BR ***	/	CO2 < IR2 < BR2 ***	ns
Planaxis sulcatus	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	CO < IR ***	ns	CO2 < IR2 **	IR1 < IR2 **
Lunella cinerea	$\delta^{13}C$	ns	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	CO < IR *	ns	ns	ns
Tectus niloticus	$\delta^{13}C$	CO = IR < BR ***	ns	ns	ns
	$\delta^{15}N$	BR < IR = CO **	ns	ns	ns
Echinodermes					
Nardoa novaecaledonia	$\delta^{13}C$	BR < IR = CO ***	BR1 < IR1 = CO1 ***	/	/
	$\delta^{15}N$	BR < IR < CO ***	BR1 < IR1 < CO1 ***	/	/
Echinometra mathaei	$\delta^{13}C$	ns	ns	/	BR2 < BR1 *
	$\delta^{15}N$	BR < IR = CO ***	BR1 < IR1 = CO1 ***	/	BR1 < BR2 *

*Note : CO = sites côtiers, IR = sites intermédiaires et BR = sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Lagon Sud (2). ns = non-significatif ; * p<0.05 ; ** p<0.01 ; *** p< 0.01.*

Dans le Grand Lagon Sud, les signatures en carbone de certains invertébrés mettent de nouveau en évidence des valeurs de $\delta^{13}C$ significativement plus fortes au site intermédiaire par rapport au site barrière (*Eriphia sebana*, *Morula granulata*) et parfois au site côtier (*Conus marmoreus*). En revanche, contrairement au Grand Nouméa, les valeurs en $\delta^{15}N$ sont significativement plus faibles au site côtier en comparaison des autres sites (*Nerita albicilla, Planaxis sulcatus*, *M. granulata*, Tab. 4.7).

Les signatures isotopiques des invertébrés, en particulier celles en azote, présentent donc de légères différences entre les deux zones d'études. Les valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues à la côte et à la barrière du Grand Lagon Sud sont significativement appauvries en carbone par rapport à celles des mêmes sites du Grand Nouméa (*Conus marmoreus*, *Eriphia sebana* et *Echinometra mathaei*). Enfin, un certain nombre d'invertébrés des sites intermédiaire et barrière du Grand Lagon Sud présentent des valeurs en $\delta^{15}N$ significativement enrichies en azote vis-à-vis du Grand Nouméa (*Nerita albicilla*, *Nerita plicata*, *Planaxis sulcatus, Grapsus albolineatus*, *Eriphia sebana, Echinometra mathaei*).

Fluctuations temporelles

Les signatures isotopiques des invertébrés montrent très peu de variabilité temporelle, que ce soit de façon générale ou sur les sites du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud (Tab. 4.8). Quelques espèces révèlent toutefois des différences significatives de signatures isotopiques entre les deux saisons : ces modifications sont systématiquement en faveur d'un enrichissement en ^{13}C à la saison chaude (*Nerita plicata*, *Tectus. niloticus*, *Nardoa novaecaledonia*, *Echinometra mathaei*) et d'un enrichissement en ^{15}N à la saison fraîche (amphipodes, *E. mathaei*).

Tableau 4.8 : Résumé de la variabilité temporelle des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zone d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS »). Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Invertébrés		Gradient général			Gradient GN			Gradient GS		
		CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Crustacés										
Eriphia sebana	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	ns	/	/	/	/
Grapsus albolineatus	$\delta^{13}C$	/	ns	ns	/	ns	ns	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	ns	/	ns	ns	/	ns	/
Amphipodes	$\delta^{13}C$	ns	/	/	/	/	/	ns	/	/
	$\delta^{15}N$	SC < SF ***	/	/	/	/	/	SC < SF ***	/	/
Gastéropodes										
Clypeomorus brevis	$\delta^{13}C$	ns	ns	/	/	ns	/	ns	/	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	/	ns	/	ns	/	/
Menathais tuberosa	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
Nerita albicilla	$\delta^{13}C$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	/	/	/	/	/	ns	/
Nerita plicata	$\delta^{13}C$	/	ns	SF < SC *	/	/	SF < SC *	/	ns	/
	$\delta^{15}N$	/	ns	ns	/	/	ns	/	ns	/
Planaxis sulcatus	$\delta^{13}C$	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Tectus niloticus	$\delta^{13}C$	ns	ns	/	ns	/	/	/	SF < SC ***	/
	$\delta^{15}N$	ns	ns	/	ns	/	/	/	ns	/
Echinodermes										
Nardoa novaecaledonia	$\delta^{13}C$	SF < SC *	/	/	SF < SC *	/	/	/	/	/
	$\delta^{15}N$	ns	/	/	ns	/	/	/	/	/
Echinometra mathaei	$\delta^{13}C$	/	/	SF < SC **	/	/	SF < SC **	/	/	/
	$\delta^{15}N$	/	/	SC < SF *	/	/	SC < SF *	/	/	/

*Note : CO = sites côtiers, IR = sites intermédiaires et BR = sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Lagon Sud (2). ns = non-significatif ; * p<0.05 ; ** p<0.01 ; *** p< 0.01.*

IV-3.2 Caractérisation trophique des poissons récifaux

IV-3.2.a Signatures isotopiques et groupes trophiques

Les poissons récifaux pouvant être des proies potentielles des poissons anguilliformes couvrent une large gamme de signatures isotopiques en carbone et en azote ($\delta^{13}C$ variant de -18,51 à -9,89 ‰ et un $\delta^{15}N$ variant de 4,30 à 10,65 ‰, Annexe 4.8).
Certaines familles de poissons, présentant des valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ significativement appauvries se distinguent des autres familles (ANOVA, $p < 0,05$ - Annexe 4.8). Ainsi, les Pomacentridae, Cirrhitidae et Pomacanthidae montrent des valeurs de $\delta^{13}C$ significativement plus faibles, tandis que les Scaridae, Acanthuridae et Blenniidae présentent des valeurs de $\delta^{15}N$ significativement plus faibles que celles des autres familles (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 4.4 et Annexe 4.8). Hormis les cas précédents, les différentes familles de poissons récifaux possèdent des signatures isotopiques globalement peu différentiables, tant pour le carbone que pour l'azote (ANOVA, $p > 0,05$ - Fig. 4.4). Les Platycephalidae, Scaridae et Monacanthidae révèlent les signatures isotopiques les plus enrichies en ^{13}C, alors que celles des Apogonidae, Chaetodontidae et Cirrhitidae sont les plus fortes pour l'azote (Fig. 4.4 et Annexe 4.8).

Les signatures isotopiques des poissons récifaux varient également en fonction de leur régime alimentaire (ANOVA, $p < 0,001$). Deux groupes trophiques se distinguent significativement des autres sur la base de leur signature en carbone (Fig. 4.5). Les zooplanctonophages sont les plus appauvris en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -16,90 ± 1,07 ‰) et se différencient significativement des microherbivores de valeurs en $\delta^{13}C$ intermédiaires (-15,30 ± 1,35 ‰, ANOVA, $p > 0,01$ - Fig. 4.5). Les quatre autres groupes trophiques, plus enrichis en ^{13}C que les deux groupes précédent, présentent des signatures comparables, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ fluctuant de -13,98 ± 1,41 ‰ à -12,82 ± 1,16 ‰ (ANOVA, $p > 0,05$ - Fig. 4.5). L'espèce piscivore *Paracirrhites forsteri* présente des valeurs de $\delta^{13}C$ situées entre celles des zooplanctonophages et des microherbivores (-16,22 ‰), cependant l'effectif est réduit à un seul individu et une grande prudence est requise. Il en est de même concernant l'azote, puisque les groupes présentent des signatures significativement différentes entre elles (ANOVA, $p < 0,05$ - Fig. 4.5). Les macroherbivores montrent les signatures en azote les plus

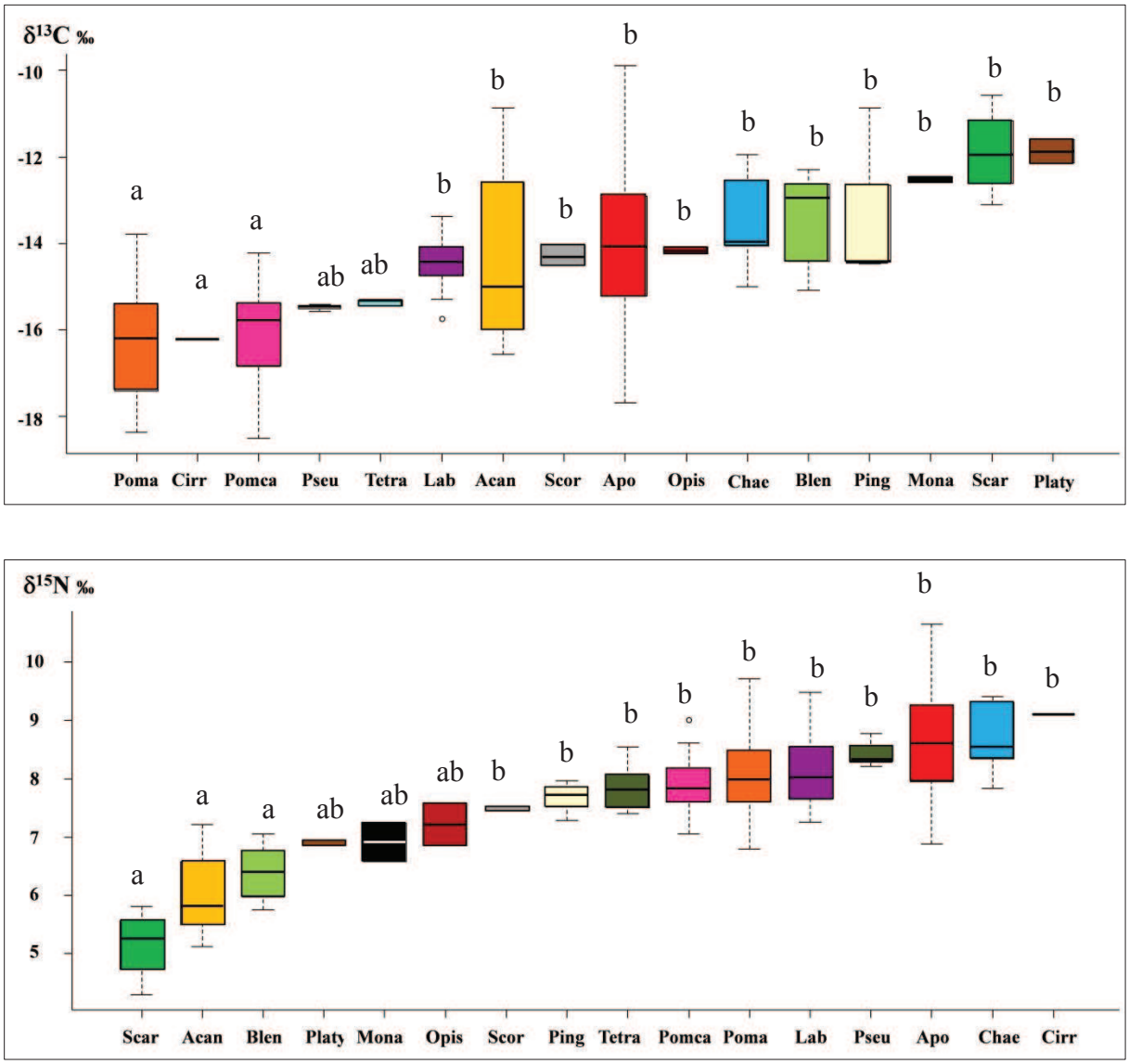


Figure 4.4 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différentes familles de poissons récifaux : Acanthuridae (Acan), Apogonidae (Apo), Blenniidae (Blen), Chaetodontidae (Chae), Cirrhitidae (Cirr), Labridae (Lab), Monacanthidae (Mona), Opistognathidae (Opis), Pinguipedidae (Ping), Platycephalidae (Platy), Pomacanthidae (Pomca), Pomacentridae (Poma), Pseudochromidae (Pseu), Scaridae (Scar), Scorpaenidae (Scor) et Tetraodontidae (Tetra). Les différences significatives entre valeurs moyennes des familles sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0{,}001$) *(explication des boxplots, cf. Fig. 4.1)*.

faibles ($\delta^{15}N$ de 5,78 ± 0,74 ‰) et les zooplanctonophages les valeurs en azote les plus fortes ($\delta^{15}N$ de 8,83 ± 0,79 ‰). Les poissons microherbivores ($\delta^{15}N$ de 7,46 ± 0,75 ‰) sont significativement discriminés des microcarnivores ($\delta^{15}N$ de 8,00 ± 0,62 ‰), corallivores ($\delta^{15}N$ de 8,35 ± 0,89 ‰) et macrocarnivores ($\delta^{15}N$ de 8,39 ± 1,19 ‰) qui montrent entre eux des signatures en azote comparables (ANOVA, $p > 0,05$ - Fig. 4.5), dont ces derniers sont tout de même significativement proches des zooplanctonophages. De nouveau, aucune confirmation statistique ne peut être faite concernant les piscivores, bien que ceux-ci semblent révéler les valeurs de $\delta^{15}N$ les plus fortes (9,10 ‰).

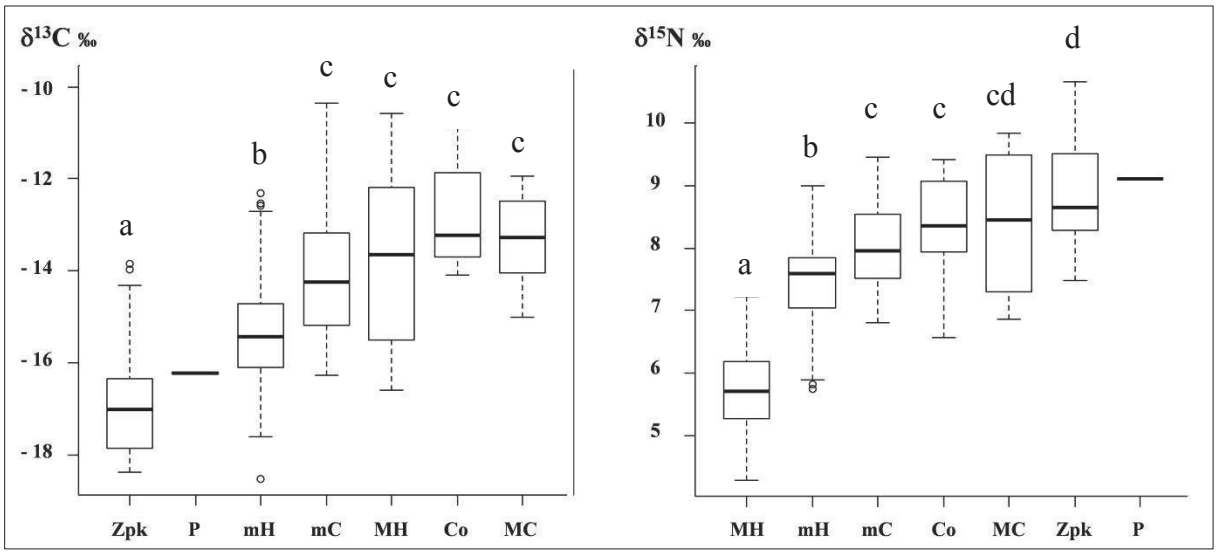


Figure 4.5 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, gauche) et en azote ($\delta^{15}N$, droite) des sept principaux groupes trophiques de poissons: les microherbivores (mH), les macroherbivores (MH), les microcarnivores (mC), les macrocarnivores (MC), les corallivores (Co), les zooplanctonophages (Zpk) et les piscivores (P). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,001$).

Les signatures isotopiques de certaines familles révèlent une importante variabilité interspécifique, comme le soulignent les forts écart-types obtenus (Fig. 4.4). C'est par exemple le cas des Pomacanthidae et des Pinguipedidae pour le $\delta^{13}C$, ou encore des Labridae pour le $\delta^{15}N$. De plus, les familles présentant les plus fortes diversités génériques (Acanthuridae, Apogonidae et Pomacentridae) montrent une forte variabilité interspécifique en carbone comme en azote. Ces différences entre espèces ont été prises en compte par une analyse de classification ascendante hiérarchique (CAH), regroupant les espèces de poissons au sein de chaque famille en fonction de leurs signatures isotopiques en carbone et en azote (Tab. 4.9 et Annexe 4.9). Ainsi 39 groupes de poissons ont été mis en évidence :

- 2 groupes d'Acanthuridae : Acanthuridae1 (*Ctenochaetus striatus*) et Acanthuridae2 (*Zebrasoma scopas*) ;
- 10 groupes d'Apogonidae : Apogonidae1 (*Apogon crassiceps, A. doryssa, Apogon* sp., *A. trimaculatus*), Apogonidae2 (*Archamia fucata*), Apogonidae3 (*Cheilodipterus artus*), Apogonidae4 (*C. quinquelineatus*), Apogonidae5 (*C. singapurensis*), Apogonidae6 (*Fowleria variegata*), Apogonidae7 (*Ostorhinchus angustatus*), Apogonidae8 (*O. cooki, O. norfolkensis, O. doderleini*), Apogonidae9 (*O. compressus, O. rubrimacula*) et Apogonidae10 (*Pristiapogon exostigma*) ;
- 3 groupes de Chaetodontidae : Chaetodontidae1 (*Chaetodon flavirostris, C. vagabundus*) et Chaetodontidae2 (*C. lunulatus, C. pelewensis, C. speculum*), Chaetodontidae3 (*Heniochus singularius*) ;
- 2 groupes de Labridae : Labridae1 (*Thalassoma lutescens, Cheilinus chlorourus, Choerodon graphicus*) et Labridae2 (*Hemigymnus melapterus*) ;
- 2 groupes de Pinguipedidae : Pinguipedidae1 (*Parapercis australis*) et Pinguipedidae2 (*P. hexophthalma*) ;
- 2 groupes de Pomacanthidae : Pomacanthidae1 (*Centropyge bispinosus, C. tibicen*) et Pomacanthidae2 (*C. flavissimus*) ;
- 9 groupes de Pomacentridae : Pomacentridae1 (*Amphiprion akyndinos, Chrysiptera rex, Abudefduf sexfasciatus*), Pomacentridae2 (*Plectroglyphidodon dickii*), Pomacentridae3 (*Neopomacentrus azysron, N. nemurus*), Pomacentridae4 (*Chromis vanderbuilti, C. margaretifer, C. chrysura*), Pomacentridae5 (*Pomacentrus adelus, P. moluccensis, P. vaiulae*), Pomacentridae6 (*P. nagasakiensis*), Pomacentridae7 (*P. philippinus*), Pomacentridae8 (*Stegastes nigricans, S. fasciolatus*) et Pomacentridae9 (*Dascyllus aruanus*) ;
- 9 autres groupes : Blenniidae (*Cirripectes castaneus, C. stigmaticus*), Cirrhitidae (*Paracirrhites forsteri*), Monacanthidae (*Oxymonacanthus longirostris*), Opistognathidae (*Opistognathus* sp.), Platycephalidae (*Thysanophrys chiltonae*), Pseudochromidae (*Cypho purpurascens*), Scaridae (*Scarus schlegeli*), Scorpaenidae (*Scorpaenodes guamensis*) et Tetraodontidae (*Canthigaster janthinoptera, C. valentini*).

Dans le cas des Apogonidae et des Pomacentridae, présentant respectivement six et neuf genres, les regroupements ont été dans la plupart des cas réalisés au sein d'un même genre.

Tableau 4.9 : Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des groupes de poissons récifaux. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf.* Annexe 4.9), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Groupe	Code	CAH	$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$		GT	*N*
Acanthuridae1	Acan1	2.1	**-12,09**	± 0,86	**6,80**	± 0,35	MH	*4*
Acanthuridae2	Acan2	3.2	**-15,58**	± 0,87	**5,58**	± 0,30	MH	*8*
Apogon1	Apo1	3.1	**-14,23**	± 0,77	**8,51**	± 0,62	mC	*16*
Apogon2	Apo2	1.2	**-16,77**	± 0,17	**9,49**	± 0,24	Zpk	*5*
Apogon3	Apo3	1.2	**-15,89**	± 1,30	**9,91**	± 0,45	Zpk	*14*
Apogon4	Apo4	3.1	**-14,15**	± 0,97	**8,57**	± 0,25	mC	*3*
Apogon5	Apo5	2.2	**-11,61**	± 0,91	**8,42**	± 0,34	nd	*3*
Apogon6	Apo6	2.2	**-12,72**	± 0,31	**7,73**	± 0,31	mC	*4*
Apogon7	Apo7	1.1	**-16,60**	± 0,23	**8,60**	± 0,05	Zpk	*3*
Apogon8	Apo8	2.2	**-13,16**	± 1,07	**8,02**	± 0,66	mC	*17*
Apogon9	Apo9	3.1	**-14,32**	± 0,62	**8,86**	± 0,37	mC	*8*
Apogon10	Apo10	2.2	**-11,17**	± 1,07	**7,45**	± 0,34	mC	*6*
Blenniidae	Blen	2.1	**-13,42**	± 0,98	**6,39**	± 0,44	mH	*12*
Chaetodon1	Chae1	3.1	**-14,36**	± 0,56	**9,34**	± 0,06	Co	*3*
Chaetodon2	Chae2	2.2	**-12,44**	± 0,62	**8,44**	± 0,34	Co	*4*
Chaetodon3	Chae3	3.3	**-14,05**	± 0,14	**8,09**	± 0,35	Co	*2*
Cirrhitidae	Cirr	1.2	**-16,22**		**9,10**		P	*1*
Labridae1	Lab1	3.3	**-14,60**	± 0,58	**8,00**	± 0,51	mC	*9*
Labridae2	Lab2	3.1	**-13,37**		**9,48**		MC	*1*
Monacanthidae	Mona	2.1	**-12,52**	± 0,10	**6,91**	± 0,47	Co	*2*
Opistognathidae	Opis	3.3	**-14,16**	± 0,12	**7,21**	± 0,50	nd	*2*
Pinguipedidae1	Ping1	3.3	**-14,44**	± 0,03	**7,51**	± 0,32	nd	*2*
Pinguipedidae2	Ping2	2.2	**-10,88**		**7,96**		MC	*1*
Platycephalidae	Platy	2.1	**-11,87**	± 0,38	**6,91**	± 0,05	MC	*2*
Pomacanthidae1	Pomca1	1.1	**-15,92**	± 1,05	**7,83**	± 0,38	mH	*21*
Pomacanthidae2	Pomca2	1.2	**-17,60**		**9,00**		mH	*1*
Pomacentridae1	Poma1	1.1	**-16,23**	± 0,93	**7,94**	± 0,74	mH	*10*
Pomacentridae2	Poma2	3.1	**-13,81**		**8,84**		mC	*1*
Pomacentridae3	Poma3	1.2	**-17,29**	± 0,13	**8,93**	± 0,38	Zpk	*8*
Pomacentridae4	Poma4	1.2	**-18,08**	± 0,18	**8,37**	± 0,33	Zpk	*16*
Pomacentridae5	Poma5	1.1	**-15,37**	± 0,35	**7,69**	± 0,56	mC	*23*
Pomacentridae6	Poma6	1.1	**-16,37**	± 0,10	**8,49**	± 0,37	Zpk	*2*
Pomacentridae7	Poma7	1.2	**-17,56**	± 0,29	**7,76**	± 0,19	Zpk	*4*
Pomacentridae8	Poma8	1.1	**-15,55**	± 0,55	**7,58**	± 0,23	mH	*11*
Pomacentridae9	Poma9	1.1	**-15,88**	± 0,25	**8,51**	± 0,13	Zpk	*4*
Pseudochromidae	Pseu	1.1	**-15,48**	± 0,08	**8,44**	± 0,29	nd	*3*
Scaridae	Scari	2.1	**-11,89**	± 1,05	**5,15**	± 0,63	MH	*4*
Scorpaenidae	Scor	3.3	**-14,28**	± 0,34	**7,49**	± 0,04	mC	*2*
Tetraodontidae	Tetra	1.1	**-15,37**	± 0,08	**7,86**	± 0,46	mC	*5*

Note : Co = corallivore ; mC = microcarnivore ; MC = macrocarnivore ; mH : microherbivore ; MH = macroherbivore ; P = piscivore ; Zpk = zooplanctonophage.

A partir des 39 groupes proposés précédemment, trois principaux groupes de poissons récifaux ont été mis en évidence par d'autres analyses de classification ascendante hiérarchique (Tab. 4.9 et Annexe 4.10) :

- **groupe 1**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ élevées et constitué des Scaridae (Scari), des Blenniidae (Blen), des Monacanthidae (Mona), des Platycephalidae (Platy) et de certaines espèces d'Acanthuridae (Acan1), d'Apogonidae (Apo5, Apo6, Apo8, Apo10), de Chaetodontidae (Chae2) et de Pinguidedidae (Ping2) ;
- **groupe 2**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ intermédiaires et constitué des Opistognathidae (Opis), des Scorpaenidae (Scor) et de certaines espèces d'Acanthuridae (Acan2), d'Apogonidae (Apo1, Apo4, Apo9), de Chaetodontidae (Chae3), de Labridae (Lab1), de quelques Pomacentridae (Poma2) et de Pinguidedidae (Ping1) ;
- **groupe 3**, caractérisé par des valeurs de $\delta^{13}C$ faibles et des valeurs de $\delta^{15}N$ élevées, constitué des Cirrhitidae (Cirri), des Pomacanthidae (Pomca1 et Pomca2), des Pseudochromidae (Pseu), des Tetraodontidae (Tetra), de certaines espèces d'Apogonidae (Apo2, Apo3, Apo7), de Chaetodontidae (Chae3), de Labridae (Lab1), de Pinguidedidae (Ping1) et de la plupart des Pomacentridae (Poma1, Poma 3, Poma4, Poma5, Poma6, Poma 7, Poma8, Poma9).

Comme pour les invertébrés, la distinction de ces trois grands groupes repose principalement sur la valeur de leur signature en carbone, et une classification plus fine en sous-groupes permet également une séparation selon leur signature en azote (Fig. 4.6). Les informations isotopiques couplées aux groupes trophiques des poissons se recoupent plus ou moins bien (Fig. 4.6). Certains poissons herbivores (Acanthuridae, Blenniidae, Scaridae) sont globalement bien discriminés des poissons de groupes trophiques supérieurs, comme soulignés par les résultats précédents. En revanche, entre les autres types de régimes alimentaires, la distinction est moins nette. Certains poissons microherbivores et zooplanctonophages (les espèces appartenant aux groupes Pomca2 et Poma3) présentent des valeurs de $\delta^{15}N$ assez hautes (~8,5-9,0 ‰), et certains carnivores (les espèces appartenant aux groupes Apo10, Apo6, Lab1, Platy et Scor) montrent inversement des valeurs de $\delta^{15}N$ particulièrement basses (~ 7,5-8,0, Fig. 4.6).

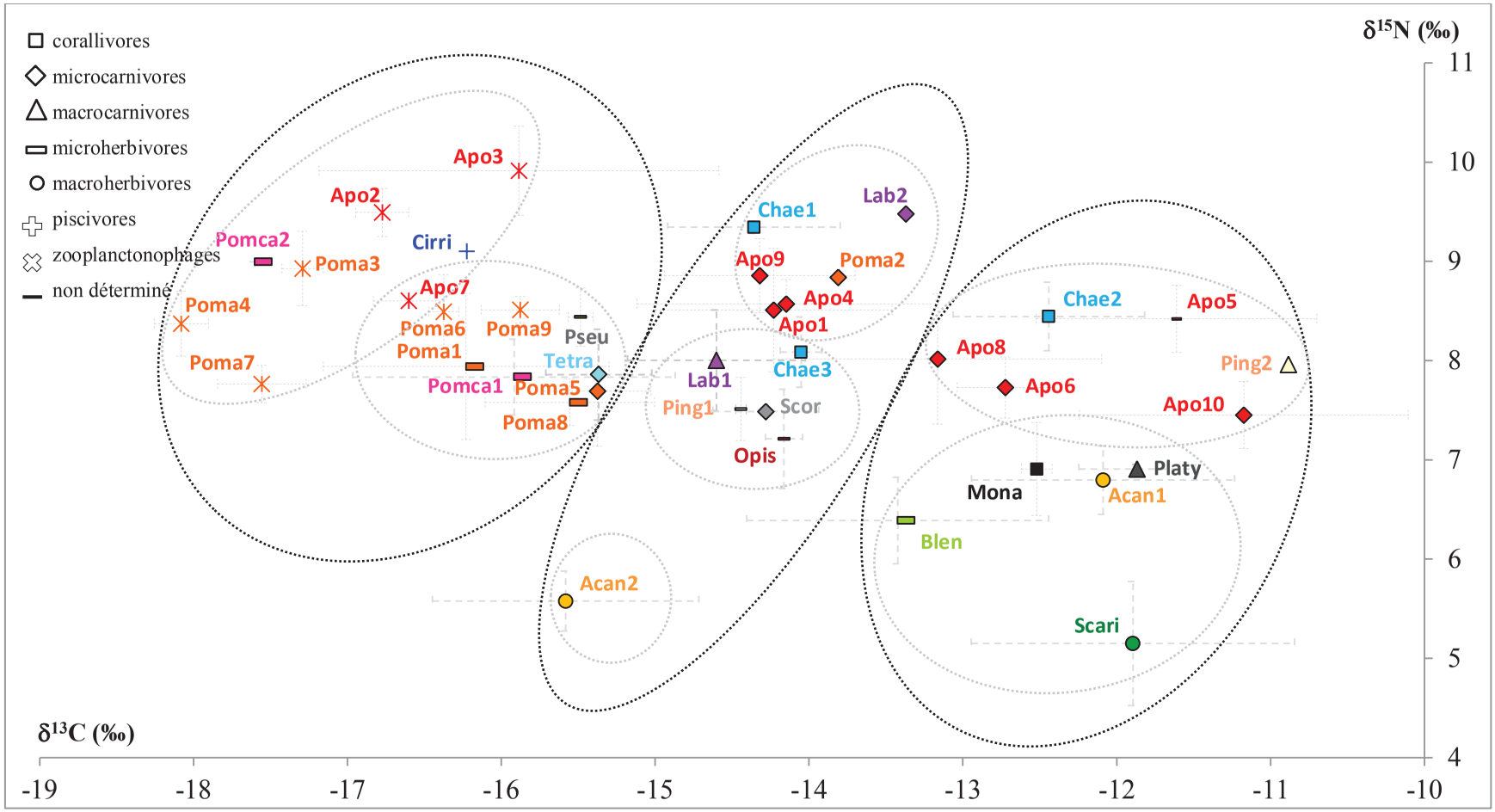


Figure 4.6 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des poissons : Acanthuridae (jaune), Apogonidae (rouge), Blenniidae (vert clair), Chaetodontidae (bleu clair), Cirrhitidae (bleu foncé), Labridae (violet), Moncanthidae (noir), Opistognathidae (rouge foncé), Pinguipedidae (beige), Platycephalidae (marron), Pomacanthidae (rose), Pocamentridae (orange), Pseudo (vert kaki), Scaridae (vert foncé), Scorpaenidae (gris), Tetraodontidae (bleu ciel). Les sept groupes trophiques (corallivores, microcarnivores, macrocarnivores, microherbivores, macroherbivores, piscivores, zooplanctonophages) sont symbolisés sur le graphique. Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes de poissons obtenus pas les analyses CAH.

IV-3.2.b Variabilité spatiale des signatures isotopiques

Les analyses spatiales ont été testées uniquement pour les poissons présents sur plusieurs sites, c'est-à-dire pour seulement quatre espèces échantillonnées. Les analyses mettent en évidence une variabilité spatiale des signatures isotopiques des poissons au sein des écosystèmes récifo-lagonaires (Tab 4.10). Ainsi, certains poissons des sites côtiers révèlent des valeurs en $\delta^{13}C$ significativement plus faibles que celles obtenues aux sites intermédiaires (*O. doderleini* et *P. moluccensis*) ou aux sites barrières (*C. artus*). Seule l'espèce *Apogon* sp. ne montre aucune variation spatiale de sa signature en carbone. Les valeurs en $\delta^{15}N$ de certains poissons sont significativement supérieures aux sites côtiers qu'aux autres sites (*O. doderleini* et *P. moluccensis*), tandis que pour d'autres espèces aucune différence inter-sites n'est observée (*Apogon* sp., *C. artus*).

Tableau 4.10 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des poissons récifaux de la côte au large. Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Espèces		CO	IR	BR	variabilité
***Apogon* sp.**	$\delta^{13}C$	-14,18 (0,17)		-14,74 (0,35)	**ns**
	$\delta^{15}N$	8,15 (0,74)		8,41 (0,36)	**ns**
Cheilodipterus artus	$\delta^{13}C$	-16,59 (0,70)		-14,12 (0,26)	**CO < BR *****
	$\delta^{15}N$	9,84 (0,50)		10,09 (0,29)	**ns**
Ostorhinchus doderleini	$\delta^{13}C$	-14,39 (0,63)	-11,96 (0,17)		**CO < IR *****
	$\delta^{15}N$	8,76 (0,25)	7,26 (0,24)		**IR < CO *****
Pomacentrus moluccensis	$\delta^{13}C$	-15,54 (0,41)	-14,82 (0,10)	-15,36 (0,21)	**CO < IR ***
	$\delta^{15}N$	8,26 (0,52)	6,90 (0,11)	7,64 (0,13)	**BR = IR < CO *****

Note : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières.
*ns = non-significatif ; * p<0,05 ; ** p<0,01 ; *** p< 0,01.*

IV-3.3 Contamination par les éléments traces des invertébrés

IV-3.3.a Concentrations en éléments traces mesurées

Contamination en fonction du groupe taxonomique

Tous les éléments traces recherchés ont été détectés dans les tissus des invertébrés à l'exception du vanadium (V), systématiquement sous la limite de détection. En considérant l'ensemble des invertébrés, certains éléments sont faiblement présents, comme Ag, Cd, Co, Hg et Pb dont les concentrations sont régulièrement sous la limite de détection. D'autres éléments traces tels que As, Fe et le Zn représentent comparativement des concentrations beaucoup plus importantes pour la plupart de ces organismes.

La comparaison des invertébrés entre eux met également en évidence des profils de contamination variés. L'analyse descriptive des concentrations en contaminants dans les invertébrés révèle une répartition différente entre les grands groupes taxonomiques (Fig. 4.7b). Les échinodermes et les gastéropodes présentent les profils de contamination les plus distincts, ces derniers étant davantage influencés par les éléments Ag, As, Cu et Se (Tab. 4.11). Les analyses de variances réalisées entre ces trois groupes taxonomiques révèlent plusieurs patrons de répartition des éléments traces (Tab. 4.11). Ainsi, les gastéropodes présentent bien des concentrations en Ag, As, Cu, Fe et Mn significativement plus fortes que celles détectées chez les échinodermes, pour lesquels les concentrations en Cd sont en revanche significativement supérieures (ANOVA, $p < 0,05$). De même, des concentrations plus fortes en Cr et Se ont été mesurées chez les gastéropodes par rapport aux crustacés, qui, eux, présentent des concentrations en Zn supérieures. Enfin, aucune différence significative n'est mise en évidence entre les trois groupes taxonomiques pour les éléments Co, Hg, Ni et Pb (ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 4.11).

Ce schéma global de répartition des éléments traces en fonction du groupe taxonomique est également retrouvé aux différents sites du gradient général côte-large (Annexe 4.11). Bien que ces patrons soient moins nets, les gastéropodes semblent de nouveau être davantage caractérisés par la plupart des éléments traces (Ag, As, Cu, Se) par rapport aux crustacés et surtout aux échinodermes. Ces distinctions dans les profils de contamination des groupes taxonomiques d'invertébrés sont peu claires aux sites côtiers mais plus évidente aux sites du large (Annexe 4.11).

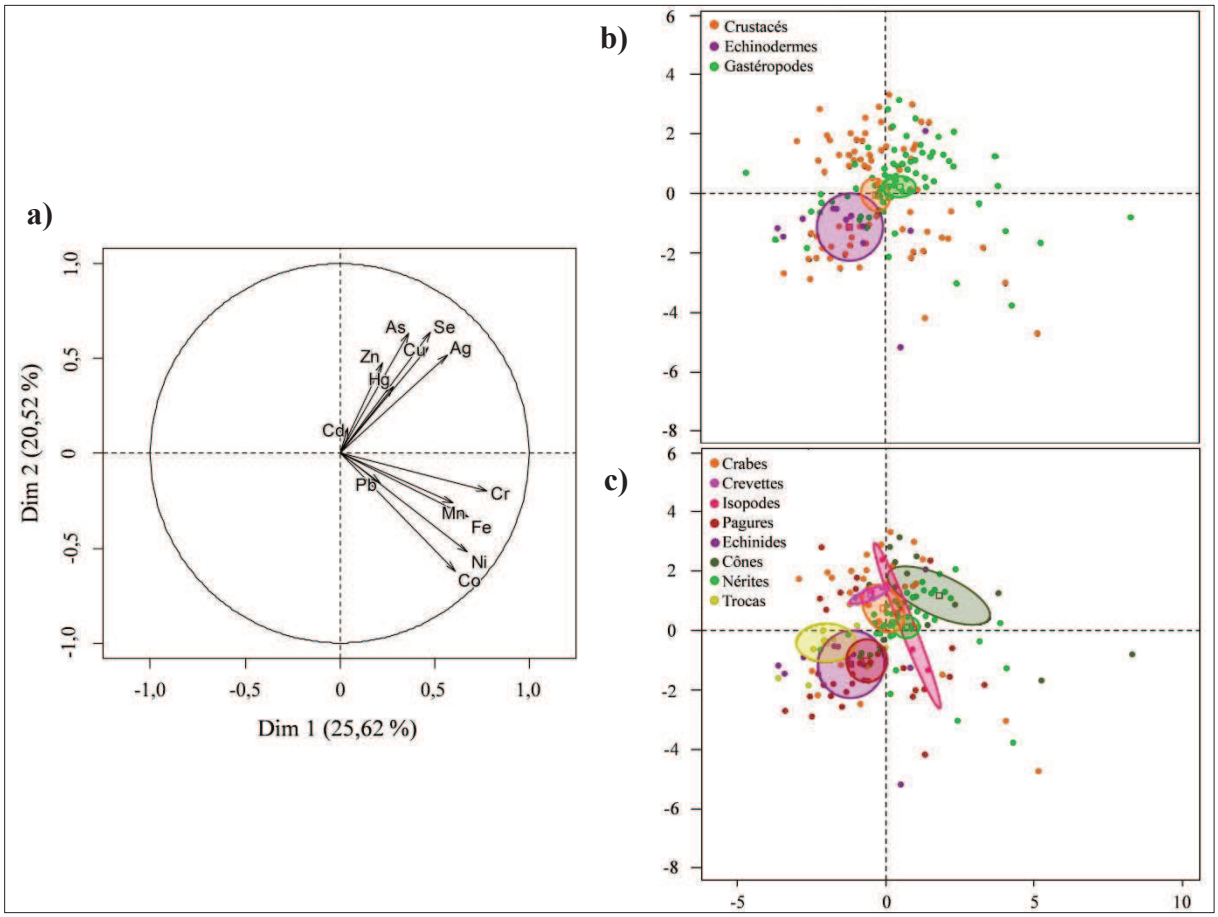


Figure 4.7 : Contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de répartition des éléments traces dans les différents groupes (b) et sous-groupes (c) taxonomiques d'invertébrés et la contribution de ces éléments pour chaque groupe (a). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 46,1% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Cr, Co, Fe et Ni pour l'axe 1 et As, Ag, Cu et Se pour l'axe 2.

Au sein d'un même groupe taxonomique, les différents types ou sous-groupes taxonomiques d'invertébrés ne montrent pas les mêmes profils de contamination (Fig 4.7c). Les éléments traces se répartissent différemment entre les crustacés. Ainsi, les pagures sont distincts des crabes, des crevettes et des isopodes, ces derniers étant davantage caractérisés par les éléments Ag, As, Cu et Se (Fig 4.7c). Parmi les gastéropodes, la séparation entre groupes est également claire, marquant une influence croissante de ces mêmes éléments entre les trocas, les nérites et les cônes (Fig 4.7c). En considérant l'ensemble des invertébrés, les analyses soulignent deux groupes de profils de contamination distincts : les trocas, les pagures et les échinides sont nettement séparés des nérites, des crabes et des cônes (Fig 4.7c).

Tableau 4.11: Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type) en $\mu g.g^{-1}$ poids sec des principaux taxons d'invertébrés (crustacés, gastéropodes, échinodermes), tous sites confondus. La significativité de la variabilité inter-taxons (ANOVA, *p*) ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	Crustacés	Gastéropodes	Echinodermes	Variabilité
Ag	0,20 (0,30)	0,47 (1,33)	0,06 (0,05)	Echi < Gast **
As	39,45 (124,37)	55,13 (64,92)	38,13 (91,21)	Echi = Crust < Gast **
Cd	1,44 (4,17)	0,76 (2,33)	4,00 (3,15)	Crust = Gast < Echi ***
Co	0,45 (1,34)	0,57 (1,92)	0,42 (0,31)	ns
Cr	6,08 (18,16)	19,5 (84,42)	5,68 (17,79)	Crust < Gast ***
Cu	28,35 (26,31)	43,93 (73,95)	3,55 (6,40)	Echi < Crust = Gast ***
Fe	332,1 (1355,61)	114,76 (286,57)	38,45 (59,93)	Echi < Gast *
Hg	0,063 (0,122)	0,027 (0,030)	0,041 (0,04)	ns
Mn	11,77 (25,83)	20,96 (30,95)	6,28 (10,91)	Echi = Crust < Gast **
Ni	4,26 (10,55)	11,24 (46,04)	4,00 (7,15)	ns
Pb	14,23 (93,35)	0,78 (3,36)	1,35 (2,59)	ns
Se	1,30 (1,40)	1,86 (1,07)	1,60 (1,78)	Crust < Gast ***
Zn	109,48 (73,50)	67,47 (26,88)	47,64 (18,47)	Gast = Echi < Crust ***
N	*71*	*77*	*12*	

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Ces patrons de répartition des éléments traces sont globalement vérifiés par les analyses de variabilité des concentrations moyennes en contaminants (Tab.4.12 et Annexe 4.12). Au sein des crustacés, les pagures présentent en effet des concentrations en Ag, As, Hg, Pb et Se significativement plus faibles que les autres taxons (ANOVA, $p < 0,05$). Parmi les gastéropodes, les trocas accumulent des concentrations en éléments traces généralement plus faibles en comparaison des cônes (Ag, As, Ni et Se) ou des nérites (Cu, Mn et Zn, ANOVA, $p < 0,05$ - Tab.4.12 et Annexe 4.12). Les patrons de variabilité mis en évidence entre tous ces taxons rejoignent les résultats obtenus par l'ACP. Bien que la séparation des invertébrés en deux groupes (trocas, pagures et échinides *vs.* nérites, crabes et cônes) ne soit pas si claire, les organismes appartenant au premier groupe présentent des concentrations généralement plus faibles que ceux du second groupe pour plusieurs éléments traces (Ag, As, Cr, Cu, Fe, Hg, Se et Zn, ANOVA, $p < 0,05$ - Tab.4.12 et Annexe 4.12). Par ailleurs, quelques contaminants sont significativement plus présents chez certains invertébrés, tels que le Cd chez les échinides ou encore le Pb chez les isopodes (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab.4.12 et Annexe 4.12).

Tableau 4.12: Résumé de la variabilité des concentrations moyennes en élément traces au sein des crustacés, des gastéropodes et entre les sous-groupes taxonomiques, tous sites confondus. Les différences inter-taxons et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments traces	Variabilité crustacés	Variabilité gastéropodes	Variabilité sous-groupes
Ag	Pag < Crab **	Tro = Neri < Con***	Ech = Pag < Crab < Con *
As	Pag < Crab **	Tro = Neri < Con***	Pag < Tro = Neri = Ech = Crab = Iso < Con **
Cd	ns	ns	Pag = Crab = Tro = Neri < Ech ***
Co	ns	ns	ns
Cr	ns	ns	Pag < Neri = Con *
Cu	ns	Tro < Neri *	Ech < Pag = Con = Crab = Neri ***
Fe	ns	ns	Ech < Con **
Hg	Pag < Crab = Iso **	ns	Pag < Tro = Néri = Ech < Crab = Iso *
Mn	ns	Tro = Con < Neri *	Ech = Crab = Pag < Neri ***
Ni	ns	Tro < Con **	Tro < Pag **
Pb	Pag = Crab < Iso **	ns	Tro = Con = Neri = Ech < Iso *
Se	Pag < Crab = Crev **	Tro < Neri = Con ***	Tro = Pag < Crab = Ech = Crev < Con *
Zn	ns	Tro < Neri **	Tro = Ech < Neri < Pag = Crab *

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*
Codification : Crab : crabes ; Con : cônes ; Crev : crevettes ; Ech : échinides ; Iso : isopodes ; Neri : nérites ; Pag : pagures ; Tro : trocas.

Au sein d'un même taxon, des différences plus ou moins importantes de concentrations en contaminants sont observées entre espèces (Tab. 4.13). Ce sont les crustacés, et en particulier les crabes, qui révèlent les différences interpsécifiques les plus importantes avec 9 éléments traces concernés (As, Cd, Co, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb et Zn). A titre d'exemple, le petit crabe *Pilumnus vespertilio* présente des concentrations en Co, Mn et Ni significativement supérieures à celles du grand crabe *Grapsus albolineatus* (ANOVA, p < 0,05). De même, les petits crabe sp7, sp2 et sp5 ont des concentrations significativement supérieures à la plupart des autres crabes en As, Pb et Hg, respectivement (ANOVA, p < 0,05 - Annexe 4.13). Chez les pagures, les grandes espèces accumulent de plus fortes concentrations que les petites espèces pour quelques éléments (As, Fe et Zn, ANOVA, p < 0,05 - Tab. 4.13). Dans le cas des gastéropodes, les différences interspécifiques sont moins prononcées. Les concentrations détectées chez les différentes espèces de nérites divergent pour certains éléments (Ag, Cd, Cu et Pb, ANOVA < 0,05), tandis qu'aucune variabilité n'est mise en évidence pour les cônes (ANOVA > 0,05 - Tab. 4.13 et Annexe 4.13). Enfin, les deux espèces d'échinodermes étudiées présentent des concentrations généralement comparables, sauf dans le cas de l'As et du Zn plus fortement concentrés chez *Echinometra mathaei* que chez *Parasalenia gratiosa* (ANOVA > 0,05 - Tab. 4.13).

Tableau 4.13: Résumé des variations significatives des concentrations moyennes en élément traces au sein des différentes espèces de crustacés, gastéropodes et échinodermes, tous sites confondus (ANOVA, post-hoc de Tukey) (Codification : *cf. Annexe 4.13)*.

Invertébrés	Eléments	Variations interspécifiques
Crustacés :		
Crabes	As	Crab1=Crab5=Crab7=Crab8=CRAB1 < Crab2 **
	Cd	CRAB1=Crab4 < crab1=crab5=crab6=crab9 *
	Co	CRAB1=crab3 < Crab7 *
	Fe	$Crab_{1à4}$=Crab6=Crab8=Crab9=CRAB1 < Crab5=Crab7 *
	Mn	CRAB1 < Crab7 **
	Ni	CRAB1 < Crab7 *
	Pb	Crab1=Crab3=Crab4=$Crab_{6à9}$=CRAB1 < Crab5 **
	Zn	Crab2=Crab5=Crab7=Crab8=CRAB1 < Crab1=Crab3=Crab4=Crab6=Crab9 **
	Hg	crab1=crab7=crab8=CRAB1 < Crab3 *
Pagures	As	Pag4 < PAG1=PAG4 *
	Fe	Pag1 < PAG2=Pag6 **
	Zn	$Pag_{1à6}$ < $PAG_{1à4}$ **
	Hg	Pag3 < Pag2=$Pag_{4à6}$=PAG1=PAG3=PAG4 *
Gastéropodes :		
Cônes	tous	ns
Nérites	Ag	Neri4 < Neri6 *
	Cd	Neri4=Neri7 < Neri3 **
	Cu	Neri4=Neri7=Neri8 < Neri3 * / Neri4 < Neri6 **
	Pb	Neri1 < Neri5 * / Neri3 < Neri5=Neri6 *
Echinodermes :		
Echinides	As	Ech2 < Ech1 *
	Zn	Ech2 < Ech1 ***

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Contamination en fonction du groupe trophique

Il est important de noter que les groupes taxonomiques évoqués précédemment rassemblent des espèces dont l'alimentation diffère. Les gastéropodes présentés sont généralement des organismes herbivores (trocas et quelques espèces de nérites) ou omnivores (nérites), hormis les cônes qui sont des carnivores. La plupart des crustacés analysés sont des organismes omnivores (isopodes, crevettes, pagures et crabes), sauf quelques espèces de crabes carnivores (*Leptodius sanguineus*, crabe sp5 et sp6), tandis que tous les échinodermes choisis (échinides) ont montré un régime alimentaire à tendance carnivore. Or, les analyses en composantes principales réalisées cette fois-ci en fonction du régime alimentaire des organismes soulignent un patron de répartition des éléments traces différent entre les groupes trophiques (Fig. 4.8). Bien que la distinction ne soit pas très nette, les groupes trophiques les plus éloignés présentent un profil de contamination distinct : les organismes omnivores et surtout carnivores sont davantage contaminés par la plupart des éléments traces (Ag, As, Se, Cu, Zn, Hg, mais également Ni, Co et Mn) que les organismes herbivores (Fig. 4.8), ce que confirment globalement les contaminations moyennes en fonction du groupe trophique (Tab. 4.14). Les invertébrés carnivores accumulent des concentrations en Ag, Cd, Co, Hg, Ni, Se et Zn significativement supérieures à celles des herbivores (ANOVA, $p < 0,05$). Les concentrations détectées chez les organismes omnivores sont généralement intermédiaires, excepté pour le Cu et le Mn, pour lesquels celles-ci sont les plus fortes des trois groupes trophiques et significativement supérieures à celles des herbivores (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 4.14). Enfin, quelques éléments traces (As, Cr, Fe et Pb) ne présentent aucune différence significative entre les trois groupes trophiques.

Influence de la position trophique des organismes

Le lien entre les concentrations en éléments traces et les valeurs de $\delta^{15}N$ des invertébrés a également été testé, ce traceur étant couramment utilisé comme une approximation de la position trophique des organismes. Les résultats mettent en évidence des corrélations positives significatives entre le $\delta^{15}N$ des invertébrés et leurs concentrations en Hg et en Zn, avec des coefficients ρ variant de 0,49 à 0,62 et de 0,34 à 0,50 respectivement selon le site considéré (corrélations de Pearson, $p < 0,05$ - Fig. 4.9 et Tab. 4.15). Une relation positive est également mise en évidence avec les éléments Ag et Cd, dont les taux de corrélations sont toutefois plus faibles (ρ variant de 0,22 à 0,30, corrélations de Pearson, $p < 0,05$ - Tab. 4.15).

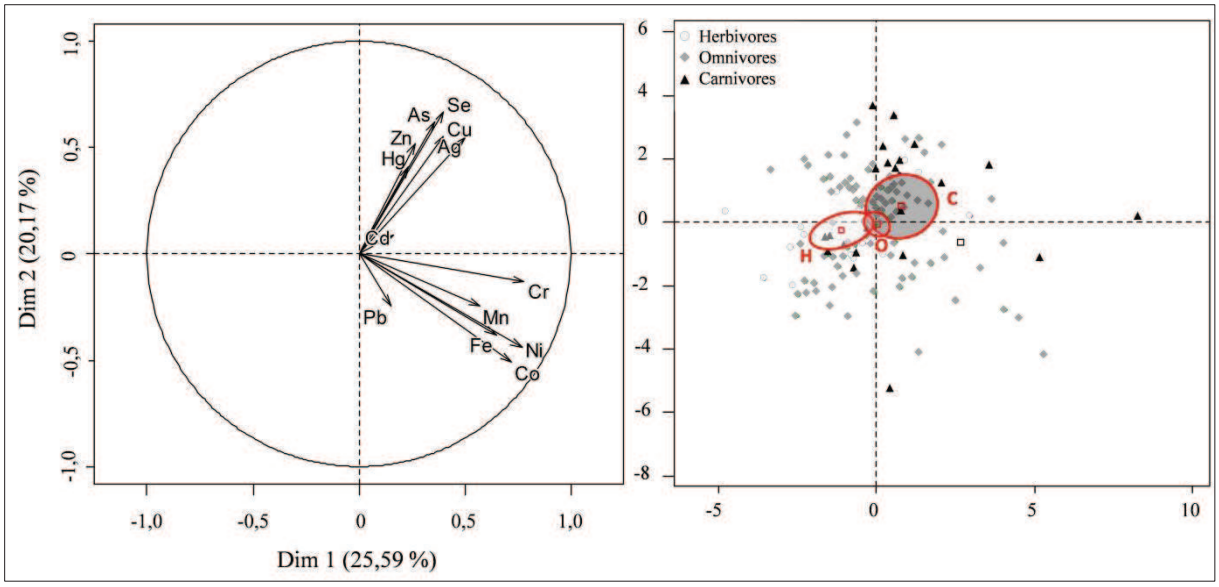


Figure 4.8 : Contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination des différents groupes trophiques (droite) et la contribution de chaque élément trace (gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 45,8% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Cr, Co, Fe et Ni pour l'axe 1 et Ag, As, Cu et Se pour l'axe 2.

Tableau 4.14: Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type) en µg.g^{-1} poids sec des différents groupes trophiques (herbivores, omnivores, carnivores), tous sites confondus. La significativité de la variabilité inter-groupes (ANOVA, *p*), la signature moyenne en azote (δ^{15}N, ‰) ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	Herbivores	Omnivores	Carnivores	Variabilité
Ag	0,11 (0,13)	0,21 (0,34)	0,93 (2,33)	H = O < C *
As	22,33 (16,17)	37,96 (106,72)	70,22 (95,60)	ns
Cd	0,21 (0,60)	0,84 (2,72)	2,17 (4,02)	H = O < C *
Co	0,19 (0,16)	0,60 (1,92)	0,74 (1,67)	H < C *
Cr	5,36 (14,26)	8,68 (25,64)	45,68 (147,61)	ns
Cu	17,05 (26,32)	35,87 (61,58)	29,75 (31,66)	H < O *
Fe	51,96 (40,13)	279,52 (1185,56)	202,95 (507,84)	ns
Hg	0,016 (0,011)	0,042 (0,092)	0,098 (0,113)	H = O < C ***
Mn	8,78 (13,04)	21,08 (34,46)	10,37 (13,48)	H < O *
Ni	2,34 (4,87)	5,96 (17,29)	24,61 (78,39)	H < C **
Pb	0,08 (0,09)	10,88 (19,86)	0,97 (1,98)	ns
Se	1,25 (1,04)	1,56 (1,35)	2,06 (1,50)	H < C *
Zn	50,78 (17,99)	78,60 (42,17)	109,66 (88,57)	H < O = C**
δ^{15}N	3,33 (0,71)	5,03 (1,42)	7,27 (1,16)	H < O < C ***
N	*19*	*94*	*23*	

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*
Codification : H = herbivores ; O = omnivores ; C = carnivores.

Tableau 4.15 : Résumé des corrélations de Pearson entre les éléments traces et la position trophique ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés. La relation a été testée tous sites confondus (TOT), mais également le long du gradient général aux sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR). La significativité (*p*) et le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	TOT	CO	IR	BR
Ag	**	ns	*	ns
As	ns	ns	*	ns
Cd	*	ns	*	ns
Co	ns	*	ns	ns
Cr	ns	ns	ns	ns
Cu	ns	ns	ns	ns
Fe	ns	ns	ns	ns
Hg	***	**	***	**
Mn	ns	ns	ns	ns
Ni	ns	*	ns	ns
Pb	ns	ns	ns	ns
Se	ns	ns	ns	ns
Zn	***	ns	***	*
N	*136*	*42*	*68*	*26*

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

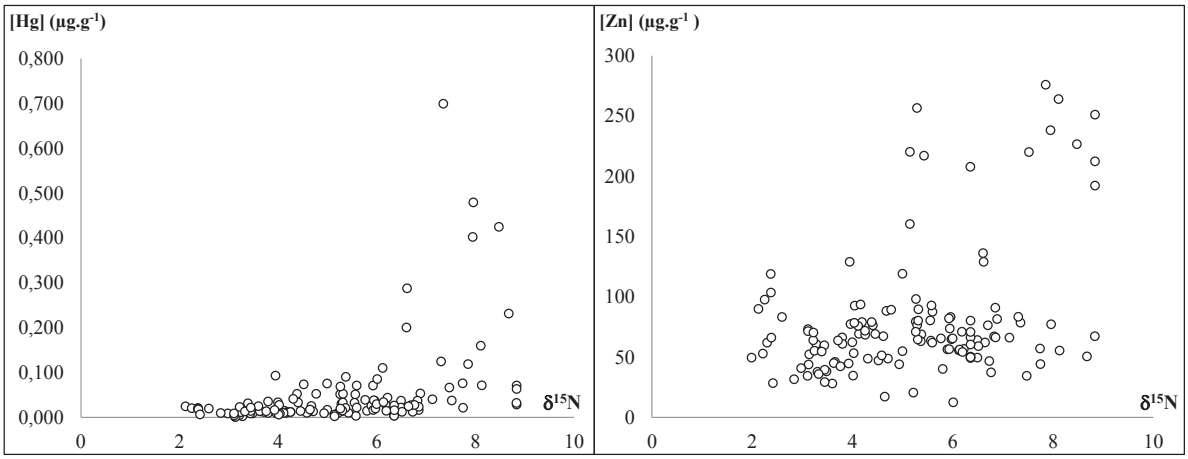


Figure 4.9 : Relations entre le $\delta^{15}N$ des invertébrés et leurs concentrations en Hg (gauche) et en Zn (droite). Dans les deux cas, les corrélations effectuées sur les concentrations transformées en *log* se sont avérées significatives ($p < 0,05$, coefficients ρ étant de 0,54 et de 0,34 pour le Hg et Zn respectivement).

IV-2.3.b Variabilité spatio-temporelle

Les analyses mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle de la contamination des invertébrés par les éléments traces au sein des écosystèmes récifo-lagonaires. Les concentrations en éléments traces des invertébrés sont significativement différentes en fonction du site considéré, mais sont peu influencées par la saison (Annexe 4.14).

Répartition spatiale

L'ACP met en évidence des différences de distribution en éléments traces entre les sites lagonaires (Annexe 4.15). Les invertébrés des sites côtiers sont plus fortement influencés par les éléments Ag, Co, Fe, Mn, Ni et Se que ceux présents aux sites intermédiaires ou barrières. Ces tendances sont confirmées statistiquement, puisque les invertébrés des sites côtiers accumulent des concentrations en Ag, Co, Fe, Mn, et Pb significativement plus fortes que ceux des autres sites (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 4.16). Par ailleurs, très peu de différences entre sites apparaissent lorsque l'on considère chaque groupe trophique séparément. Toutefois, les rares cas observés mettent généralement de nouveau en évidence des concentrations plus fortes chez les invertébrés des sites côtiers (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 4.16).

Certaines espèces révèlent une plus forte variabilité spatiale de leurs concentrations en contaminants que d'autres (Tab. 4.17 et Annexe 4.15). Par exemple, davantage de différences entre sites sont observées chez l'échinide *Echinometra mathaei* (Tab. 4.18) et la nérite *Nerita albicilla* (Tab. 4.19) que chez le crabe *Grapsus albolineatus*, la nérite *Nerita plicata* ou encore le troca *Tectus niloticus*. Les patrons spatiaux mis en évidence à l'échelle de l'espèce sont moins clairs. Une accumulation supérieure en contaminants par les individus des sites côtiers est de nouveau soulignée pour un certain nombre d'éléments tels que le Co, Hg et Mn pour *G. albolineatus* (Tab. 4.17). Cependant des profils inversés sont aussi observés, avec des concentrations en As et Cu (*E. mathaei*) ou en Pb (*G. albolineatus*) supérieures aux sites plus au large (ANOVA, $p < 0,05$). Quelques éléments traces sont différemment répartis entre les deux zones d'étude (ANOVA, $p < 0,05$). Les spécimens des sites côtiers et intermédiaires du Grand Lagon Sud présentent des concentrations en Cd et Hg significativement supérieures chez *N. albicilla* et *N. plicata* (Tab. 4.19). Au contraire, ce sont les individus des sites barrières du Grand Nouméa qui montrent les concentrations les plus fortes en Co, Fe et Se chez *E. mathaei* (Tab. 4.18).

Tableau 4.16 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces, tous invertébrés confondus et en fonction des groupes trophiques (herbivores, omnivores et carnivores). Seules les significativités des différences de concentrations sur le gradient général ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments	Total	Herbivores	Omnivores	Carnivores
Ag	BR < CO *	ns	ns	ns
As	ns	ns	ns	ns
Cd	ns	ns	ns	ns
Co	BR=IR < CO *	ns	IR < CO ***	IR < CO *
Cr	ns	ns	ns	ns
Cu	ns	ns	ns	ns
Fe	BR=IR < CO *	ns	IR=BR < CO *	ns
Hg	ns	ns	ns	ns
Mn	BR=IR < CO *	ns	ns	ns
Ni	ns	ns	ns	ns
Pb	IR < CO *	ns	ns	ns
Se	ns	ns	ns	ns
Zn	ns	ns	ns	CO < IR **

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Tableau 4.17 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces du crabe *Grapsus albolineatus*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Ag	ns	ns	ns	ns
As	ns	ns	ns	ns
Cd	ns	ns	ns	ns
Co	IR < CO *	ns	ns	ns
Cr	ns	ns	ns	ns
Cu	ns	ns	ns	ns
Fe	ns	ns	ns	ns
Hg	ns	ns	ns	ns
Mn	ns	ns	ns	ns
Ni	ns	ns	ns	ns
Pb	CO = IR < BR **	IR1 < BR1 **	ns	ns
Se	ns	ns	ns	ns
Zn	ns	ns	ns	ns

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Tableau 4.18 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces de l'oursin *Echinometra mathaei*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Ag	ns	ns	/	ns
As	CO = IR < BR **	ns	/	ns
Cd	IR < CO = BR ***	IR1 < CO1 = BR1 *	/	ns
Co	IR < CO *	IR1 < CO1 **	/	BR2 < BR1 *
Cr	ns	ns	/	ns
Cu	CO < BR < IR **	ns	/	ns
Fe	ns	ns	/	BR2 < BR1 *
Hg	IR = BR < CO *	BR1 < IR1 < CO1 *	/	ns
Mn	IR = BR < CO *	BR1 < CO1 *	/	ns
Ni	ns	BR1 < CO1 *	/	ns
Pb	ns	ns	/	ns
Se	ns	ns	/	BR2 < BR1 *
Zn	ns	ns	/	ns

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Tableau 4.19 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces de la nérite *Nerita albicilla*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Eléments traces	Gradient général	Gradient GN	Gradient GS	GN *vs.* GS
Ag	IR < BR = CO *	IR1 < BR1 = CO1 *	ns	CO2 < CO1 ***
As	ns	ns	ns	ns
Cd	ns	ns	ns	ns
Co	ns	ns	ns	ns
Cr	ns	ns	ns	ns
Cu	IR < CO **	IR1 < CO1 **	ns	ns
Fe	ns	ns	ns	ns
Hg	IR < CO ***	IR1 < BR1 < CO1 **	CO2 < IR2 ***	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 ***
Mn	ns	ns	ns	ns
Ni	ns	ns	ns	ns
Pb	ns	ns	ns	ns
Se	BR < CO *	ns	ns	ns
Zn	ns	ns	ns	ns

*Note : ns = non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Fluctuations temporelles

Les concentrations en éléments traces des invertébrés varient peu en fonction de la saison (Tab. 4.20). Les quelques fluctuations temporelles significatives observées soulignent de plus fortes concentrations à la saison chaude qu'à la saison fraîche pour la plupart des éléments (Ag, As, Cu, Hg et Ni, ANOVA, $p < 0,05$), ou le profil inverse en de plus rares cas (Cd et Pb, ANOVA, $p < 0,05$). Certains invertébrés tels que l'échinide *Echinometra mathaei* présentent des concentrations variables pour plusieurs éléments, tandis que chez d'autres comme le troca *Tectus niloticus* aucune variation n'est détectée (Tab. 4.20). Les résultats mettent également en évidence le fait que tous les groupes trophiques sont concernés, des invertébrés herbivores (*T. niloticus*) à ceux à tendances carnivores (*E. mathaei*). En revanche, ces patrons saisonniers se limitent aux sites intermédiaires et barrières, puisqu'aucune différence de concentration significative n'est observée aux sites côtiers (ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 4.20).

Tableau 4.20 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations en élément traces de différents invertébrés récifaux. Les significativité des différences de concentrations entre les deux saisons (fraîche : SF et chaude : SC) ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Invertébrés	Eléments traces	Sites	Variation
Grapsus albolineatus	Pb	BR / BR1	SC < SF ***
	Ni	IR1	SF < SC *
Echinometra mathaei	Cd	BR1	SC < SF ***
	Ag, As, Cu	BR2	SF < SC ***
Nerita albicilla	Hg	IR2	SF < SC *
Nerita plicata	Hg	IR / IR2	SF < SC *
Tectus niloticus	tous	tous	ns

*Note : ns = non significatif ; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.*

IV-4 DISCUSSION

IV-4.1 La diversité et la complexité des relations trophiques chez les consommateurs

Les assemblages d'invertébrés et de poissons des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie révèlent une large gamme de signatures isotopiques en carbone et en azote. Ces résultats mettent en évidence la grande diversité de régimes alimentaires de ces organismes, qui dépendent de multiples sources de MO, comme cela a déjà été observé par ailleurs dans le Pacifique ou en Méditerranée (Pinnegar et Polunin 2000 ; Darnaude 2003 ; Carassou *et al.* 2008 ; Mercader 2013 ; Cresson 2013 ; Letourneur *et al.* 2013). L'isotope stable de l'azote est communément employé comme approximation du niveau trophique des organismes (Owens 1987 ; Cabana et Rasmussen 1994 ; Vander Zanden et al 1997 ; Kline et Pauly 1998). L'étendue des signatures en azote des invertébrés et des poissons récifaux ($\Delta\delta^{15}N_{invertébrés}$ = 8,32 ‰ *vs.* $\Delta\delta^{15}N_{poissons}$ = 6,35 ‰) souligne donc la grande amplitude de leurs niveaux trophiques. Par ailleurs, les invertébrés étudiés semblent exploiter une plus grande diversité de ressources trophiques que les poissons récifaux ciblés (les proies potentielles des poissons anguilliformes), comme en témoigne l'étendue de leurs signatures en carbone ($\Delta\delta^{13}C_{invertébrés}$ = 14,04 ‰ *vs.* $\Delta\delta^{13}C_{poissons}$ = 8,62 ‰).

La composition isotopique des consommateurs résulte, pour une large partie, directement de leur alimentation. La distinction des consommateurs récifaux en fonction de leur régime alimentaire constitue donc une approche appropriée pour étudier les relations trophiques entre les organismes. La phylogénie joue *a priori* un rôle plus mineur, moins important pour les consommateurs que dans le cas des sources de MO (*cf.* III-4.2.a). Il est pourtant nécessaire de se référer à la taxonomie pour décrire au mieux les relations trophiques liant les organismes au sein des communautés. C'est pourquoi ces deux approches complémentaires sont employées ici. Il est également primordial de noter que les conclusions se limitent aux échantillons collectés dans le cadre de cette étude.

IV-4.1.a Intérêts de l'approche trophique

L'utilisation conjointe des traceurs isotopiques du carbone et de l'azote permet une bonne discrimination des consommateurs récifaux en fonction de leur groupe trophique déterminé sur la base d'analyses stomacales. Le traceur $\delta^{15}N$ est particulièrement adapté pour

différencier les groupes trophiques bien distincts. C'est le cas chez les invertébrés, dont les trois grands groupes trophiques identifiés (les herbivores, les omnivores-détritivores et les carnivores) sont clairement séparés par leurs signatures moyennes en azote. Cependant, l'efficacité de ce traceur diminue légèrement dès lors que les groupes trophiques sont plus nombreux et se recoupent davantage, comme cela est mis en évidence chez les poissons. En effet, le $\delta^{15}N$ discrimine clairement les groupes trophiques les plus éloignés, tels que les macroherbivores et les microherbivores des zooplanctonophages et des piscivores, mais s'avère moins efficace dans la différenciation des groupes trophiques intermédiaires plus proches (les microcarnivores, les macrocarnivores et les corallivores), ce qui suggère un régime alimentaire « mixte » chez ces poissons.

Le traceur $\delta^{13}C$ est un peu moins pertinent que le $\delta^{15}N$; la multitude et le recouvrement isotopique des sources d'alimentation consommées par les différents groupes trophiques rendent le signal confus et difficile à interpréter. Ainsi, lorsque les groupes trophiques définis sont très généraux, comme c'est le cas pour les invertébrés, les signatures moyennes en carbone sont trop proches et se recoupent trop pour être clairement discriminantes. En revanche, la détermination de groupes trophiques plus spécifiques peut permettre une meilleure caractérisation par le traceur en carbone. Chez les poissons par exemple, les espèces zooplanctonophages sont clairement distinguées des autres types alimentaires par leurs signatures très appauvries en carbone. De même, les poissons microherbivores se différencient, ce qui suggère également une dépendance envers des ressources alimentaires assez spécifiques. Pour les autres catégories, dont les signatures en carbone sont moins caractéristiques, elles ne peuvent être clairement séparées (corallivores, marcroherbivores, microcarnivores, macrocarnivores). L'utilisation de ressources trophiques en partie communes ou proches quant à leurs caractéristiques est très probable.

L'adéquation entre les données isotopiques et celles issues des contenus stomacaux, utilisées pour définir les groupes trophiques, est globalement bonne. Toutefois, les limites de discrimination des groupes trophiques par les isotopes stables met l'accent sur deux points importants à considérer, et qui seront plus amplement développés par la suite (*cf.* IV-4.1.c). Tout d'abord, l'attribution d'un groupe trophique à partir de données de contenus stomacaux mène inévitablement à des erreurs de catégorisation de certains organismes vis-à-vis du signal isotopique obtenu. Enfin, il est pratique mais peu rigoureux dans l'absolu de vouloir classer

les organismes dans des groupes trophiques délimités, la plupart des organismes appartenant à au moins deux de ces groupes.

IV-4.1.b Intérêts de l'approche taxonomique

La plupart des grands groupes taxonomiques rassemblent des organismes représentant un large panel de régimes et de modes alimentaires. L'approche taxonomique semble donc à première vue moins pertinente que l'utilisation des groupes trophiques pour décrire les relations trophiques liant les organismes au sein des communautés. Elle se révèle cependant complémentaire de l'approche trophique et indispensable pour édifier une architecture précise des réseaux trophiques. Selon le niveau taxonomique choisi, le degré d'information délivré par les données isotopiques varie, comme le souligne l'exemple des invertébrés.

La distinction des invertébrés en grands groupes taxonomiques (crustacés, mollusques gastéropodes, échinodermes et annélides polychètes) permet de confirmer la grande diversité des régimes alimentaires et des sources de matière organique exploitées, quel que soit le groupe considéré. Les crustacés, les annélides tout comme les gastéropodes révèlent une large gamme de signatures en azote. De même, les crustacés, les échinodermes et les gastéropodes présentent tous des signatures en carbone très variables. Par conséquent, ce niveau taxonomique ne permet pas de différencier clairement les invertébrés sur la base de leurs signatures isotopiques et donc de proposer des hypothèses claires quant aux relations trophiques qui les lient. Les quelques différences observées soulignent tout de même des tendances. Ainsi, la plupart des gastéropodes étudiés présentent les signatures en carbone les plus élevées, ce qui suppose une dépendance envers des sources de matière organique principalement issues des voies de transfert benthiques, puisque les plantes et les invertébrés associés aux chaînes alimentaires benthiques sont généralement enrichis en ^{13}C et facilement distingués du plancton appauvri en ^{13}C (Jennings *et al.* 1997). De même, l'ensemble des échinodermes échantillonnés se distinguent par leurs signatures en azote particulièrement élevées, soulignant le haut niveau trophique des espèces considérées dans cette étude. Ce dernier cas, particulièrement intéressant, sera plus amplement discuté par la suite (*cf.* IV-4.2.b).

La description des invertébrés à un plus faible niveau taxonomique (« sous-groupes ») permet une meilleure discrimination de ceux dont les profils trophiques divergent. C'est

notamment le cas chez les crustacés présentant les signatures en carbone les plus distinctes, tels que les microcrustacés (les amphipodes, les mysidacés, les crevettes) et les grands crabes (des genres *Grapsus* et *Eriphia)*. Les premiers sont les crustacés les plus appauvris en ^{13}C, ce qui témoigne de leur dépendance majoritaire à des sources de matière organique issues principalement de la voie planctonique (voir ci-dessus, Jennings *et al.* 1997). Les seconds ont une signature nettement plus enrichie en ^{13}C, ce qui souligne un fonctionnement essentiellement benthique. Certains crustacés sont également différenciés en fonction de leurs signatures en azote, apportant une indication sur leur régime alimentaire. Les microcrustacés, de nouveau, sont les plus appauvris en ^{15}N et donc de niveaux trophiques bas. Ils s'opposent à certains petits crabes enrichis en ^{15}N de niveaux trophiques élevés (*Leptodius cf. sanguineus*). Quelques gastéropodes se distinguent également par des profils en azote bien distincts, tels que les strombes de bas niveau trophique ($\delta^{15}N \sim 3{,}04$ ‰) ou les murex de niveau trophique élevé ($\delta^{15}N \sim 7{,}08$ ‰). Néanmoins, la discrimination par le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ de l'ensemble des invertébrés reste assez faible à ce niveau taxonomique, puisque seuls les groupes présentant des spécificités alimentaires sont mis en avant. Dans le cas des échinodermes par exemple, ce niveau ne permet pas d'examiner de différences entre les astéries, les échinides et les ophiures, quel que soit le traceur considéré.

Enfin, à plus fine échelle taxonomique, d'importantes différences de signatures isotopiques existent. L'utilisation de sources de MO divergentes est clairement démontrée entre certains taxons de crustacés (isopodes *vs.* autres microcrustacés), mais également entre les différentes espèces d'échinodermes. De même, une variabilité interspécifique des niveaux trophiques chez les petits crabes, les pagures, les cérithes et les nérites est mise en évidence. L'ensemble de ces résultats met l'accent sur l'importance de considérer le plus faible niveau taxonomique possible, l'espèce, dans l'étude des relations trophiques existantes au sein des communautés. Afin de développer cet argument, prenons à titre d'exemple le groupe des annélides polychètes présenté dans cette étude. L'identification trop générale de ce groupe d'invertébrés ne permet pas de déterminer précisément leur rôle trophique au sein des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Or, l'importance du rôle trophique de ces organismes est probable, comme cela a été souligné dans de précédentes études dans lesquelles plusieurs espèces et plusieurs catégories trophiques ont été étudiées (*cf.* IV-4.2, Darnaude *et al.* 2004a ; Carlier *et al.* 2006, 2007 ; Bautista-Vega *et al.* 2008). La taille des organismes est aussi un facteur fondamental, influençant la structure et la fonction des

réseaux trophiques (Elton 1927). Les prédateurs sont généralement plus grands que leurs proies, et la position trophique augmente souvent avec la taille du corps dans une chaîne alimentaire (Cohen *et al.* 1993 ; France *et al.* 1998 ; Jennings *et al.* 2001 ; Woodward et Hildrew 2002 ; Jennings et Mackinson 2003). Ce paramètre n'a pas été mesuré chez les invertébrés de cette étude, mais peu vraisemblablement expliquer en partie les variations interspécifiques observées.

Il y a généralement de grandes différences écologiques liées à la phylogénie chez les poissons, chaque famille et chaque espèce au sein d'une famille ayant des besoins spécifiques intrinsèques (Kulbicki *et al.* 2005). Néanmoins, dans le cas des familles ciblées ici, seules quelques-unes se démarquent des autres par leurs signatures isotopiques. Certaines se caractérisent par l'exploitation de sources de matière organique d'origines distinctes (les Pomacentridae, Pomacanthidae et Cirrhitidae appauvris en ^{13}C et les Scaridae, Monacanthidae enrichis en ^{13}C), alors que d'autres se différencient par leur niveau trophique (les Scaridae, Acanthuridae et Blenniidae appauvris en ^{15}N et les Apogonidae, Chaetodontidae et Cirrhitidae enrichis en ^{15}N).

Comme l'a suggéré Kulbicki *et al.* (2005), les différences de régimes alimentaires entre espèces d'une même famille peuvent également être importantes. Dans le cas présent, les divergences interspécifiques de signatures isotopiques sont très marquées chez les familles regroupant plusieurs genres (les Pomacentridae, les Apogonidae et les Acanthuridae), mais peuvent aussi exister au sein d'un seul genre comme c'est le cas chez les Pinguipedidae. De telles divergences dans les régimes alimentaires ont été par exemple mises en évidence chez les Acanthuridae, pour lesquels deux espèces s'alimentent sur les mêmes substrats (*Acanthurus lineatus* et *Ctenochaetus striatus*) pour accéder pourtant à des composants alimentaires très différents (Choat 1991 ; Purcell et Bellwood 1993 ; Choat *et al.* 2002). Certains genres sont aussi connus pour présenter des régimes alimentaires très diversifiés (le genre *Naso*, Choat *et al.* 2002). *A contratrio*, des groupes phylogénétiquement distincts, présentant des différences de morphologies et de comportements alimentaires (« suçeur » ou « racleur »), peuvent converger en termes de régimes alimentaires et de mode de transformation des aliments (*Ctenochaetus striatus* et *Scarus schlegeli*, Choat *et al.* 2002).

IV-4.1.c Apports des isotopes stables: réévaluation des groupes trophiques

Les analyses isotopiques ont rapidement mis en exergue les limites liées aux méthodes d'analyse classiques utilisées dans l'étude des relations trophiques, apportant une description complémentaire à celle de l'image instantanée et donc partielle des contenus stomacaux (Pinnegar et Polunin 2000). Cet outil performant s'avère particulièrement intéressant dans le cas des crustacés par exemple, pour lesquels l'identification des articles alimentaires est parfois très difficile, en raison notamment de la petite taille des estomacs et des proies ingérées, de la mastication avancée des aliments, ou encore du taux de digestion rapide de ceux-ci (Brown *et al.* 1992 ; Kyomo 1992). De études précédentes ont également démontré les limites de la méthode des contenus stomacaux chez les poissons, en soulignant une mauvaise interprétation des positions et des régimes trophiques de ces organismes, en particulier dans le cas des poissons les plus généralistes et des espèces s'alimentant de détritus (Malej *et al.* 1993 ; Carassou *et al.* 2008 ; Greenwood *et al.* 2010). Le cas des poissons herbivores en est un très bon exemple : le contenu stomacal de certaines espèces apparaît souvent comme une masse homogène qui est au mieux décrite comme étant "de la matière organique non identifiée". Même si l'étude des parenchymes peut se révéler très efficace, elle n'en reste pas moins fastidieuse. Par conséquent, il est difficile de déterminer l'origine de ce matériel alimentaire et de classer les espèces en fonction de leur niveau trophique (Choat *et al.* 2002).

Dans l'étude des relations trophiques entre organismes d'un écosystème, les consommateurs sont généralement placés dans un groupe trophique particulier, plus ou moins précis et déterminé à partir de l'aliment principal composant leur régime alimentaire. Or, au regard de la complexité éventuelle des interactions constituant les réseaux trophiques, les consommateurs ne peuvent pas toujours être réduits à des catégories trophiques généralisées et délimitées. Il est par exemple difficile, sinon erroné, de classer les consommateurs benthiques en catégories trophiques simples (herbivores, carnivores, détritivores) dans la mesure où peu d'organismes se nourrissent sélectivement à partir d'un unique composant du réservoir particulaire (Darnaude 2003). Bien que cette pratique soit nécessaire pour décrire plus simplement les réseaux trophiques, elle induit des biais dans de nombreux cas qu'il convient de discuter. Tout d'abord, certains organismes (et en particulier les invertébrés) sont très difficiles à classer avec certitude. Les informations disponibles dans la littérature, quand elles existent, sont souvent bien trop lacunaires ou générales, fournissant aucun ou peu de

détails sur la diversité des modes et des régimes alimentaires, en particulier chez les espèces tropicales. Ensuite, certains consommateurs sont mal classés compte tenu de la disparité qu'il peut exister entre les données issues des contenus stomacaux et celles issues de l'isotopie. Ces écarts résultent en partie de la différence fondamentale qu'il existe entre les deux méthodes : alors que la première informe sur une alimentation ingérée, la seconde reflète l'alimentation assimilée par l'organisme. Enfin, le fait même de classer les consommateurs en groupes trophiques induit un biais non négligeable sur l'interprétation des interactions trophiques, même entre deux consommateurs de même niveau trophique. La délimitation de grandes catégories trophiques basées sur des types de proies majeurs, comme on le fait habituellement pour les poissons de récif (Kulbicki 1991), peut par exemple cacher d'importantes différences entre les proies ciblées (Kulbicki *et al.* 2005). Il est donc pratique de classer les organismes en catégories trophiques pour observer des tendances générales, mais cela doit s'accompagner d'un examen à plus fine échelle. Or, les analyses isotopiques ne permettent justement pas à elles seules d'obtenir des conclusions précises à l'échelle de l'espèce, ce qui confirme l'intérêt de coupler cette méthode à celle plus traditionnelle des contenus stomacaux.

Tous les points discutés précédemment justifient la nécessité de vérifier l'adéquation entre les groupes trophiques attribués aux consommateurs récifaux et leurs signatures isotopiques. Dans de nombreux cas, les données isotopiques confirment les conclusions obtenues par l'analyse des contenus stomacaux. Mais les deux méthodes s'accordent surtout sur le classement des consommateurs de régimes alimentaires très différents ou caractéristiques. Ainsi, les invertébrés herbivores et carnivores sont généralement bien discriminés. De même, la plupart des poissons herbivores et zooplanctonophages sont correctement classés, ce qui confirme les conclusions de Carassou *et al.* (2008). En revanche, dès lors que les régimes alimentaires sont plus complexes à identifier, comme c'est le cas chez les organismes opportunistes, des disparités entre les méthodes apparaissent.

Les données isotopiques obtenues permettent de modifier ou de préciser le régime alimentaire de certains organismes. Une réévaluation des groupes trophiques est alors parfois nécessaire. Parmi les invertébrés, deux espèces de nérites (*Nerita albicilla* et nérite sp5) initialement classées comme herbivores révèlent des signatures en azote relativement élevées suggérant des tendances à l'omnivorie ($\delta^{15}N \sim 5{,}21$ ‰). De même, le régime alimentaire de plusieurs invertébrés identifiés comme omnivores s'est précisé, les reclassant parmi les

organismes herbivores (les petits pagures pagure sp2, sp3 et le cérithes *Clypeomorus batillariaeformis*) ou carnivores (les petits crabes *Leptodius cf. sanguineus*, crabe sp5, crabe sp6). Les nasses et l'astérie *Fromia milleporella* qui présentent des signatures en azote trop faibles ($\delta^{15}N \sim 5{,}20$ ‰) pour être les carnivores supposés ont aussi été reconsidérées, en tant qu'organismes omnivores. Enfin, le statut du régime alimentaire à tendance carnivore des deux espèces d'échinides (*Echinometra mathaei* et *Parasalenia gratiosa*), généralement qualifiées d'herbivores, est confirmé par leurs signatures en azote élevées ($\delta^{15}N \sim 6{,}95$ ‰).
Parmi les poissons, le groupe des microherbivores soulève des interrogations, avec certaines espèces de Pomacanthidae (*Centropyge bispinosus et C. tibicen*) et de Pomacentridae (*Chrysiptera rex, Stegastes nigricans et S. fasciolatus)* proches des signatures de microcarnivores, et d'autres Pomacanthidae à tendance zooplanctonophage (*C. flavissimus*). *A contrario*, certaines espèces de niveaux trophiques normalement élevés, tels que des poissons classés parmi les corallivores (le Mocacanthidae *Oxymonacanthus longirostris*) ou les macrocarnivores (Labridae : *Cheilinus chlorourus,* Platycephalidae : *Thysanophrys chiltonae*, Pinguipedidae : *Parapercis hexophthalma*), révèlent en fait des signatures en azote plus faibles qu'attendues. Ces résultats confirment de nouveau les conclusions de Carassou *et al.* (2008), signalant l'exploitation par ces poissons d'une gamme de sources alimentaires plus diversifiées que suspecté par les études de contenus stomacaux, et par conséquent un comportement alimentaire plutôt omnivore.

Les données isotopiques permettent également d'informer sur le régime alimentaire jusqu'alors indéterminé de certains consommateurs et de leur attribuer un groupe trophique (les microcrustacés et les annélides polychètes chez les invertébrés / les espèces *Opistognathus* sp., *Cheilodipterus singapurensis*, *Cypho purpurascens* et *Parapercis australis* chez les poissons, *cf.* IV-4.2). Cependant, ces réajustements doivent être confirmés par la détermination du niveau trophique de ces organismes, un point qui sera développé dans le chapitre VI.

IV-4.2 Structure trophique des communautés faunistiques récifales

IV-4.2.a Utilisation des ressources trophiques par les consommateurs récifaux

Les consommateurs des écosystèmes récifo-lagonaires divergent par l'origine des sources de matière organique dont ils dépendent. La reconstitution des réseaux trophiques

impliquant ces organismes met en évidence l'utilisation de trois ressources trophiques principales (Fig. 4.10):

- les sources de signatures isotopiques intermédiaires ($\delta^{13}C$ entre -14,50 et -11,50 ‰) telles que les macroalgues des genres *Acanthophora*, *Cystoseira*, *Sargassum* ou certaines *Halimeda* et la matière organique sédimentaire ;
- les producteurs primaires de signature isotopiques appauvries en ^{13}C ($\delta^{13}C \sim$ -18,50 ‰) tels que le turf et d'autres macroalgues du genre *Halimeda* (*H. opuntia* et *H. heteromorpha*) ;
- la matière organique particulaire, également appauvrie en ^{13}C ($\delta^{13}C \sim$ -19,50 ‰) mais plus riche en ^{15}N ($\delta^{15}N \sim$ 4,50 ‰).

Le recouvrement des signatures en carbone des consommateurs avec celles des sources n'est que partiel ($\delta^{13}C_{consommateurs}$ de -18,00 à -8,50 ‰ *vs.* $\delta^{13}C_{sources}$ de -19,50 à -5,00 ‰, Fig. 4.10). Les sources les plus enrichies en ^{13}C (espèces des genres *Liagora* et *Padina* et les phanérogames marines) ne participent donc probablement que de façon minoritaire ou indirecte (par la voie détritique) à l'approvisionnement en MO des réseaux trophiques étudiés (*cf.* VI-1.2).

Globalement, beaucoup d'invertébrés échantillonnés présentent des signatures enrichies en ^{13}C, tandis que de nombreuses espèces de poissons présentent des signatures appauvries. Plus précisément, les sources de MO prises en compte les plus enrichies en ^{13}C (phanérogames, padines et *Tubinaria*) alimentent principalement des invertébrés (groupes A et B, Fig. 4.10), alors que celles qui sont très appauvries en ^{13}C (MOP) semblent majoritairement influer sur les poissons (groupe 3 principalement, Fig. 4.10). Ce « décalage » trophique entre invertébrés et poissons de signatures en carbone les plus éloignées suggère une dépendance de ces consommateurs à des voies de transfert de matière organique différentes. Mais une grande partie des consommateurs étudiés sont également basés sur les mêmes ressources trophiques (sources de C intermédiaires). Les caractéristiques isotopiques de ces consommateurs supposent d'ailleurs que certains invertébrés (groupes C et D, Fig. 4.10) constituent des proies potentielles d'une grande partie des poissons (groupes 1 et 2, Fig. 4.10). Ces points dévoilent une partie de la structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens et seront davantage évoqués dans le chapitre VI.

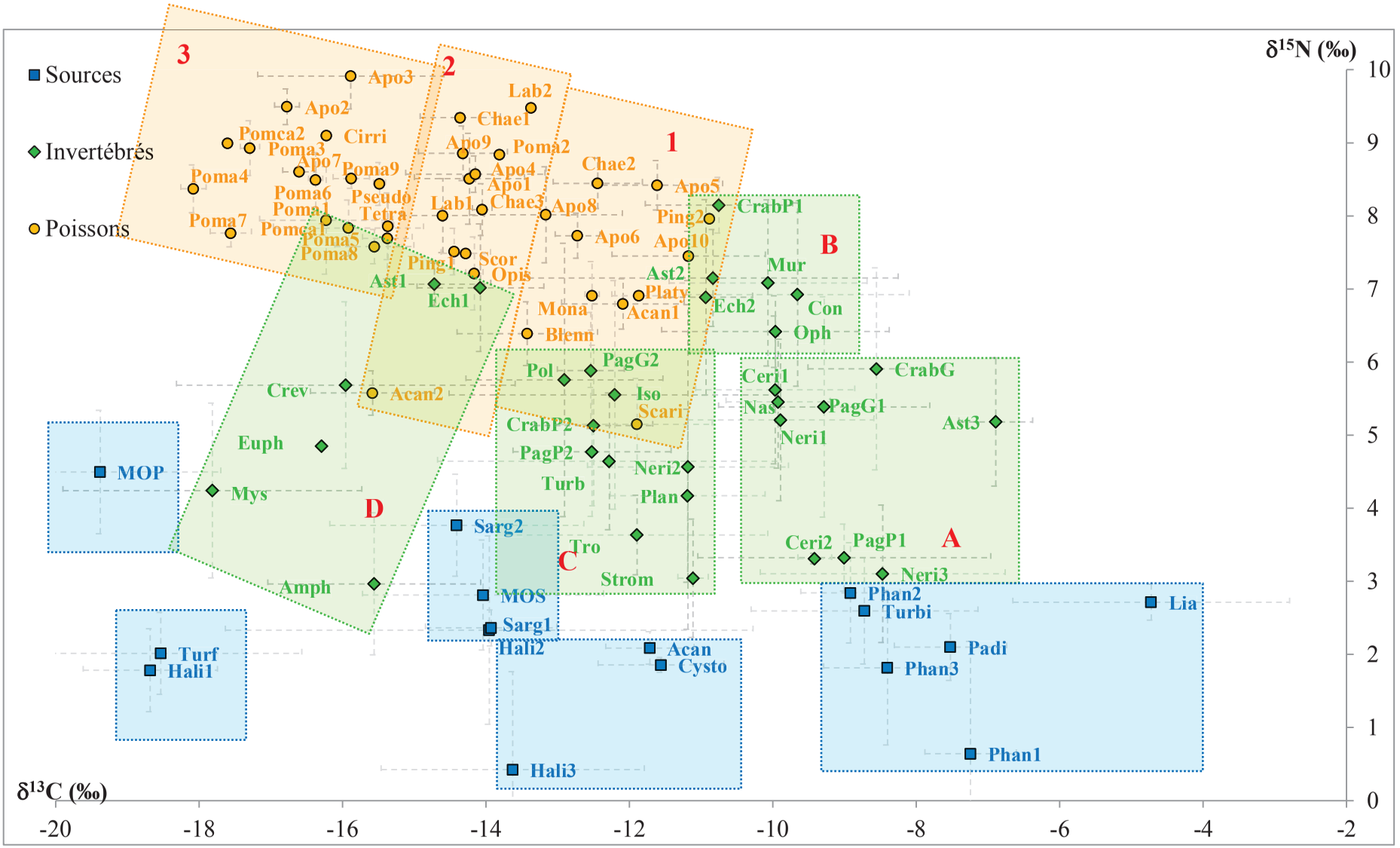


Figure 4.10 : Représentation graphique des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO, des invertébrés et des poissons des écosystèmes récifaux du lagon Sud de Nouvelle-Calédonie (tous sites confondus). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les rectangles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes obtenus pas les analyses CAH.

IV-4.2.b Régimes alimentaires des invertébrés

Les herbivores

Le groupe des herbivores rassemble les invertébrés dont les $\delta^{15}N$ sont globalement faibles (entre 3,00 et 4,60 ‰). Des différences isotopiques tendent à séparer les herbivores en deux niveaux trophiques distincts. Le premier niveau trophique englobe les invertébrés les plus appauvris en ^{15}N, qui correspondent *a priori* aux herbivores stricts ne consommant que des producteurs primaires. Sont comptés parmi ces herbivores stricts : trois espèces de nérites (*Nerita* sp1, sp3 et sp6), les strombes (*Conomurex luhuanus* et strombe sp1), le troca *Tectus niloticus*, deux espèces de cérithes (*Clypeomorus batillariaoformis*), deux espèces de petits pagures (Pagure sp2 et sp3) et les amphipodes. L'utilisation des isotopes stables confirme dans certains cas le régime alimentaire des organismes comme le troca ou les strombes. Cet outil pointe également dans d'autres cas des divergences nettes avec les données issues des contenus stomacaux, comme évoqué précédemment (les cérithes et les pagures). L'examen de leurs signatures en carbone permet de mettre en évidence que ces supposés herbivores stricts s'alimentent sur des ressources trophiques différentes.

Les signatures en carbone très fortes des nérites, des cérithes et des petits pagures ($\delta^{13}C \sim$ -9,00 ‰) impliquent une consommation majoritaire de sources très enrichies en ^{13}C, telles que les phanérogames marines, les padines, les macroalgues du genre *Turbinaria* (*cf.* III.3.2.a), ou encore d'autres macrophytes indéterminées de signatures en $\delta^{13}C$ voisines. Par comparaison, les strombes et le trocas *T. niloticus* ($\delta^{13}C \sim$ -11,50 ‰) semblent dépendre de sources de signatures en carbone intermédiaires, comme par exemple les macroalgues des genres *Cystoseira*, *Acanthophora*, ou certaines *Halimeda*. Dans le cas du troca *T. niloticus*, ces résultats concordent avec ceux issus des contenus stomacaux, décrivant un régime alimentaire principalement basé sur la consommation de cyanobactéries (Cyanophycés), de petites macroalgues (Phéophycés) et de diatomées benthiques (Asano 1944 ; Lemouellic et Chauvet 2008). Il en est de même pour les strombes, décrits comme broutant les macroalgues filamenteuses et les microalgues attachées à divers substrats (Salvat *et al.* 1988 ; Savazzi 1991). Enfin, compte tenu de leur faible valeur de $\delta^{15}N$ (~ 3,00 ‰), les amphipodes ont été classés parmi ce premier niveau trophique des herbivores. Ces mésoherbivores consomment généralement les végétaux (ou leurs épiphytes) dont ils sont les hôtes (Duffy 1990). Bien que les habitudes alimentaires de la plupart de ces microcrustacés soient mal connues, ceux qui ont été étudiés présentent en général une association avec des Ochrophytes telles que les

macroalgues des genres *Sargassum* ou *Dyctiota* (Hay *et al.* 1987, 1990 ; Duffy 1990 ; Poore et Steinberg 1999 ; Cruz-Rivera et Hay 2000). Or, leur signature en carbone, relativement basse ($\delta^{13}C$ ~ -15,50 ‰), témoigne de l'utilisation de ressources trophiques encore différentes de celles des autres invertébrés herbivores, comme par exemple les macroalgues des genres *Sargassum* et *Halimeda* ou éventuellement les macrophytes composant le turf algal.

Le second niveau trophique rassemble des herbivores de $\delta^{15}N$ plus élevés se rapprochant du groupe trophique supérieur (les omnivores détritivores) et pour qui l'herbivorie stricte est sérieusement remise en question. Ce sont les planaxides, la nérite *Nerita plicata*, les turbos et les mysidacés. Le mode alimentaire de type « brouteur » des gastéropodes, *via* l'utilisation d'une radula, limite leur spectre alimentaire. Ces invertébrés consomment principalement des macroalgues et le film détritique recouvrant le substrat, constitué de microalgues et de détritus divers (Houbrick 1987). La consommation de détritus organiques et de matière animale issue de l'ingestion des épibiontes présent sur les algues pourrait expliquer l'augmentation du $\delta^{15}N$ de ces gastéropodes. L'utilisation de sources végétales de signatures isotopiques plus riches en ^{15}N peut également être une explication plausible. Les signatures en carbone de ces herbivores opportunistes témoignent de nouveau de l'utilisation de ressources trophiques distinctes selon les invertébrés. Les gastéropodes présentent tous des valeurs de $\delta^{13}C$ intermédiaires, bien que celle des turbos soit légèrement plus basse (~ -12,50 ‰) que celles des planaxides et de la nérite *Nerita plicata* (~ -11,00 ‰). Les apports végétaux ou détritiques provenant de l'utilisation de sources telles que les macroalgues des genres *Sargassum*, *Cystoseira* et *Acanthophora*, ou encore de la MOS pourraient concorder.

Enfin, compte tenu de leur valeur de $\delta^{15}N$ (~ 4,20 ‰), les mysidacés étudiés ont également été classés parmi les herbivores. Ils se distinguent des autres herbivores par des valeurs de $\delta^{13}C$ très faibles (~ -17,80 ‰), soulignant un mode alimentaire totalement différent principalement basé sur la consommation de phytoplancton. Ces observations correspondent avec la description du régime alimentaire de certaines espèces de mysidacés se nourrissant de diatomées ($\delta^{13}C$ de *Skeletonema costatum* ~ -20 ‰, Webb *et al.* 1988 ; Gearing *et al.* 1984). Toutefois, leur niveau trophique moyen plutôt élevé concorde également avec le portrait d'un régime alimentaire omnivore dépeint par d'autres auteurs, qui décrivent un large panel d'aliments incluant les algues, les diatomées, les dinoflagellés, les copépodes, d'autres crustacés, ou encore du matériel détritique (Mauchline 1980). Comme le soulignent de

nombreuses études, la plupart des consommateurs primaires benthiques sont en réalité omnivores et consomment selon la disponibilité dans le milieu un mélange variable de microalgues, de détritus, de bactéries, d'organismes unicellulaires, mais aussi de petites espèces méiobenthiques ou des formes larvaires (Massé 1972 ; Haines et Montague 1979 ; Kuipers *et al.* 1981 ; Darnaude 2003).

Les omnivores-détritivores

Les omnivores-détritivores regroupent les invertébrés dont les $\delta^{15}N$ sont intermédiaires (entre 5,00 et 6,40 ‰). Il constitue le groupe le plus complexe, rassemblant des organismes aux modes et aux régimes alimentaires extrêmement diversifiés. Même si les valeurs isotopiques des invertébrés de ce groupe sont proches dans l'ensemble, deux degrés d'omnivorie peuvent tout de même être soulignés. La plupart des petits pagures (*Clibanarius cf. eurysternus*, *C. virescens*, *Petrolisthes lamarcki* et pagure sp4) et des petits crabes (*Pilumnus vespertilio*, *Thalamita cf. coeruleipes*, crabe sp1, sp2, sp3, sp4), mais également les euphausiacés et deux espèces de nérites (*Nerita albicilla* et *Nerita* sp5) présentent des signatures en azote plus proches de celles des herbivores. Les autres organismes révèlent au contraire des signatures en azote plus proches de celles des carnivores (les isopodes, les crevettes, les grands crabes, les grands pagures, les annélides polychètes, les ophiures, les nasses, l'espèce d'astérie *Fromia milleporella* et les espèces de cérithes *Clypeomorus brevis et* Cerithidae sp3).

Parmi les gastéropodes, les deux espèces de nérites, *N. albicilla* et nérite sp5, présentent une signature en carbone supérieure à celles de leurs congénères herbivores. Elles semblent donc exploiter une plus large gamme de ressources trophiques ou une gamme tout aussi restreinte mais d'origines différentes, en se nourrissant probablement également de matière animale détritique. Le niveau trophique de ces nérites est finalement proche de ceux des deux autres gastéropodes de ce groupe trophique, les espèces de cérithes *Clypeomorus brevis et* Cerithidae sp3 et les nasses. Les cérithes sont décrites comme étant des herbivores, détritivores et omnivores, se nourrissant de petites algues, de bactéries et de débris organiques présents sur substrat sableux ou corallien (Salvat *et al.* 1988). Les nasses quant à elles sont réputées pour être les « nettoyeurs des sédiments », puisque ce sont des invertébrés nécrophages consommant les charognes de poissons ou d'invertébrés (Salvat *et al.* 1988).

Dans les deux cas, ces invertébrés semblent exploiter des ressources trophiques plus nombreuses que soupçonnées, induisant des signatures en azote plus élevée chez l'espèce de cérithe et plus faible qu'attendu chez les nasses.

Les études sur les habitudes alimentaires des crustacés sont difficiles à mener, parce qu'ils utilisent plus d'une méthode d'alimentation (filtreurs, charognards, prédateurs) et diverses sources de nourriture (Sastry 1983 ; D'Abramo et Sheen 1991 ; Cresson 2013). Les crevettes pénéidés (Darbon 1975), les isopodes (Prus 1971 ; Carefoot 1973), les grapsidés et autres crabes (Hill 1976 ; Kyomo 1992) sont par exemple principalement omnivores avec une tendance à l'herbivorie. Bon nombre d'auteurs considèrent en fait que les crustacés sont des prédateurs généralistes capables de consommer de petits invertébrés benthiques (gastéropodes, bivalves) et qui peuvent compléter leur besoins nutritionnels avec des détritus végétaux ou des cadavres d'animaux plus gros (Hunter 1999 ; Kyomo 1999 ; Goñi *et al.* 2001 ; MacArthur *et al.* 2011). Des profils trophiques peuvent toutefois être proposés concernant les crustacés échantillonnés dans le cadre de cette étude. Les pagures sont généralement considérés comme des organismes détritivores omnivores (Ingle et Christiansen 2004) : ils peuvent filtrer ou récupérer à l'aide de leurs pinces certains aliments et sont également parfois des prédateurs opportunistes (Lancaster 1988). Les résultats isotopiques mettent en évidence des niveaux trophiques légèrement plus hauts chez les grands pagures ($\delta^{15}N \sim 5{,}50$ ‰) que chez les petits pagures ($\delta^{15}N \sim 4{,}80$ ‰). L'utilisation plus courante de la prédation comme mode d'alimentation chez les grands pagures peut être envisagée pour expliquer cette différence, même si ce mode d'alimentation reste probablement occasionnel chez ces espèces de signatures en azote plutôt faibles. En outre, les pagures *Dardanus scutellatus* et *Dardanus* sp. semblent s'alimenter à partir de sources de MO différentes des autres espèces de pagures (plus enrichies en ^{13}C), ce qui confirme la diversité des ressources trophiques de ces crustacés.

Comme pour les pagures, les signatures en azote des brachyoures sont légèrement plus élevées chez les grands crabes ($\delta^{15}N$ de 5,90 ‰) que chez les petits ($\delta^{15}N \sim 5{,}20$ ‰). Cela suppose de nouveau une prédation ponctuelle éventuellement plus répandue chez les grands crabes. L'espèce de grand crabe *Eriphia sebana* par exemple, est connue pour se nourrir principalement de mollusques, même si son régime alimentaire reste très généralisé (Vermeij 1977). En comparaison, l'espèce de petit crabe *Pilumnus vespertilio* est omnivore avec une tendance plus marquée vers des habitudes alimentaires herbivores (Kyomo 1999). Plus de 22 espèces d'algues ont été identifiées dans la composition de son régime alimentaire, bien que

la prédation d'invertébrés (ophiures, pagures, gastéropodes et bivalves) dans des proportions beaucoup plus faibles ait également été mentionnée (Madoka et Watanabe 1992 ; Kyomo 1999). Les algues sont riches en calcium et en d'autres éléments essentiels, mais généralement pas en azote (Paine et Vidas 1969). Les apports en aliments d'origine animale augmentent donc très probablement les ressources azotées et améliorent les besoins nutritionnels des organismes.

Enfin, les microcrustacés présentent également une grande variété de régimes alimentaires. Selon leurs signatures en azote moyennes, les euphausiacés sont des omnivores à tendances herbivores, tandis que les isopodes et les crevettes sont des omnivores à tendances plutôt détritivores-carnivores. Les voies de transfert de la MO dans lesquelles ils sont impliqués divergent totalement. Alors que les isopodes ($\delta^{13}C$ de -12,20 ‰) dépendent de ressources trophiques visiblement benthiques, les euphausiacés et les crevettes ($\delta^{13}C$ ~ -16,00 ‰) s'alimentent de sources planctoniques telles que le phyto et le zooplancton (Fig. 4.10).

Les ophiures affichent un large éventail de types d'alimentation plutôt sélectifs (suspensivores, déposivores, nettoyeurs et prédateurs, Stöhr *et al.* 2012). La composition de leur régime alimentaire est très diversifiée en fonction des espèces (Warner 1982). Les espèces suspensivores se nourrissent de particules ou d'organismes en suspension dans l'eau (copépodes, appendiculaires), tandis que les déposivores captent les particules détritiques présentes à la surface du sédiment. Certaines espèces omnivores se nourrissent quant à elles à la fois de matière végétale et animale vivante (algues, polychètes) ou morte, alors que d'autres espèces carnivores sont prédatrices ou nécrophages (Stöhr *et al.* 2012 et références incluses). Cependant il est difficile de généraliser dans le cas des ophiures compte tenu des nombreux recoupements, à divers degrés, entre ces différents types trophiques (Stöhr *et al.* 2012). Les ophiures étudiées montrent les signatures en azote les plus fortes des invertébrés de ce groupe trophique ($\delta^{15}N$ de 6,20 ‰). Ces valeurs se rapprochent de celles de carnivores tels que les astéries, les murex ou les cônes. Une telle signature isotopique suggère un régime alimentaire de type détritivore, à tendance carnivore opportuniste. En outre, leurs signatures en carbone obtenues ($\delta^{13}C$ de -11,00 ‰) suggèrent une implication de ces organismes dans une voie de transfert de MO similaire à celle des carnivores cités précédemment, et issue de sources de MO riches en ^{13}C (Fig. 4.10).

Les carnivores

Les invertébrés carnivores présentent les valeurs de $\delta^{15}N$ les plus élevées (entre 7,0 et 8,0 ‰). Les analyses isotopiques confirment logiquement la carnivorie des cônes, des murex et des astéries, dont le comportement de prédateurs actifs a été amplement décrit. Les cônes chassent activement des polychètes, des mollusques et parfois même de petits poissons en foudroyant ces proies à l'aide d'un harpon venimeux (Salvat *et al.* 1988 ; Duda *et al.* 2001). Les murex consomment de nombreux groupes d'invertébrés, tels que les mollusques, les balanes, les annélides polychètes ou encore les éponges, et sucent le tissus de leur proies à l'aide d'une longue trompe (Salvat *et al.* 1988). Certaines espèces de murex corallivores sont notamment réputées pour les prélèvements et donc les dommages qu'elles causent sur les coraux (espèces du genre *Drupella*, Moyer *et al.* 1982 ; Boucher 1986 ; Turner 1994 ; McClanahan 1997). Les astéries sont des prédateurs actifs se nourrissant d'organismes fixés ou encroûtant (coraux, éponges, ascidies, balanes), d'annélides polychètes et préférentiellement de mollusques ou d'autres échinodermes tels que les oursins (Duggins 1983 ; Guille *et al.* 1986 ; Ruppert *et al.* 2004). Elles sont aussi réputées pour être des prédateurs opportunistes se comportant comme des charognards et consommant des cadavres et détritus organiques pour complémenter leurs besoins nutritionnels (Guille *et al.* 1986). Ces apports additionnels en ressources détritiques se reflètent dans les signatures en azote de la plupart des prédateurs carnivores étudiés, dont les valeurs sont assez proches de celles de détritivores avérés tels que les ophiures ($\delta^{15}N \sim 6{,}50$ ‰). Ces résultats témoignent donc de régimes alimentaires beaucoup plus variés chez les invertébrés carnivores que ce qui est communément supposé. En revanche, dans le cas de certaines espèces de petits crabes (*Leptodius cf. sanguineus*, Crabe sp5, Crabe sp6), présentant les plus fortes valeurs de $\delta^{15}N$ des invertébrés ($\delta^{15}N$ de 8,15 ‰), la carnivorie semble plus stricte.

Un cas très intéressant est à noter dans le contexte de cette étude : celui des échinides. Ces échinodermes sont généralement classés parmi les herbivores, et dépeint comme étant des brouteurs raclant les algues présentes sur le substrat corallien. Néanmoins, des cas avérés de carnivorie ont également été mis en évidence chez certaines espèces d'oursins (Wangensteen *et al.* 2011 et références incluses). Les deux espèces d'échinides prises en compte dans cette étude, *Parasalenia gratiosa* et *Echinometra mathaei*, ont été classées parmi les carnivores sur la base d'une étude bibliographique. Selon Guille *et al.* (1986), *P. gratiosa* est couramment observé à brouter les polypes de coraux tandis qu'*E. mathaei* se nourrit de divers organismes

encroûtant le corail. Toutefois, leur régime alimentaire n'est pas si clair. L'espèce *E. mathaei* par exemple consomme selon Khamala (1971) principalement des algues et des détritus. La présence de matériel calcaire corallien est également mentionnée, résultant soit du raclage des algues poussant sur les coraux morts, soit de la consommation des coraux eux même. Moore (1966) conclut finalement que cette espèce est en fait omnivore, comme la plupart des échinides. Les fortes signatures isotopiques en azote obtenues pour ces deux espèces d'échinides ($\delta^{15}N$ ~ 7,0 ‰) confirment et renforcent le profil opportuniste du régime alimentaire de ces échinides qui, en raclant le substrat ingèrent les organismes sessiles tels qu'éponges, bryozoaires ou coraux. En effet, ces deux espèces d'échinides ont un mode de vie plutôt cryptique et sont très inféodées à la matrice corallienne, puisqu'ils creusent des cavités dans le corail à l'aide de leurs dents et de leurs piquants pour s'y cacher et y résider (Guille *et al.* 1986). Il est donc très probable que ces invertébrés consomment des polypes de coraux et des organismes encroûtant le corail, tout comme la capture de débris flottants est envisageable (Guille *et al.* 1986). Ce dernier aspect de leur mode d'alimentation est par ailleurs en adéquation avec leurs signatures en azote qui sont proches de celles des organismes détritivores (ophiures).

La disparité existant entre les signatures en carbone des différents carnivores étudiées est également à noter. Tandis que la plupart d'entre eux présentent des signatures plutôt enrichies en ^{13}C ($\delta^{13}C$ entre -8,8 et -11,0 ‰), les deux astéries *Fromia cf. monilis* et *Gomophia egyptiaca* et l'échinide *E. mathaei* montrent des signatures appauvries en ^{13}C ($\delta^{13}C$ ~ -14,5 ‰). Ces observations suggèrent une implication des carnivores des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie dans au moins deux voies de transfert de MO différentes.

Les assemblages d'invertébrés regroupent de nombreux organismes dont les habitats et les régimes alimentaires sont d'une grande diversité. La gamme d'invertébrés étudiés dans le cas présent ne peut évidemment pas constituer une liste exhaustive des invertébrés des écosystèmes récifo-lagonaires. Par conséquent de nombreux autres organismes, dont les rôles écologique et trophique sont inconnus, n'ont pas été pris en compte. A titre d'exemple, aucun organisme filtreur tel que les mollusques bivalves, les ascidies ou encore les éponges n'a été considéré. Ces « opportunistes ultimes », capables d'utiliser l'ensemble des composantes de la MOP (Coma *et al.* 2001) prennent pourtant une place probablement primordiale dans les

réseaux trophiques récifo-lagonaires (*cf.* chap. VI-1.2). De même, de nombreux organismes de la matrice corallienne pouvant constituer des proies potentielles des poissons anguilliformes n'ont pu être échantillonnés (grosses crevettes, squilles).

Enfin, il convient de faire remarquer la grande variabilité des signatures isotopiques des invertébrés dont le niveau d'identification est très général (les microcrustacés amphipodes, mysidacés, euphausiacés, crevettes et isopodes, et les annélides polychètes). De tels écarts-types suggèrent un large éventail de régimes alimentaires chez ces organismes, allant de l'herbivorie stricte à la carnivorie selon les espèces. Ce point est largement documenté (Patriti et Yoon 1995 ; Fenton 1996 ; Cruz-Rivera et Hay 2000 ; Carlier *et al.* 2006), malheureusement une identification imprécise des taxons ne permet pas une interprétation plus poussée des résultats.

IV-4.2.c Régimes alimentaires des poissons

Une herbivorie remise en question

Les poissons herbivores ciblés dans cette étude sont principalement représentés par les familles Scaridae, Acanthuridae et Blenniidae ; les deux premières dominent généralement en abondance et en diversité les assemblages herbivores des milieux coralliens (Steneck 1988 ; Horn 1989 ; Glynn 1994). Leurs signatures en azote sont les plus faibles (δ^{15}N entre 5,20 et 6,80 ‰) et les plus discriminées des communautés ichtyologiques ciblées. Leur source commune de nourriture est généralement décrite comme étant du gazon composé d'un mélange de petites algues très productives (Hatcher 1988, 1990 ; Polunin et Klumpp 1992). Cependant, il a également été démontré à quel point les sources d'alimentation des herbivores sont difficiles à identifier, en particulier lorsque des mélanges d'algues, de détritus et de la méiofaune sont associées sur de larges zones de substrat du récif (Alongi 1988 ; Sorokin 1993). Des profils de modes d'alimentation très diversifiés ont donc été décrits chez les poissons de ce groupe trophique (Choat *et al.* 2002).

L'étendue des signatures isotopiques obtenues confirme la diversité des régimes alimentaires et des ressources exploitées par les poissons herbivores des écosystèmes récifo-lagonaires. Des différences de niveaux trophiques entre les espèces sont mises en évidence

par le gradient croissant de leurs valeurs en $\delta^{15}N$: les espèces *Scarus schlegeli* (Scaridae) et *Zebrasoma scopas* (Acanthuridae) présentent les niveaux trophiques les plus faibles ($\delta^{15}N$ ~5,30 ‰), les Blenniidae (*Cirripectes castaneus*, *C. stigmaticus*) montrent un niveau intermédiaire ($\delta^{15}N$ de 6,40 ‰), alors que l'espèce *Ctenochaetus striatus* révèle un niveau trophique supérieur ($\delta^{15}N$ de 6,80 ‰). De même, leurs signatures en carbone suivent un gradient décroissant soulignant une utilisation différente des ressources trophiques disponibles, avec *S. schlegeli* (Scaridae) et *C. striatus* (Acanthuridae) s'alimentant des sources les plus enrichies en ^{13}C ($\delta^{13}C$ ~ -12,00 ‰), les Blenniidae (*C. castaneus*, *C. stigmaticus*) de sources intermédiaires ($\delta^{13}C$ de -13,4 ‰) et l'espèce *Z. scopas* des ressources les plus appauvries en ^{13}C ($\delta^{13}C$ de -15,60 ‰). La plupart de ces résultats s'accordent avec ceux d'autres études. C'est le cas par exemple des Scaridae, pour lesquels des signatures faibles en $\delta^{15}N$ et fortes en $\delta^{13}C$ sont généralement obtenues (Choat *et al.* 2002 ; Carassou *et al.* 2008). Les poissons-perroquets sont communément décrits comme des herbivores stricts, qui passent 30 à 40 % de leur période active à brouter le gazon algal qui recouvre coraux morts et blocs rocheux (Bakus 1967). Or, l'utilisation des isotopes stables a permis de mettre en évidence un régime alimentaire en grande partie détritivore des Scaridae, basé sur la consommation de détritus organiques et matière sédimentaire (Chen 2002 ; Choat *et al.* 2002, 2004 ; Carassou *et al.* 2008), comme le confirment ces résultats.

Par ailleurs, comme cela a été précédemment suggéré par Choat *et al.* en 2002, les Scaridés ciblent des ressources issues des mêmes voies de transfert de MO que celles récoltées par les *Ctenochaetus*. En revanche, le niveau trophique de *C. striatus* est nettement supérieur, ce qui peut s'expliquer par la composition de son régime alimentaire. Tout d'abord, les microalgues sont une composante finalement minoritaire de la "matière organique non identifiée" chez cette espèce (Choat *et al.* 2002). De plus, la consommation importante de détritus organiques riches nutritionnellement, permet un enrichissement substantiel en azote (Nelson et Wilkins 1988). Ces détritus peuvent provenir de sources végétales, mais également inclure les fèces d'autres poissons qui sont largement utilisés comme source de nourriture dans la communauté récifale (Rothans et Miller 1991 ; Letourneur *et al.* 1997 ; Letourneur *et al.* 2013). Enfin, des apports mineurs mais non négligeables de matière d'origine animale (invertébrés et coraux) par ingestion « accidentelle » ou non peuvent induire une augmentation de leur niveau trophique (Choat *et al.* 2002).

L'autre espèce d'Acanthuridae, *Zebrasoma scopas*, présente un niveau trophique plus proche de celui du Scaridae *Scarus schlegeli* et cohérent avec son alimentation majoritairement

composée d'algues benthiques présentes sur les récifs (Rhopdophytes et Chromophytes surtout, Choat *et al.* 2002). Le plus remarquable néanmoins reste la signature particulièrement appauvrie en ^{13}C de *Z. scopas*, reflétant l'utilisation de ressources issues des voies pélagiques. La consommation par cette espèce de grandes quantités de matières fécales provenant notamment de l'espèce zooplanctonophage *Chromis atripectoralis* a été démontrée (Bailey et Robertson 1982), et peut constituer un élément de réponse expliquant sa position trophique.

L'ensemble de ces résultats met en lumière le fait que les brouteurs, vus traditionnellement comme des herbivores, sont en fait plutôt à considérer comme des détritivores (Choat 1991 ; Arias Gonzales *et al.* 1997). En effet, le terme d'herbivorie prête à confusion puisque la plupart des poissons herbivores des récifs coralliens consomment du turf algal. Or, le turf est en réalité un conglomérat d'algues, de sédiment, d'invertébrés, de microbes et de détritus (Hatcher 1983), désigné communément sous le terme de « matrice algale épilithique » (Wilson et Bellwood 1997). Les Blennies font d'ailleurs partie des brouteurs majoritaires de cette matrice (Hatcher 1981). Classées tantôt parmi les herbivores (Graham *et al.* 1985 ; Randall *et al.* 1990 ; Stepien 1990 ; Williams 1990) tantôt parmi les détritivores (Williams 1990), les études de contenus stomacaux ont depuis longtemps mis en évidence une ingestion simultanée de détritus et d'algues chez ces poissons (Hiatt et Strasburg 1960 ; Randall 1967). Plus récemment, Wilson (2000) a suggéré une utilisation principale des agrégats de détritus comme ressource alimentaire par les Blenniidae, ce qui est en adéquation avec nos résultats. Par ailleurs, le décalage entre les données isotopiques et celles des contenus stomacaux observé pour les autres espèces microherbivores (les Pomacanthidae et les Pomacentridae *Chrysiptera rex, Stegastes nigricans et S. fasciolatus*) témoigne d'une mauvaise interprétation de leur groupe trophique. Leurs valeurs en $\delta^{15}N$ assez élevées (variant de 7,50 à 9,00 ‰) traduisent un régime alimentaire plutôt omnivore, qui sera discuté dans le paragraphe suivant.

Importance de l'omnivorie dans les autres groupes trophiques

Les signatures isotopiques en azote et en carbone obtenues chez les poissons corallivores, microcarnivores et macrocarnivores sont très variables et beaucoup moins bien discriminantes que dans le cas des herbivores. Il apparaît donc évident d'après ces résultats que le mélange de ressources trophiques chez ces poissons constitue un processus alimentaire très répandu.

Le groupe des corallivores est majoritairement représenté par les Chaetodons (*Chaetodon flavirostris, C. vagabundus*, *C. lunulatus, C. pelewensis, C. speculum*, *Heniochus singularius*) mais compte également *Oxymonacanthus longirostris* (Monacanthidae). Des différences avérées de régimes alimentaires sont mises en évidence, même au sein des Chaetodons. Par exemple, certaines espèces montrent des niveaux trophiques particulièrement bas (*O. longirostris*, δ^{15}N de 6,90 ‰), lorsque d'autres sont parmi les niveaux trophiques les plus élevés des poissons récifaux étudiés (*C. flavirostris* et *C. vagabundus*, δ^{15}N de 9,40 ‰). Ces différences illustrent parfaitement les limites d'interprétation des régimes alimentaires liées à une catégorisation en groupe trophique. La plupart des espèces classées dans cette catégorie ne sont pas des consommateurs de coraux exclusifs : seulement 1/3 des poissons dits corallivores sont en fait des consommateurs exclusifs de coraux (représentant plus de 80 % de leur régime alimentaire, Cole *et al.* 2008). En effet, la plupart des corallivores s'alimentent seulement en partie de corail vivant, et supplémentent leur régime alimentaire d'algues benthiques, d'éponges, de polychètes sédentaires ou encore de divers taxons d'invertébrés inféodés aux coraux (crustacés vivant en symbiose avec les coraux, Birkeland et Neudecker 1981 ; Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro 1983 ; Sano 1989 ; Glynn 2004). Or, d'après les résultats isotopiques obtenus, il semble que ces apports non coralliens puissent influencer plus fortement le régime alimentaire de ces espèces que ce qui est communément admis. Les signatures isotopiques élevées des espèces de corallivores dits « facultatifs » (*Chaetodons flavirostris, C. vagabundus*, *C. pelewensis* et *C. speculum*), confirment une alimentation plutôt basée sur des ressources trophiques diverses et riches en azote tels que des invertébrés.
Les cas des corallivores stricts *Chaetodon lunulatus* et *Heniochus singularis* posent également question. Leurs valeurs en azote élevées (8,40 et 8,10 ‰ respectivement) peuvent suggérer soit la consommation de coraux de δ^{15}N élevés, comme certaines espèces des genres *Porites* (*P. lutea,* δ^{15}N variant de 4,70 à 6,10 ‰, Titlyanov *et al.* 2008) ou *Acropora* (*A. cervicornis,* δ^{15}N de 4,10 ‰, Muscatine et Kaplan 1994), soit de nouveau des régimes alimentaires quasiment aussi diversifiés que ceux des espèces citées précédemment. D'autres études soulignent aussi des discordances dans la détermination des régimes alimentaires des corallivores, et en particulier des Chaetodons. Ainsi, Pratchett *et al.* (2007) remettent en question le statut de corallivore strict décerné à *H. singularis*, en soulignent le manque de données quantitatives rigoureuses dans l'étude de son régime alimentaire par Sano en 1989. Cette espèce s'avère en fait plutôt généraliste et consomme par exemple des alcyonnaires (Berumen *et al.* 2011). Il en est de même pour *Chaetodon lunulatus* qui est un corallivore

généraliste consommant une large gamme d'espèces de coraux (Berumen *et al.* 2005 ; Pratchett 2005), et qui complémente probablement son budget énergétique par d'autres apports. En revanche, la signature peu élevée du Monacanthidae *Oxymonacanthus longiristris* (δ^{15}N de 6,90 ‰) correspond bien à un régime alimentaire du type corallivore strict. En effet, les signatures des zooxanthelles et des tissus animaux de Scléractiniaires du genre *Acropora* présentés dans la littérature (zooxanthelles : δ^{15}N de 0,16 à 1,86 ‰, polype : δ^{15}N de 1,48 à 4,11 ‰, Muscatine et Kaplan 1994) semblent en accord avec une alimentation principalement composée de polypes de coraux de ce genre chez cette espèce (Sano *et al.* 1984 ; Barlow 1987).

Des conclusions analogues peuvent être soutenues dans le cas des micro- et des macrocarnivores, pour lesquels les signatures isotopiques observées sont très variables (même au sein d'une famille) et dont les δ^{15}N sont généralement plus faibles qu'attendus. Le necton et les crustacés benthiques constituent l'essentiel des proies de la plupart des espèces de poissons carnivores. Les mollusques représentent parfois une importante part de leur régime alimentaire, tandis que les échinodermes et les « vers » ne constituent jamais un aliment majeur et ne sont consommés que par un nombre restreint d'espèces (Kulbicki *et al.* 2005). Cependant, la plupart des espèces carnivores sont opportunistes, consommant ce qui est disponible dans une gamme plus ou moins restreinte (Kulbicki *et al.* 2005) et les espèces strictement piscivores sont donc rares (Wantiez 1994). Les données isotopiques obtenues confirment donc de nouveau les conclusions apportées par Carassou *et al.* (2008) sur les poissons carnivores des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie : la gamme de sources alimentaires exploitée par ces espèces est en fait plus diversifiée que celle fournie par les études des contenus stomacaux et leur comportement alimentaire aurait donc une tendance plutôt omnivore.

Les comportements alimentaires omnivores sont en effet très répandus parmi les nombreux poissons de récifs coralliens (Kavanagh et Olney 2006 ; Silvano et Guth 2006) mais également de récif tempérées (La Mesa *et al.* 2007). Certaines espèces macrocarnivores de Labridae (*Cheilinus chlorourus*) et de Pinguipedidae (*Parapercis hexophthalma*) en sont un bon exemple, avec des niveaux trophiques (δ^{15}N ~ 7,80 ‰) proches de ceux de certaines espèces microcarnivores (le labridé *Thalassoma lutescens* ou les petits individus Scorpaenidae), voire même plus faibles (Apogons). L'exemple le plus probant reste celui de l'espèce macrocarnivore *Thysanophrys chiltonae* (Platycephalidae), pour laquelle la signature

en azote modeste ($\delta^{15}N$ de 6,91 ‰) reflète plutôt une omnivorie et peut-être l'exploitation non négligeable d'apports végétaux ou détritiques.

En plus de présenter des niveaux trophiques très disparates, les poissons carnivores exploitent des ressources trophiques qui peuvent diverger. Une part importante des espèces ciblées dans cette étude exploitent des sources de MO très appauvries en $\delta^{13}C$ et constitue le groupe des planctonophages, telles que certaines espèces d'Apogonidae (*Archamia fucata*, *Cheilodipterus artu*s et *Ostorhinchus angustatus*) et la plupart des Pomacentridae (*Amphiprion akyndinos, Abudefduf sexfasciatus*, *Neopomacentrus azysron, N. nemurus*, *Chromis vanderbuilti, C. margaretifer, C. chrysura*, *Pomacentrus nagasakiensis*, *P. philippinus*, *Dascyllus aruanus*). Les valeurs de $\delta^{13}C$ de ce groupe sont clairement discriminées et corroborent dans la plupart des cas les résultats des analyses de contenus stomacaux (Myers 1991 ; Booth 2004). Les Pomacentridae microherbivores à fortes tendances omnivores (*Chrysiptera rex, S. nigricans et S. fasciolatus*), consommant des algues, des détritus organiques mais aussi des microinvertébrés (Gerber et Marshall 1974 ; Parrish 1989), révèlent aussi des valeurs en $\delta^{13}C$ proches des espèces planctonophages. Cette signature témoigne de l'importance des sources appauvries en ^{13}C dans leur régime alimentaire comme par exemple le turf, la MOP, le zooplancton (copépodes, ostracocodes, crevettes) ou les invertébrés benthiques filtreurs (bivalves), ce qui coïncide par ailleurs avec les conclusions obtenues par Dromard *et al.* (2013) pour d'autres espèces de *Stegastes*. De même, les caractéristiques isotopiques ($\delta^{15}N$ élevés et $\delta^{13}C$ faibles) des trois espèces de Pomacanthidae *Centropyge flavissimus, C. bispinosus* et *C. tibicen* tendent plutôt vers un régime alimentaire omnivore que microherbivore, reflétant la dominance des organismes filtreurs (éponges, tuniciers) dans leur régime alimentaire par rapport aux microalgues (Shirai 1986 ; Hiatt et Strasburg 1960 ; Thresher et Colin 1986).

Ces considérations soulignent donc les erreurs fréquentes de catégorisation de certaines de ces espèces au régime alimentaire flou ou trop vite admis sans réelle vérification, également mises en évidence dans cette étude.

IV-4.3 Variabilité spatiale et temporelle des relations trophiques

IV-4.3.a Des schémas spatiaux complexes

Les signatures isotopiques des sources de MO récifo-lagonaires (MOP, MOS et macrophytes) suivent un même profil spatial global, décrivant un appauvrissement en ^{13}C et un enrichissement en ^{15}N de la plupart des sources aux sites les plus au large. Ce profil général est principalement déterminé par l'influence des masses d'eau apportant les éléments nutritifs au lagon et les transportant par les courants (*cf.* III-4.1.b). Par comparaison, les différences spatiales obtenues chez les consommateurs dépendent, en grande majorité, directement des ressources trophiques exploitées par les individus à un site donné. Comme le montrent les résultats, les signatures isotopiques des consommateurs sont moins variables que celles des sources à la base des réseaux trophiques (Hyndes *et al.* 2013). Cette atténuation de la variabilité entre les sources et les consommateurs peut s'expliquer par le temps d'intégration des ratios isotopiques mesurés dans le tissu musculaire, reflétant une consommation et une assimilation à long terme (semaines à mois) des sources de nourriture par l'organisme (Suring et Wing 2009 ; Hyndes *et al.* 2013). De plus, la multiplicité des ressources trophiques peut dissimuler la variabilité de chacune d'entre elles et donc rendre le signal isotopique du consommateur plus stable, comme pour des espèces très opportunistes ou s'alimentant sur de grandes surfaces par exemple (Hyndes *et al*. 2013).

Les patrons spatiaux observés chez les consommateurs récifo-lagonaires ne suivent pas de tendance claire pouvant être directement associée aux profils des sources de MO, ce qui rend leur interprétation très complexe. Cette complexité résulte d'une forte variabilité intraspécifique, bien souvent plus élevée que la variation détectée entre les sites (Hyndes *et al*. 2013). Ces différences entre individus d'une même espèce sont induites par les modifications isotopiques des sources alimentaires elles-mêmes, par l'utilisation de ressources de ratios isotopiques différents entre les individus ou encore par la consommation des mêmes ressources alimentaires dans des proportions différentes (Oelbermann et Scheu 2002 ; Bearhop *et al.* 2004 ; Hyndes *et al.* 2013). L'origine de ces différences alimentaires entre individus est souvent difficilement identifiable. Elle est fonction de nombreux facteurs intrinsèques tels que le stade du cycle de vie, la taille, le sexe ou encore la physiologie individuelle de l'organisme (Bearhop *et al.* 2004 ; Matthews et Mazumder 2004 ; Vizzini et Mazzola 2004 ; Barnes *et al.* 2008 ; Reich *et al.* 2008), et des facteurs extrinsèques tel que

l'habitat ou la région (Kulbicki et al. 2005 ; Hammerschlag-Peyer et Layman 2010). Ces facteurs sont par ailleurs souvent interconnectés, ce qui complexifie d'autant plus l'interprétation. Par exemple, les migrations de certains organismes entre différents écosystèmes (entre les mangroves, les herbiers marins et les récifs coralliens) sont souvent associées aux changements ontogénétiques dans l'utilisation de l'habitat et de l'alimentation (Cocheret de la Moriniere *et al.* 2003 ; Wells *et al.* 2008 ; Kolasinski *et al.* 2009 ; Cummings *et al.* 2010 ; McMahon *et al.* 2011).

Dans le cas des poissons étudiés, le lien avec la variabilité isotopique spatiale des sources de MO est un peu plus net que dans le cas des invertébrés. Bien que peu d'espèces aient été prises en compte dans l'analyse spatiale, leurs signatures isotopiques, dans les sites côtiers par rapport aux autres sites, vont dans le sens d'un appauvrissement en ^{13}C et d'un enrichissement en ^{15}N des individus. Les espèces présentant les niveaux trophiques les plus élevés, *Cheilodipterus artus* (apogon planctonophage) et *Apogon* sp. (apogon macrocarnivore), ne montrent pas de variabilité spatiale de leur $\delta^{15}N$, malgré une tendance à l'augmentation au large comme pour les sources. L'enrichissement en ^{15}N aux sites côtiers est en revanche net dans le cas des espèces *a priori* plus opportunistes voire omnivores, comme l'apogon *Ostorhinchus doderleini* ou le poisson-demoiselle *Pomacentrus moluccensis*. Ces résultats concordent avec les fortes signatures en azote de certaines sources des sites côtiers (MOP, MOS, turf ou certaines espèces de macroalgues du genre *Halimeda*). Le patron spatial des signatures en carbone détectées chez les poissons différencie les sites côtiers appauvris en ^{13}C et est donc cohérent avec celui des signatures en azote présenté ci-dessus. Cette discrimination des sites côtiers n'est par contre que très légèrement soulignée par certaines sources de MO (MOS, *H. cylindracea*). Au regard de ces résultats, l'étude de la variabilité spatiale des signatures isotopiques des poissons et des sources apporte donc des informations complémentaires. Leurs profils isotopiques spatiaux sont communs (appauvrissement en ^{13}C et enrichissement en ^{15}N) mais ne mettent pas les mêmes sites au premier plan. Les sites de la côte se distinguent en examinant les poissons, tandis que ceux du large sont davantage discriminés à travers l'étude des sources. Les organismes de hauts niveaux trophiques tels que les poissons semblent être de meilleurs indicateurs des processus trophiques liés à la côte (eutrophisation), alors que les organismes à la base des réseaux trophiques tels que les sources de MO semblent être plus influencés et donc davantage refléter les processus se produisant près de la barrière (upwellings).

Dans les deux cas, les implications sous-jacentes sont les mêmes, à savoir que les régimes alimentaires des individus d'une même espèce varient en fonction du site considéré. La structure et le fonctionnement des peuplements de poissons des récifs coralliens sont étroitement liés aux apports de nutriments vers le récif, ainsi qu'aux relations trophiques au sein des réseaux (Parrish 1989 ; Kulbicki *et al.* 2005 ; Carassou *et al.* 2008). Ainsi, d'après les résultats, les poissons côtiers semblent être impliqués dans des voies de transfert de MO plus fortement influencées par les apports terrigènes riches en ^{15}N et pauvres en ^{13}C. Au large, le recours accru à la productivité lagonaire, voire océanique, par les organismes peut expliquer les profils isotopiques pauvres en ^{13}C et riches en ^{15}N observés chez les sources et les poissons étudiés (Wyatt *et al.* 2012).

Dans le cas des invertébrés, les variations des signatures isotopiques révèlent généralement un enrichissement en isotopes lourds des individus présents aux sites intermédiaires du gradient général. Ces patrons spatiaux sont confirmés quelle que soit la zone d'étude considérée, au Grand Nouméa comme dans le Grand Lagon Sud. Les signatures en carbone des invertébrés évoluent dans le même sens que celles des sources de MO et des poissons, tout en mettant cette-fois ci l'accent sur la discrimination des sites intermédiaires. Les invertébrés de ces sites utilisent des ressources trophiques plus enrichies en ^{13}C que ceux des autres sites, ce qui pourrait résulter de l'influence plus modérée des apports terrigènes et, peut-être, océaniques à ces sites. La variabilité de leurs signatures en azote est en revanche plus complexe à interpréter, puisque qu'elle diffère selon les espèces. Les invertébrés herbivores à forte tendance détritivore (*Lunella cinerea*, *Nerita plicata*, *Planaxis sulcatus* et amphipodes) et les invertébrés omnivores (*Nerita albicilla*, *Eriphia sebana*, *Grapsus albolineatus*) montrent tous un enrichissement de leurs signatures en ^{15}N aux sites intermédiaires. Ceci va à l'encontre des profils spatiaux observés chez les autres acteurs des réseaux trophiques récifo-lagonaires (enrichissement en ^{15}N aux autres sites). En revanche, les $\delta^{15}N$ des invertébrés à tendances carnivores (*Echinometra mathaei*, *Nardoa novaecaledonia*, *Morula granulata*) évoluent quant à eux dans le même sens que les sources et les poissons (enrichissement en ^{15}N à la côte ou au récif-barrière). Plus le régime alimentaire de l'organisme est opportuniste, plus l'interprétation de ses variations sont complexes (Cresson 2013). C'est probablement pourquoi ces patrons spatiaux inattendus concernent plutôt ces deux premiers groupes trophiques. La consommation de plus nombreuses et différentes sources alimentaires (enrichies en isotopes lourds) par ces organismes aux sites intermédiaires pourrait induire une élévation de leur niveau trophique.

Or, parmi les sources de MO étudiées, très peu répondent à ce profil (*Sargassum spinulligerum* et *Halodule uninervis*). D'autres ressources nutritives, qui n'ont pas été prises en compte dans cette étude, entrent probablement en jeu dans le régime alimentaire des invertébrés présents à ces sites.

En comparant les deux zones d'études, des disparités dans les signatures isotopiques en azote des invertébrés en question apparaissent : ces invertébrés des sites intermédiaires du Grand Lagon Sud sont nettement plus enrichis en ^{15}N que ceux des sites intermédiaires du Grand Nouméa (chez *N. albicilla*, *N. plicata*, *G. albolineatus*, *P. sulcatus*). Cette différence se retrouve par ailleurs également entre les sites barrières, mais dans une moindre mesure, chez *E. mathaei* et *E. sebana*. L'étude à une échelle spatiale plus fine met donc en évidence l'importance des spécificités locales du site sur les signatures isotopiques des consommateurs, comme cela a déjà également été mentionné pour les sources de MO (*cf.* III-4.2.c). Avec l'étude des invertébrés, la différenciation du site barrière du Grand Lagon Sud est de nouveau retrouvée, et celle du site intermédiaire de cette même zone est révélée. Compte tenu que les sources de MO récoltées à ce site sont plutôt appauvries en ^{15}N (turf, *Halimeda borneensis*, *H. cylindracea*, *H. opuntia*), l'hypothèse de la dépendance de ces invertébrés à des sources de MO non identifiées est renforcée.

IV-4.3.b Une influence mineure de la saison

La saison semble très peu influencer la signature isotopique (C et N) des invertébrés. Dans les quelques cas de fluctuations saisonnières, les consommateurs montrent tous un enrichissement en ^{13}C et un appauvrissement en ^{15}N de leur signatures à la saison chaude. Ces modifications de ratios isotopiques concernent différents régimes alimentaires, puisqu'elles sont révélées chez des organismes herbivores (*Tectus niloticus,* amphipodes), omnivores (*Nerita plicata*) et carnivores (*Nardoa novaecaledonia, Echinometra mathaei*). Par ailleurs, ces changements ne semblent pas être liés à un site lagonaire en particulier, ayant été observés à la côte comme au large.

L'appauvrissement en ^{15}N détecté chez certains invertébrés à la saison chaude (amphipodes, *E. mathaei*) concorde avec la variabilité saisonnière du $\delta^{15}N$ des sources de MO (turf, *Halimeda discoïdea*, *Halodule uninervis* et, dans une moindre mesure, la MOP et la MOS). Les rares patrons temporels en azote de ces invertébrés semblent donc principalement liés aux variations isotopiques saisonnières des sources dont ils dépendent. En revanche, dans le cas des signatures en carbone, le lien entre les invertébrés et leurs sources d'alimentation semble

plus complexe. Les fluctuations des $\delta^{13}C$ des invertébrés en fonction de la saison sont en adéquation avec celles observées chez le turf algal et la MOP, mais opposées aux changements détectés chez la plupart des macrophytes. Certains invertébrés semblent donc utiliser des sources d'origines différentes entre les deux saisons, sans que cela induise un changement détectable dans leur niveau trophique. Il est également possible que ces changements de ratios isotopiques résultent d'une mobilisation des réserves nutritives différente en fonction des saisons. Dans les deux cas, ces modifications résultent très probablement en partie des facteurs intrinsèques à l'espèce tels que les processus liés à la reproduction par exemple. Les périodes de maturation sexuelle nécessitent un investissement énergétique important et donc l'utilisation de l'ensemble des réserves nutritives stockées dans le muscle : moins de ^{12}C ou de ^{14}N sont généralement excrétés durant cette période d'activité métabolique intense, ce qui se traduit par une diminution des valeurs des signatures isotopiques des organismes (Cresson 2013). L'appauvrissement en ^{15}N observé à la saison chaude pourrait donc correspondre à l'activité de reproduction de certains de ces invertébrés, comme le troca *Tectus niloticus* (en été entre Octobre et Avril, Bour 1989) ou l'échinide *Echinometra mathaei* (en été autour de Décembre, Pease 1969 ; Muthiga et Jaccarini 2005).

IV-4.4 Accumulation des éléments traces par les invertébrés

A l'exception du vanadium (V), tous les éléments traces analysés ont été détectés chez les invertébrés des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Des différences d'accumulation sont avérées entre les organismes. Pour décrire au mieux ces profils de contamination, ces différences entre les organismes ont été examinées en fonction de leur phylogénie (du groupe taxonomique à l'espèce) et de leurs habitudes alimentaires (du groupe trophique global à leur régime alimentaire plus détaillé).

IV-4.4.a Description du processus de bioaccumulation

Les grands groupes taxonomiques d'invertébrés révèlent des patrons de contamination légèrement différents, avec souvent de plus fortes concentrations obtenues chez les gastéropodes (Ag, As, Mn, Cr, Se), mais également certains éléments spécifiques présents à des niveaux particulièrement forts chez les échinodermes (Cd) et les crustacés (Zn). A un niveau taxonomique plus faible, les profils de contamination se précisent : les trocas présentent souvent les concentrations en éléments traces les plus faibles des gastéropodes

(Ag, As, Cu, Mn, Ni, Se, Zn), tout comme les pagures se distinguent des autres crustacés (crabes, crevettes et isopodes) par de plus faibles concentrations en Ag, As, Cu et Se. Finalement, tous invertébrés confondus, les nérites, les crabes et les cônes bioaccumulent généralement de plus fortes concentrations en contaminants que les trocas, les pagures et les échinides (en Ag, As, Cr, Cu, Fe, Hg, Se et Zn). De plus, il est intéressant de noter que certains invertébrés sont caractérisés par de fortes teneurs en un élément particulier, tel que le Pb chez les isopodes et le Cd chez les échinides. Le cadmium, comme d'autres métaux lourds, est connu pour s'accumuler dans un grand nombre d'invertébrés marins et en particulier les bivalves et les gastéropodes (Bryan 1984). C'est un élément non-essentiel[4] dont l'accumulation par les organismes est par conséquent directement liée aux niveaux environnementaux (Rainbow 1985).

La variabilité interspécifique des concentrations en éléments traces est plus ou moins forte d'un groupe taxonomique à l'autre. Selon les cas, les causes de ces disparités entre espèces peuvent par ailleurs être divergentes. Dans le cadre de cette étude, les différences les plus importantes ont été observées chez les crustacés, et en particuliers entre les espèces de crabes pour lesquels 9 éléments sont concernés (As, Cd, Co, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb et Zn). Le premier exemple concerne le crabe *Pilumnus vespertilio*, présentant des concentrations en Co, Mn et Ni supérieures à celles de *Grapsus albolineatus*. Compte tenu du fait que ces deux crabes exploitent des sources de MO d'origine clairement différentes ($\delta^{13}C$ de -12,40 ± 0,58 ‰ et -8,68 ± 1,04 ‰ pour *P. vespertilio et G. albolineatus* respectivement), l'hypothèse de l'influence de l'habitat (meuble *vs.* dur) sur le processus de bioaccumulation semble être une hypothèse envisageable ce premier cas. Le second exemple met l'accent sur les espèces de petits crabes sp., sp2 et sp5, dont les concentrations en As, Pb et Hg respectivement sont supérieures à celles des autres espèces de crabes. Le niveau trophique du crabe sp5, parmi les plus hauts des espèces de crabes ($\delta^{15}N$ de 8,15 ± 0,29 ‰), pourrait expliquer sa forte concentration en Hg. En revanche, pour les deux autres espèces aucune différence de statut trophique ne peut *a priori* justifier de telles concentrations. D'autres paramètres liés à la physiologie propre de ces espèces pourraient alors en être la cause principale. Dans le cas des pagures, la taille des organismes semble être l'un des paramètres déterminant impliqués dans le processus d'accumulation des éléments traces. Les espèces de grande taille, et dont les

[4] les éléments trace sont dits « essentiels » lorsqu'ils sont requis par le biotope dans une certaine quantité, comme co-facteurs d'autres finalités biochimiques. S'y opposent les éléments trace « non-essentiels », qui peuvent être toxiques à de très faibles niveaux pour les organismes, comme le sont les éléments essentiels à des concentrations plus fortes que le minimum requis *(Phillips 1995)*.

besoins métaboliques sont plus grands, accumulent de plus fortes concentrations en As, Fe et Zn que les petites espèces. Or la taille des organismes est l'un des facteurs influençant le plus la concentration en métaux (Boyden 1974, 1977). Chez la plupart des organismes, les concentrations en métaux sont corrélées au poids de l'individu (bivalves et barnacles, Wang et Fisher 1997 ; Phillips et Rainbow 1988). Les taux de croissance variant entre les individus et les espèces, cela peut par conséquent avoir des effets sur les concentrations en éléments traces (Phillips et Rainbow 1993). Enfin, l'exemple des échinides démontre l'influence parfois simultanée de plusieurs paramètres sur la capacité de bioaccumulation des organismes. Les espèces *Echinometra mathaei* et *Parasalenia gratiosa* présentent généralement des concentrations en éléments traces comparables, sauf pour l'As et le Zn plus fortement accumulés par la première espèce. Or, ces deux espèces se distinguent par leur taille (*E. mathaei* est plus grand) et l'origine de leurs ressources nutritives diffère ($\delta^{13}C$ de -10,93 ± 0,65 ‰ et -14,05 ± 0,88 ‰ pour *E. mathaei* et *P. gratiosa*, respectivement). Un effet combiné de ces deux paramètres, auquel s'ajoute probablement l'influence de la physiologie des organismes, pourrait donc expliquer une accumulation différentielle pour ces deux éléments.

Les concentrations en éléments traces essentiels tels que le Cu et le Zn peuvent généralement être expliquées par les besoins physiologiques des organismes, ce qui induit des variations interspécifiques souvent larges (Blackmore 2001). Dans le cas des éléments non-essentiels comme le Cd ou le Pb, la variabilité interspécifique est généralement plus faible, car les concentrations varient entre les organismes en raison principalement de différences de voies et de taux de consommation, auxquelles s'ajoutent les effets liés à la croissance (dilution, Blackmore 2001). Plus généralement, le contrôle sous-jacent de l'accumulation en éléments traces par les tissus des organismes marins résulte de l'équilibre entre accumulation et élimination, les deux variant en fonction des stratégies métaboliques des organismes, et de l'effet de dilution lors de la croissance (Rainbow *et al.* 1990). Les stratégies de stockage, les habitudes alimentaires, la morphologie et l'écologie entrent donc en compte (Blackmore 2001).

Par conséquent, les concentrations varient d'un élément à l'autre, et pour un même contaminant, elles varient entre espèces proches (Rainbow 1990) et entre individus d'une même espèce (Depledge et Bjerregaard 1989). Comme l'a suggéré Rainbow (2002), les invertébrés aquatiques présentent donc une très vaste gamme de concentrations en éléments traces. Les différences dans les profils de contamination entre espèces peuvent être souvent complexes à interpréter, et quelques précautions sont à prendre notamment lorsqu'il s'agit de proposer des profils généraux étendus à de grands groupes taxonomiques (Rainbow 2002).

IV-4.4.b Des indices de bioamplification

La plupart des éléments traces ne sont *a priori* pas bioamplifiés le long de la chaine alimentaire (Suedel *et al.* 1994 ; Young *et al.* 1980 ; Rainbow 2002). La concentration à chaque niveau trophique est déterminée par le modèle d'accumulation des contaminants par les espèces particulières présentes à chaque niveau trophique (Rainbow 2002). Généralement, seuls As, Cs, Se, et surtout Hg montrent une corrélation positive avec le niveau trophique des organismes mettant en évidence leur bioamplification à travers les chaînes alimentaires (Rainbow 2002 ; Barwick et Maher 2003 ; Zizek *et al.* 2007 ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Tu *et al.* 2011 ; Mercader 2013). Le pouvoir bioamplificateur des éléments traces a donc été examiné dans cette étude.

Les invertébrés présentent des profils de contamination distincts selon leurs groupes trophiques, surtout pour les plus éloignés. Les concentrations mesurées sont généralement plus fortes chez les invertébrés carnivores (Ag, Cd, Co, Hg, Ni, Se et Zn), intermédiaires chez les omnivores (à l'exception du Cu et du Mn) et plus faibles chez les herbivores. Un lien entre le niveau trophique des organismes et leur capacité de bioaccumulation est donc suggéré, mais le potentiel de bioamplification des éléments traces reste à établir. Une relation positive forte entre le $\delta^{15}N$, approximant le niveau trophique des organismes, et leurs concentrations en contaminants a justement été mise en évidence dans le cas du Hg, et également plus modestement pour les éléments Ag, Cd et Zn. L'hypothèse de la bioamplification est donc soutenue pour Hg et paraît envisageable pour les autres éléments. En revanche, aucune corrélation n'est mise en évidence pour les autres éléments traces (As, Cr, Fe et Pb) à partir de l'étude seule des invertébrés. Les analyses isotopiques du statut trophique mise en relation avec les concentrations en éléments traces dans les différents niveaux trophiques peuvent révéler des transferts de métaux, au moins pour quelques métaux tels que le Hg et le Zn (Wang 2002). Néanmoins, le processus de bioamplification implique généralement au moins 3 niveaux trophiques (Wang 2002). Ces hypothèses doivent donc être confirmées par l'examen de l'ensemble du réseau trophique, des sources de MO à la base du réseau aux organismes prédateurs tels que les poissons anguilliformes (*cf.* VII-2.3).

IV-4.4.c Influence du site et de la saison

Tous invertébrés confondus, les résultats des analyses spatiales mettent en évidence une contamination plus importante des organismes côtiers en Ag, Co, Fe, Mn par rapport à

ceux des autres sites. Bien que la variabilité spatiale des éléments traces soit plutôt faible à l'échelle de l'espèce, les différences entre sites sont confirmées pour le Co et le Mn, dont les individus des sites côtiers présentent des concentrations supérieures (*Grapsus albolineatus*, *Echinometra mathaei*). Le Hg semble également être plus accumulé par les individus côtiers chez certaines espèces (*Tectus niloticus*, *E. mathaei*). Cependant des profils différents sont aussi observés, avec des concentrations en As et Cu (*E. mathaei*) ou en Pb (*G. albolineatus*) supérieures aux sites les plus au large. Les résultats tendent à souligner, comme pour les sources, une plus forte contamination des sites côtiers. Ce gradient de contamination côte-large est toutefois moins marqué chez les invertébrés que chez les sources de matière organique (MOS, turf, macroalgues). L'influence simultanée de nombreux facteurs pourrait minimiser l'importance du site chez les consommateurs : en effet, leurs régimes alimentaires, leurs paramètres intrinsèques ainsi que la biodisponibilité des éléments traces en fonction de leurs voies d'accumulation complexifient nettement les patrons spatiaux.

Les concentrations en éléments traces des invertébrés varient relativement peu en fonction des saisons. Lorsqu'il y a de la variabilité, les concentrations détectées sont en général plus fortes à la saison chaude qu'à la saison fraîche pour la plupart des éléments (Ag, As, Cu, Hg et Ni). Seuls Cd et Pb montrent la tendance inverse chez l'échinide *Echinometra mathaei* et le crabe *Grapsus albolineatus*, respectivement. Les différences saisonnières de concentration sont bien documentées et peuvent être due à de multiples facteurs, liés à la physiologie de l'organisme (taux de croissance, cycle de reproduction) ou aux conditions environnementales (productivité du phytoplancton, salinité et température de l'eau, Cossa *et al.* 1979 ; Orren *et al.* 1980 ; Boyden et Phillips 1981 ; Cain et Luoma 1990). Dans le cadre de cette étude, l'influence de la saison sur les concentrations en contaminants concerne des invertébrés aux régimes alimentaires variés, tels que la nérite à tendances omnivores *Nerita albicilla* ou l'échinide à tendances carnivores *E. mathaei*. De plus, certains organismes présentent une variabilité temporelle pour plusieurs éléments (*E. mathaei*) alors que d'autres n'en montrent aucune (*T. niloticus*). Le changement saisonnier des concentrations en éléments traces dans l'alimentation des organismes pourrait expliquer ces différences d'accumulation, en particulier pour les éléments non-essentiels (Cd et Pb). De plus, les paramètres intrinsèques à l'organisme tels que la croissance ou le cycle de reproduction entrent aussi probablement en jeu, en modifiant les modalités du processus de bioaccumulation (accumulation, métabolisation, excrétion) ou en induisant indirectement des modifications de régime alimentaire. Etant donné que beaucoup de ces processus physiologiques sont amplifiés ou enclenchés en saison chaude pour un grand nombre d'organismes, l'augmentation de la

concentration en éléments traces essentiels observée à cette saison paraît cohérente, et suggère par ailleurs une certaine rapidité dans le processus (pas de temps de latence apparent). La saison chaude est par exemple propice à la croissance et au cycle de reproduction du crabe *Grapsus albolineatus* (Kennish 1997), ce qui peut expliquer une plus grande bioaccumulation de Pb par cet organisme à cette saison.

RESUME : caractéristiques des consommateurs récifaux

	Invertébrés	Poissons
Groupes trophiques et signatures en azote ($\delta^{15}N$)	**Herbivores :** « stricts » : 2,97 à 3,64 ‰ détritivores : 4,17 à 4,67 ‰ **Omnivores :** tendance herbivore : 4,77 à 5,18 ‰ tendance carnivore : 5,21 à 6,42 ‰ **Carnivores :** tendance omnivore : 6,89 à 7,15 ‰ « stricts » : 8,15 ‰	**Herbivores-détritivores :** 5,15 à 6,80 ‰ **Omnivores :** 6,91 à 9,00 ‰ **Corallivores :** 6,91 à 9,34 ‰ **Zooplanctonophages :** 7,76 à 9,91 ‰ **Microcarnivores :** 7,45 à 8,86 ‰ **Macrocarnivores :** 7,51 à 9,48 ‰ **Piscivores :** 9,10 ‰
Qualité nutritive (C/N)	Assez bonne : de 3,2 (trocas) à 5,5 (micro-crustacés)	Bonne : ~3,5 (non présenté)
Variabilité spatiale	Moyenne	Moyenne
Variabilité temporelle	Faible	Faible

	Invertébrés	Poissons
Contamination (éléments traces)	Très variable mais plutôt croissante des herbivores aux carnivores	/
Variabilité spatiale	Assez faible	/
Variabilité temporelle	Faible	/

Catégorie 3

$\delta^{13}C$ faibles

Poissons omnivores , zooplanc-tonophages & piscivores

(Pomacentriadae, Pomacanthidae, Cirrhitidae, Apogonidae, *etc.*)

Microcrustacés planctoniques & échinodermes

(mysidacés, euphausiacés, crevettes, amphipodes, échinides, astéries)

Catégorie 2

$\delta^{13}C$ intermédiaires

Poissons herbivores-détritivores, corallivores & micro et macrocarnivores

(Blenniidae, Scardiae, Apogonidae, Labridae, Chaetodontidae, *etc.*)

Invertébrés benthiques

(isopodes, polychètes, pagures, petits crabes, turbos, planaxides, trocas, strombes)

Catégorie 1

$\delta^{13}C$ forts

Invertébrés benthiques

(pagures, crabes, cérites, nérites, nasses, cones, murex, échinides, astéries, ophiures)

Voie de transfert de la MO « pélagique lagonaire » ?

Voies de transfert de la MO benthiques ?

Voie de transfert de la MO détritique ?

Réévaluation trophique des consommateurs récifo-lagonaires

1) cas de disparités entre les analyses isotopiques et les contenus stomacaux plus ou moins fortes selon le type de régime alimentaire.

- assez bon classement des régimes alimentaires caractéristiques de certains invertébrés (herbivores et carnivores) et poissons (macroherbivores et zooplanctonophages).
- réajustement des régimes alimentaires plus complexes d'autres invertébrés (détritivores et omnivores) et poissons (microherbivores et corallivores), soit :

-> **18,5 %** des invertébrés (12 espèces sur 65)

gastéropodes	33 % des **nérites** (2 sp.)	herbivores	→ omnivores
	25 % des **cérithes** (1 sp.)	omnivores	→ herbivores
	100 % des **nasses** (3 sp.)	carnivores	→ omnivores
crustacés	33 % des **petits pagures** (2 sp.)	omnivores	→ herbivores
	27 % des **petits crabes** (3 sp.)	omnivores	→ carnivores
échinodermes	17 % des **astéries (**1 sp.)	carnivores	→ omnivores

-> **10%** des poissons (6 espèces sur 61)

100 % des **Pomacanthidae** (3 sp.) 17,5 % **des Pomacentridae** (3 sp.)	microherbivores	→ omnivores

De plus, mise en évidence d'une omnivorie probable chez les poissons corallivores et macrocarnivores.

2) cas de détermination ou de confirmation du régime alimentaire par les analyses isotopiques.

- détermination globale du régime alimentaire des microinvertébrés : avec des herbivores (amphipodes et mysidacés), et des omnivores détritivores (euphausiacés, crevettes, isopodes et polychètes) ; les habitudes alimentaires pouvant être très variables d'une espèce à l'autre.
- détermination du régime alimentaire de quatres espèces de poissons : avec des omnivores *(Opistognathus* sp.), des microcarnivores (*Cypho purpurascens* et *Cheilodipterus singapurensis*) et des macrocarnivore (*Parapercis australis*).
- confirmation de la tendance carnivore des deux espèces d'échinides *Echinometra mathaei* et *Parasalenia gratiosa*, et mise en évidence de régimes alimentaires plus variés que suspecté chez ces invertébrés, pour lesquels l'herbivorie est couramment admise.

CHAPITRE V

LES POISSONS ANGUILLIFORMES :

positionnement trophique et contamination

(Photos : Jean-René Deleforterie)

V-1 INTRODUCTION

Les poissons anguilliformes au sein des communautés ichtyologiques

Le Pacifique Sud constitue une zone de diversité en poissons très élevée, accueillant plus de 2 000 espèces côtières, dont les communautés sont dominées en nombre d'espèces par les poissons carnivores au sens large (Kulbicki *et al.* 2004). En Nouvelle-Calédonie, les espèces carnivores sont majoritaires dans les fonds meubles lagonaires (Wantiez 1994), les herbiers d'algues et de phanérogames marines (Rossier et Kulbicki 2000), les mangroves (Thollot *et al.* 1999), et sont surtout dominantes en biomasse dans les récifs coralliens (Kulbicki 1997). L'importance relative de cette catégorie trophique est par conséquent significative (Kulbicki *et al.* 2004). Pourtant, le niveau d'information sur l'alimentation de ces poissons est souvent faible et difficile d'accès, à l'exception du travail réalisé par Kulbicki *et al.* (2005) en Nouvelle-Calédonie.

Les anguilliformes sont parmi les poissons carnivores les moins étudiés et par conséquent les plus méconnus (Ineich *et al.* 2007). Hormis les anguilles (Anguillidae), peu de données sur leur densité, leur biologie et leur rôle au sein des écosystèmes récifaux sont disponibles dans la littérature en comparaison d'autres groupes de Téléostéens (Bardach 1959 ; Christensen et Winterbottom 1981 ; Abrams et Schein 1986 ; Young et Winn 2003 ; Gilbert *et al.* 2005). Le manque d'intérêt à l'égard de ces poissons résulte directement de la difficulté d'observer et de collecter ces organismes cryptiques dont l'activité est *a priori* en majorité nocturne (Shipp 1986 ; Kulbicki 1997). Quelques rares études ont toutefois souligné leur abondance et l'importance de leur rôle écologique (Christensen et Winterbottom 1981 ; Gilbert *et al.* 2005 ; Ineich *et al.* 2007). Les poissons anguilliformes sont des carnivores de haut rang trophique habitant la plupart des écosystèmes coralliens (Parrish *et al.* 1986 ; Hixon et Beets 1993 ; Carr et Hixon 1995). Ils consomment principalement des poissons et des crustacés (brachyoures et crevettes), et plus occasionnellement des céphalopodes (Hiatt et Strasburg 1960 ; Chave et Randall 1971 ; Harmelin-Vivien 1979 ; Santos et Castro 2003 ; Gilbert *et al.* 2005). Il est également admis, et notamment chez les poissons-serpents (Ophichthidae), qu'ils s'alimentent de petits invertébrés tels que des isopodes, des amphipodes ou encore des annélides polychètes (Harmelin-Vivien 1979 ; Vaslet *et al.* 2011). Certaines espèces, et notamment les murènes et les congres, pourraient également être, au

même titre que d'autres grands prédateurs, des organismes « nettoyeurs » des écosystèmes, chassant en particulier les organismes blessées ou perturbés (Hobson 1968).

Les études trophiques portant sur les poissons anguilliformes ont utilisé l'analyse des contenus stomacaux pour décrire leur régime alimentaire (Hiatt et Strasburg 1960 ; Randall 1967 ; Hobson 1968, 1974 ; Merceron 1969 ; Vivien 1973 ; Harmelin-Vivien 1979). En raison du faible nombre d'échantillons généralement disponibles et du degré avancé de digestion des proies, le régime alimentaire de ces poissons reste encore peu documenté et méconnu. Très peu d'études ont eu recours aux isotopes stables (Marguillier *et al.* 1997 ; Brischoux *et al.* 2011 ; Vaslet *et al.* 2011), alors que leur place de prédateur de haut rang dans les écosystèmes coralliens leur confère pourtant un intérêt majeur dans l'étude du cheminement de la matière organique au sein des réseaux trophiques.

Des prédateurs soumis aux contaminations

Les prédateurs marins, principalement les espèces longévives, peuvent potentiellement bioaccumuler de fortes concentrations en éléments traces (Cd et Hg) ou en polluants organiques dans leurs tissus (Adams et McMichael 1999 ; Wafo *et al.* 2012). Les poissons sont particulièrement utiles pour évaluer le statut de contamination et la distribution des polluants, spécialement s'ils sont sédentaires voire territoriaux, benthiques et de haut rang trophique (Kojadinovic *et al.* 2007 ; Dierking *et al.* 2009). La sédentarité du poisson est un aspect crucial dans les études de la variabilité spatiale de la contamination. Les poissons anguilliformes, répondent aux critères usuels du bioindicateur pour le suivi des contaminations (Bonnet *et al.* 2014). Ces prédateurs benthiques et sédentaires, qui vivent principalement dans la matrice corallienne des eaux peu profondes, constituent de bons candidats pour le suivi de l'impact et de la variabilité spatiale de la contamination des environnements marins. Or, à ce jour ils n'ont reçu qu'un intérêt limité, probablement à cause de leur mode de vie cryptique et de la difficulté de les collecter. Dans un contexte environnemental comme celui de la Nouvelle-Calédonie, le statut des poissons anguilliformes (prédateurs, sédentaires) peut s'avérer favorable à la détection et au suivi d'une éventuelle contamination des réseaux trophiques par divers polluants.

V-2 ECHANTILLONNAGE

Description de la communauté d'anguilliformes récoltée

Un total de 621 poissons a été récolté au cours de cette campagne d'échantillonnage, dans les sites du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud et aux deux saisons (*cf.* II.1.2). Plus de 90 % des spécimens ont pu être identifiés, à l'espèce pour la majorité d'entre eux, et au genre ou à la famille en cas d'incertitude. Au moins 21 taxons d'anguilliformes de Nouvelle-Calédonie sont représentés dans cet échantillonnage : 78,2 % sont des Muraenidae (la quasi-totalité étant de la sous-famille Muraeninae), 14,3 % sont des Congridae (congres exclusivement) et environs 5,0 % sont des Ophichthidae (poissons-serpents). D'autres poissons constituant des proies occasionnelles des tricots rayés ont également été collectés (*Ptereleotris microlepis*).

Dix taxons composent à eux seuls près de 90 % de l'effectif total (Fig. 5.1). Par ailleurs, l'abondance relative de chaque espèce y est très variable. Ainsi, *Gymnothorax chilospilus* (Muraenidae) domine très largement, puisqu'elle représente à elle seule 35,1 % des poissons récoltés et 49,4 % des murènes de l'échantillonnage. *G. undulatus* (Muraenidae), *Conger* spp. (Congridae) et *G. fimbriatus* (Muraenidae) sont les trois autres espèces les plus importantes, constituant respectivement 14,8 % 13,2 % et 6,6 % de l'effectif total (Fig. 5.1). Les autres espèces comptées parmi les dix taxons les plus représentés, telles que certaines Muraenidae (*G. eurostus*, *G. albimarginatus*, *G. moluccensis*,) et Uropterygiinae (*Scuticaria tigrina, Cirrimaxila formosa*) et les Ophichthidae, sont présentes en des proportions relatives plus faibles (< 5 %, Fig. 5.1). Enfin, plus de dix autres taxons représentant moins de 10 % de l'effectif total font partie des espèces « rares » de cet échantillonnage, et n'ont donc pas été étudiés ici (*G. nudivomer*, *Anarchias cantonensis, Leiuranus semicinctus).*

Un total de 332 spécimens, appartenant à 18 taxons d'anguilliformes, ont été pris en compte dans le cadre de cette étude (Tab. 5.1): les Congridae (*Conger* spp.), neuf espèces de Muraeninae (*Gymnothorax albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. eurostus*, *G. fimbriatus*, *G. margaritophorus*, *G. moluccensis*, *G. pindae*, *G. reticularis*, *G. undulatus*), six espèces d'Uropterygiinae (*Cirrimaxilla formosa*, *Scuticaria tigrina*, *Uropterygius supraforatus*, *U. macrocephalus*, *Uropterygius* sp1 et sp2) et deux espèces d'Ophichthidae (*Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1) (*cf.* photos Fig. 1.26).

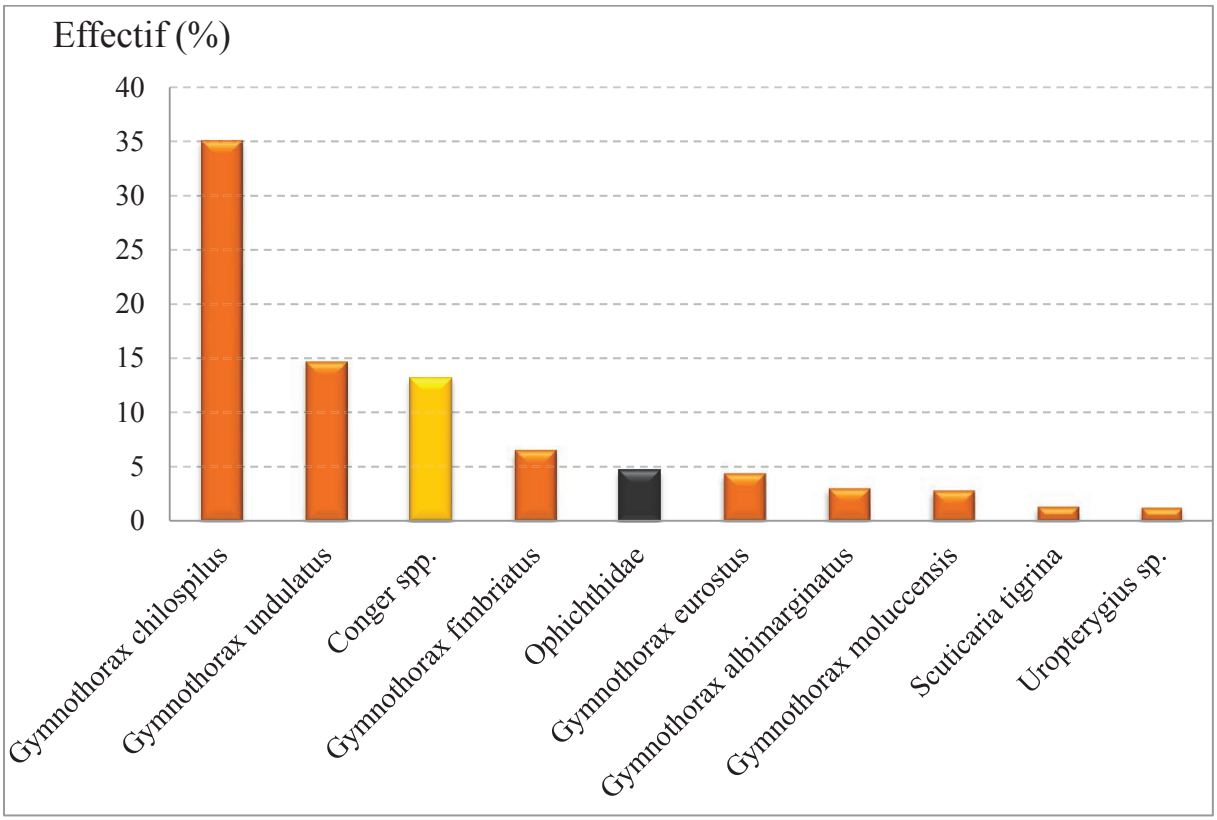


Figure 5.1 : Représentation relative (en %) des poissons anguilliformes des dix taxons les plus abondants.

La stratégie de collecte choisie, employant les prédateurs des poissons anguilliformes comme échantillonneurs naturels (*cf.* stratégie « tricots rayés » II-2.1.b), ne permet pas de contrôler certains paramètres de l'échantillonnage, tels que l'identité des espèces, mais également la taille ou la quantité de poissons récoltés pour chaque espèce. La capture des tricots rayés (472 *Laticauda saintgironsi* et 149 *L. laticaudata*) conditionne donc certaines caractéristiques de la communauté de poissons anguilliformes étudiée.

Tout d'abord, elle influence directement la composition spécifique de l'échantillonnage (*cf.* Fig. 5.1), laquelle reflète nettement les préférences alimentaires de ces serpents marins. En effet, le régime plutôt spécialisé de *L. saintgironsi* (46 % *G. chilospilus*, Brischoux *et al.* 2007b) explique la proportion majeure de cette espèce dans l'échantillonnage. De même, les préférences alimentaires de *L. laticaudata* justifient la présence de *Conger* spp., *Muraenichthys* sp. et *G. albimarginatus* parmi les dix espèces les plus représentées (Brischoux *et al.* 2007b).

Tableau 5.1 : Poissons anguilliformes prélevées aux sites lagonaires (récifs côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF). La gamme de taille (LT min et max, en mm) des individus échantillonnés est donnée pour chaque espèce.

Famille	Espèce	Taille (min-max, en mm)	GN						GS					
			CO1		IR1		BR1		CO2		IR2		BR2	
			SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF	SC	SF
Congridae	*Conger* spp.	180-635	X	X	X*		X	X		X	X	X	X	X
Muraenidae														
Muraeninae	*Gymnothorax albimarginatus*	312-505			X		X*							
	Gymnothorax chilospilus	140-448	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Gymnothorax eurostus	222-466			X		X	X			X	X	X	X
	Gymnothorax fimbriatus	137-443			X	X			X	X		X		
	Gymnothorax margaritophorus	95-435	X*		X			X				X		
	Gymnothorax moluccensis	167-484			X	X	X	X						
	Gymnothorax pindae	146-395				X	X*						X	
	Gymnothorax reticularis	278-366	X	X	X									
	Gymnothorax undulatus	128-480	X	X*	X				X	X		X		
Uropterigiinae	*Cirrimaxilla formosa*	226-318					X	X					X	X
	Scuticaria tigrina	317-765			X*		X	X					X	
	Uropterygius macrocephalus	348						X						
	Uropterygius supraforatus	355					X							
	Uropterygius sp1	214			X									
	Uropterygius sp2	360			X									
Ophichthidae	*Muraenichthys* sp.	179-305			X	X								
	Ophichthidae sp1	305-338		X	X	X	X							

*Note : * poissons récoltés entre 2005 et 2010, et ajoutés au jeu de données pour les analyses isotopiques (soit un total de 402 poissons).*

Par ailleurs, pour les espèces les plus abondantes et présentes de la côte au large, la répartition hétérogène observée d'un site à l'autre concorde sensiblement avec le type de prédateurs capturés à ces sites (Fig. 5.2). Par exemple, l'abondance relative de *G. chilospilus* dans les sites du Grand Nouméa et celle de *Conger* spp. dans les sites du Grand Lagon Sud coïncident clairement avec les profils de répartition de *L. saintgironsi* et *L. laticaudata* à ces sites, respectivement. Les espèces de murènes *G. undulatus* et *G. fimbriatus* montrent quant à elles une répartition spatiale singulière, puisque près de 80 à 90 % des spécimens de ces deux espèces ont été collectés à un seul site, le site côtier du Grand Lagon Sud (CO2, Fig. 5.3).

Plusieurs hypothèses combinées peuvent expliquer ces fortes abondances spécifiques localisées. Les serpents marins capturés à ce site sont pour la plupart de jeunes voire de très jeunes individus de *L. saintgironsi* essentiellement, avec 54 % de nouveaux-nés (taille < 45 cm) et 40 % de juvéniles (45 < taille < 70 cm). Les proies récupérées dans l'estomac de ces individus se sont avérées être essentiellement *G. undulatus* et *G. fimbriatus*, et plus rarement *G. chilospilus*, des congres ou des poissons-serpents. A l'inverse, les adultes capturés au même site se sont alimentés principalement de congres et de poissons-serpents, et très occasionnellement de ces trois espèces de murènes. La forte abondance de *G. undulatus* et *G. fimbriatus* collectées au site côtier du Grand Lagon Sud pourrait donc refléter le régime alimentaire très spécialisé des jeunes serpents à ce site. Celui-ci semble avoir aussi une importance particulière puisque les jeunes serpents marins capturés dans les autres sites ne montrent pas de régime alimentaire spécialisé (sept à onze taxons de proies différents) et ne consomment que rarement *G. undulatus* et *G. fimbriatus*. Les tricots rayés jaunes (*L. saintgironsi*) sont de plus réputés pour consommer les mêmes espèces de proies au cours de leur croissance (Brischoux *et al.* 2009a).

Le site côtier du grand Lagon Sud semble donc constituer un habitat particulièrement propice pour *G. undulatus* et *G. fimbriatus*, faisant de ces espèces des proies abondantes et privilégiées. Certaines caractéristiques de ce site telles que le type de structure récifale ou la distance de la côte et de l'océan, qui sont des moteurs importants de la structure de la communauté des poissons anguilliformes (Fauvel *et al.* en préparation), pourraient être à l'origine de cette distribution spatiale singulière.

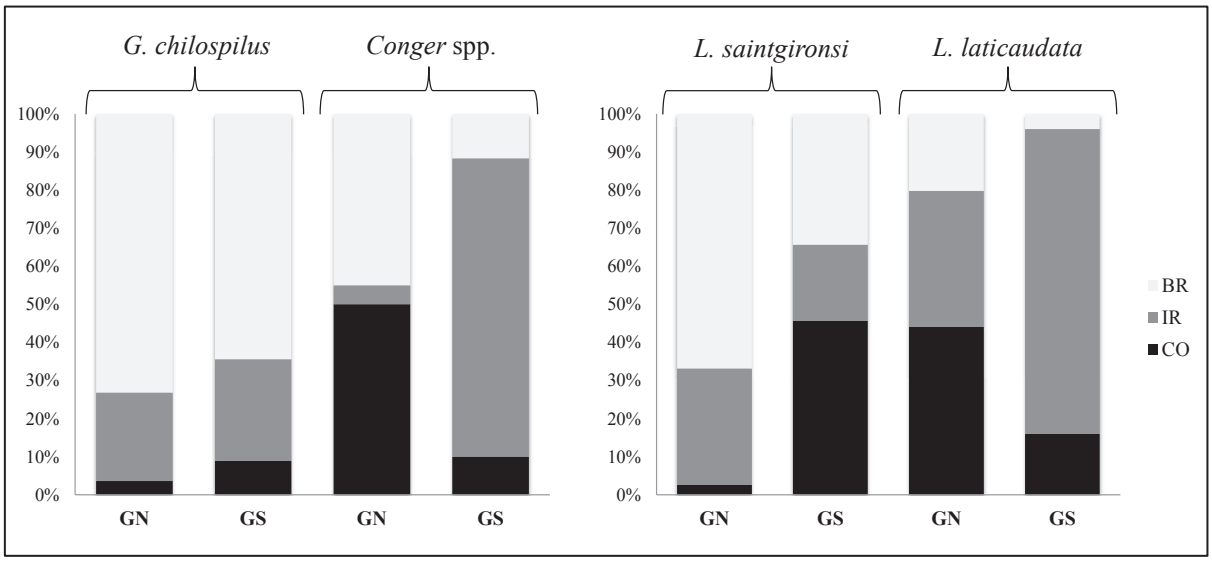


Figure 5.2 : Répartition spatiale de la côte au large de deux espèces de poissons anguilliformes (*G. chilospilus* et *Conger* spp., à gauche) et des deux espèces prédatrices de serpents marine (*L. saintgironsi* et *L. laticaudata*, à droite). Pour chaque espèce, l'abondance relative aux sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) est présentée.

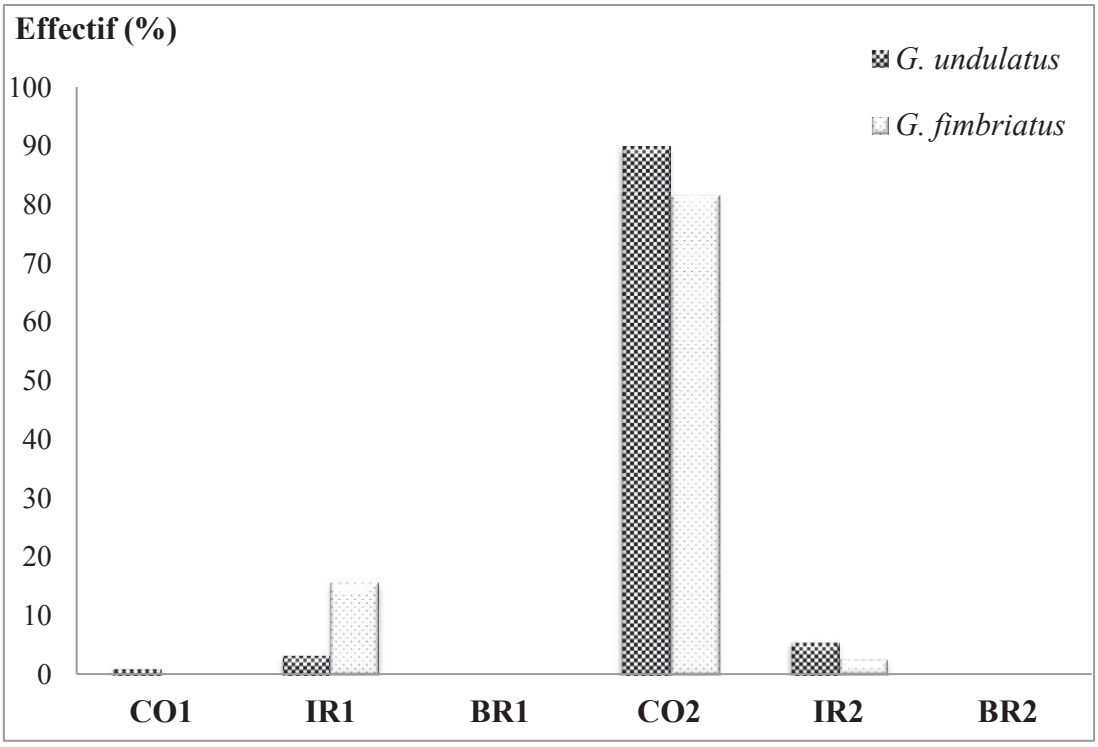


Figure 5.3 : Répartition spatiale de la côte au large de deux espèces de poissons anguilliformes, *G. undulatus* et *G. fimbriatus*. Pour chaque espèce, l'abondance relative des deux espèces dans les sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (1) et du Grand Lagon Sud (2) est présentée.

Enfin, avec cette méthode d'échantillonnage, l'identification au niveau spécifique des congres se révèle particulièrement difficile sans analyse génétique ultérieure. Compte tenu du fait que l'ingestion des congres par leurs prédateurs se fait majoritairement par la tête, les critères morphologiques permettant une identification certaine (tête, nageoires pectorales, nageoire dorsale) sont la plupart du temps absents. Le taxon *Conger* spp. regroupe donc certainement les deux espèces de congres les plus représentées dans les eaux lagonaires de Nouvelle-Calédonie, *Conger cinereus* et *C. wilsoni*. Cette dernière étant principalement observée en Province Nord, il est probable que l'effectif soit en majorité composé de *C. cinereus,* de répartition plus large. Une distinction entre les congres chassés par les deux espèces de serpents a cependant été proposée dans une étude précédente, sur la base de dissimilitudes isotopiques (Brischoux *et al.* 2011). Cette différence a donc été prise en compte dans ce travail, et les congres consommés par *L. saingironsi* (*Conger* Ls) ont été séparés des congres ingérés par *L. laticaudata* (*Conger* Ll).

Récapitulatif des analyses réalisées sur les poissons anguilliformes

Dans le but d'optimiser l'étude sur le régime alimentaire des poissons anguilliformes *via* l'analyse de leurs contenus stomacaux, trois jeux de données ont été utilisés lors de ce travail. L'analyse des contenus stomacaux de 229 poissons récoltés dans le cadre de cette étude a été complétée par celle de 277 autres spécimens récoltés de 2005 à 2010. Un travail plus poussé d'identification des proies a été réalisé ultérieurement par analyses isotopiques des contenus stomacaux de 28 spécimens de *G. chilospilus*, 11 de *Conger* Ll et trois de *Conger* Ls (*cf.* V-3.1.b). Les signatures isotopiques des proies de nature différente (« crustacés » et « poissons ») ont été caractérisées séparément, puis comparées. Elles ont ensuite été utilisées pour tenter de déterminer l'origine de la matière organique non identifiée présente dans les contenus stomacaux des poissons.

L'échantillonnage des poissons anguilliformes utilisés pour les analyses isotopiques a été complété par quelques spécimens récoltés de 2005 à 2010. Ce complément a permis d'augmenter à la fois les effectifs et les gammes de tailles de certaines espèces (*cf.* Tab. 5.1). En revanche, seuls les spécimens des deux taxons *G. chilospilus* et *Conger* spp. récoltés dans le cadre de ce travail de thèse ont fait l'objet d'une analyse en contaminants (éléments traces et polluants organiques, Tab. 5.2).

Tableau 5.2: Nombre (*N*) de poissons analysés dans les sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS). La longueur moyenne (± écart-type) (LT, mm), la position trophique (exprimé avec $\delta^{15}N$, ‰) et le contenu en lipides (Lp, %) des poissons sont donnés, avec les valeurs minimales et maximales indiquées entre parenthèses. Aucune variation de LT, $\delta^{15}N$ et Lp entre sites n'a été observée (ANOVA, $p > 0,05$).

Espèces	**Site**	***N***	***N* (GN)**	***N* (GS)**	**LT (mm)**	**$\delta^{15}N$ (‰)**	**Lp (%)**
Gymnothorax	CO	8	3	5	212 ± 43 (147-284)	8,0 ± 0,8 (7,1-9,3)	1,2 ± 1,3 (0,2-3,6)
chilospilus	IR	20	10	10	253 ± 48 (140-372)	7,9 ± 0,7 (6,7-9,5)	0,8 ± 0,8 (0,2-3,3)
	BR	20	10	10	251 ± 23 (214-308)	7,8 ± 0,5 (7,1-8,8)	0,7 ± 0,6 (0,2-1,8)
	Total	**48**	**23**	**25**	**245 ± 41 (217-312)**	**7,9 ± 0,6 (6,7-9,5)**	**0,8 ± 0,8 (0,2-3,6)**
Conger spp.	CO	14	9	5	290 ± 46 (232-383)	8,6 ± 1,4 (6,6-10,5)	1,0 ± 0,7 (0,2-1,9)
	IR	10	0	10	344 ± 89 (203-487)	8,5 ± 0,8 (7,7-9,9)	1,5 ± 1,6 (0,3-5,5)
	BR	13	8	5	357 ± 63 (277-517)	8,5 ± 0,9 (7,1-10,3)	1,0 ± 1,2 (0,3-3,6)
	Total	**37**	**17**	**20**	**327 ± 71 (203-517)**	**8,6 ± 1,0 (6,6-10,5)**	**1,2 ± 1,2 (0,2-5,5)**

V-3 RESULTATS

V-3.1 Composition du régime alimentaire

V-3.1.a Identification des contenus stomacaux

Coefficient de vacuité (CV)

Les contenus stomacaux de dix espèces de poissons anguilliformes ont été examinés, soit un total de 506 estomacs (Tab. 5.3). Pour les espèces dont le nombre d'individus est faible (< 15 individus), 50 à 100 % des estomacs se sont avérés vides (*Gymnothorax moluccensis*, *G. margaritophorus*, *Uropterygius* spp., *C. formosa*, Tab. 5.3). Les coefficients de vacuité sont plus faibles chez les espèces dont le nombre de spécimens examiné est supérieur (> 20 individus), mais restent cependant variables d'une espèce à l'autre, avec par exemple des coefficients faibles chez *G. eurostus*, *G. undulatus* ou les Ophichthidae (~ 0,20), et plus forts chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. (~ 0,40).

Tableau 5.3 : Liste des poissons anguilliformes pris en compte dans l'analyse des contenus stomacaux. Pour chaque taxon, le nombre total de contenus stomacaux analysés (Nt), le coefficient de vacuité (CV) ainsi que le nombre moyen de proies par estomac (Np) sont indiqués.

Espèces	Nt	CV	Np
G. chilospilus	302	0,41	1,12
Conger spp.	57	0,39	1,29
Conger Ll	47	0,40	1,33
Conger Ls	10	0,30	1,14
G. eurostus	49	0,20	1,00
Ophichthidae	32	0,19	1,12
G. undulatus	27	0,22	1,00
G. fimbriatus	20	0,30	1,07
G. moluccensis	11	0,82	1,00
G. margaritophorus	4	1,00	
Uropterygius spp.	2	0,50	1,00
C. formosa	2	1,00	

Autres indices alimentaires

L'identification des contenus stomacaux des poissons anguilliformes s'est avérée difficile et imprécise dans la plupart des cas. L'état de digestion des proies généralement très avancé n'a permis qu'une détermination grossière, sur la base de restes d'articles identifiables. Cinq grandes catégories de proies ont ainsi été obtenues :

- les « poissons », identifiés à partir de têtes, de mâchoires, d'écailles, d'arêtes et de rayons de la queue ;
- les « crustacés », identifiés à partir de corps, de pinces, de pattes, d'antennes, de fragments de carapaces et de poils ;
- les « annélides », identifiés à partir de soies ;
- les « gastéropodes », identifiés à partir de restes de coquilles.
- les « purées », composées de matière non identifiée et désignées selon leur coloration en « purée rose », « rouge », « orange, « jaune » et « marron ».

Quelques spécimens de « poissons » possédant encore la tête ou la mâchoire ont fait l'objet d'un examen plus poussé, suggérant leur appartenance à la famille des Blenniidae. De même, les « crustacés » ont été divisés en « crevettes » et « brachyoures » lorsque cela était possible, ou classés dans les « débris de crustacés » lorsque l'identification était trop incertaine. Les « poissons » et les « crustacés » sont les proies les plus fréquemment trouvées dans les contenus stomacaux d'anguilliformes, tandis que les « annélides » et les « gastéropodes » sont plus rarement, voire très rarement observés. La « purée » constitue également une proportion importante du contenu stomacal, et en particulier la « purée rose » qui est majoritaire.

Les analyses des contenus stomacaux révèlent une composition du régime alimentaire différente entre les poissons anguilliformes (Tab. 5.4). Les congres *Conger* spp. (*Conger* Ll et *Conger* Ls) sont ceux s'alimentant le plus de poissons (49 %, de 46 à 62,5 %), tandis que *Gymnothorax chilospilus* en consomme *a priori* très peu (2 %, Fig. 5.4). Les crustacés constituent la part la plus importante du régime alimentaire des Ophichthidae (40 %) et la plus modeste chez *Conger* spp. (22 %, de 12,5 à 24 %, Fig. 5.4). Enfin, la murène *G. chilospilus* et surtout les Ophichthidae sont les seuls anguilliformes pour lesquels des indices de consommation d'annélides polychètes ont été trouvés (0,5 et 6,5 % respectivement, Fig. 5.4). Les estomacs des espèces *G. moluccensis* et *G. undulatus* ne contenant que de la matière non identifiable (« purée »), celles-ci ne sont par conséquent pas présentées (Tab. 5.4). Les poissons

anguilliformes semblent donc présenter trois profils alimentaires plus ou moins distincts (Fig. 5.4), avec :

- des carnivores consommant majoritairement des poissons, mais également des crustacés en de moindres proportions (*Conger* spp.) ;
- des carnivores s'alimentant à la fois de crustacés et de poissons, avec une préférence pour les crustacés *(G. fimbriatus et G. eurostus)* ;
- des carnivores consommant majoritairement des crustacés et plus occasionnellement des poissons, mais également des annélides polychètes (*G. chilospilus* et les Ophichthidae).

L'observation d'un reste de coquille de gastéropode chez un seul spécimen de *G. chilopsilus* reste anecdotique. Ces invertébrés pourraient constituer des proies très occasionnelles des poissons anguilliformes ou des proies secondaires indirectes.

La nature des proies « crustacés » diverge entre les anguilliformes (Tab. 5.4). Certaines espèces se nourrissent plutôt de brachyoures ou crabes (*G. chilospilus* et *Conger* Ls), tandis que d'autres s'alimentent davantage de crevettes (*Conger* Ll et Ophichthidae). Toutefois, une part importante de « crustacés » est non identifiée (débris de crustacés) et donc selon la nature de ces proies, ces tendances peuvent être largement remises en question (Tab. 5.4). Par ailleurs, il en est de même en ce qui concerne les conclusions globales tirées sur la composition des régimes alimentaires présentés ci-dessus. Compte tenu de la forte proportion de matière non identifiée ou « purée » trouvée dans les estomacs des poissons anguilliformes (variant de 29 à 68 % selon les espèces, Tab. 5.4), les résultats obtenus sont à considérer avec précaution. Des suppositions sur la nature de ces différentes « purées » peuvent être faites. Ainsi, la coloration et la présence de débris de type « crustacés » (poils, pince, fragments de carapaces) dans les purées rouge, orange, jaune et marron suggèrent une origine « crustacés ». La coloration et l'absence d'indices dans la purée rose laissent supposer une origine « poisson », ou plus probablement encore à la fois « crustacé » et « poisson ».

Tableau 5.4 : Analyse quantitative du régime alimentaire de trois espèces de Muraenidae (*G. chilospilus*, *G. eurostus* et *G. fimbriatus*), deux Congridae (*Conger* Ll et *Conger* Ls) et des Ophichthidae. Pour chaque taxon, le nombre d'estomacs contenant un type de proie (n), le nombre d'individus pour une catégorie de proies (N), l'indice de fréquence (f) ainsi que le pourcentage numérique (Cn, en %) sont indiqués.

G. chilospilus	n	N	f	Cn
poisson	4	4	0,02	**2,0**
crustacés	56	58	0,31	**28,9**
crevette	3	3	0,02	1,5
brachyoures	21	21	0,12	10,5
débris crustacés	33	34	0,18	16,9
annélides	1	1	0,01	**0,5**
gastéropodes	1	1	0,01	**0,5**
"purée"	135	137	0,75	**68,2**

G. eurostus	n	N	f	Cn
poisson	6	6	0,15	**15,4**
crustacés	12	12	0,31	**30,8**
crevettes	1	1	0,03	2,6
brachyoures	1	1	0,03	2,6
débris crustacés	10	10	0,26	25,6
"purée"	21	21	0,54	**53,8**

G. fimbriatus	n	N	f	Cn
poisson	3	3	0,21	**20,0**
crustacés	4	4	0,29	**26,7**
"purée"	8	8	0,57	**53,3**

Conger Ll	n	N	f	Cn
poisson	13	17	0,46	**45,95**
crustacés	8	9	0,29	**24,32**
crevettes	3	3	0,11	8,11
brachyoures	1	1	0,04	2,70
stomatopodes	1	1	0,04	2,70
débris crustacés	4	4	0,14	10,81
"purée"	11	11	0,39	**29,73**

Conger Ls	n	N	f	Cn
poisson	5	5	0,71	**62,5**
crustacés	1	1	0,14	**12,5**
brachyoures	1	1	0,14	12,5
"purée"	2	2	0,29	**25,0**

Ophichthidae	n	N	f	Cn
poisson	4	4	0,15	**13,3**
crustacés	12	12	0,46	**40,0**
crevettes	6	6	0,23	20,0
débris crustacés	6	6	0,23	20,0
annélides	2	2	0,08	**6,7**
"purée"	12	12	0,46	**40,0**

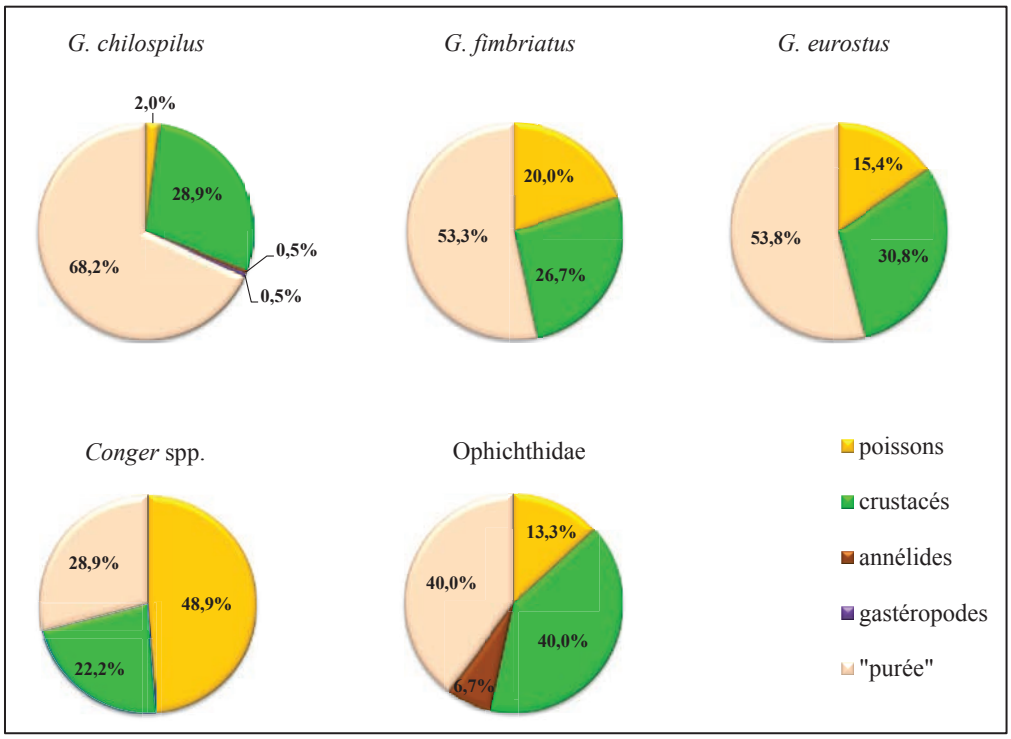


Figure 5.4 : Composition du régime alimentaire, exprimé en pourcentage numérique (%), de trois espèces de Muraenidae (*G. chilospilus*, *G. fimbriatus* et *G. eurostus*), ainsi que des Congridae et des Ophichthidae.

Influence de la taille

Les résultats des régressions linéaires mettent en évidence une relation positive significative entre la taille des poissons anguilliformes, toutes espèces confondues, et le poids global des proies qu'ils ont ingérés ($p < 0,001$, $F= 75,37$, $r^2= 0,30$, $r= 0,55$, droite de régression : $Ln(Pds) = 2,71xLn(LT)-18,17$ - Fig. 5.5). Les quatre espèces prises en compte (*Gymnothorax chilospilus*, *G. fimbriatus*, G. *undulatus* et *Conger* spp.) présentent des tailles moyennes significativement différentes (ANOVA, $p > 0,001$ - Fig. 5.6). Néanmoins, seules les espèces dont les tailles sont les plus extrêmes diffèrent significativement par la masse du contenu stomacal (*G. undulatus* et *Conger* spp., ANOVA, $p < 0.001$ - Fig. 5.6).

Le poids global des proies consommées peut également augmenter chez les grands individus d'une même espèce. Cette relation se vérifie chez *G. chilospilus* ($p < 0,001$, $F= 48,74$, $r^2= 0,27$, $r= 0,52$) et *Conger* spp. ($p < 0,05$, $F= 5,47$, $r= 0,31$, $r^2= 0,56$), mais n'est en revanche pas significative dans le cas de *G. undulatus* ($p > 0,05$, $F= 1,94$, $r^2= 0,10$, $r= 0,32$ - Fig. 5.5), en raison probablement de la faible gamme de tailles représentée chez cette espèce (Δ_{LT} = 100 mm). Aucune régression linéaire n'a été testée chez *G. fimbriatus* compte tenu du nombre de spécimens à disposition (*N*=4).

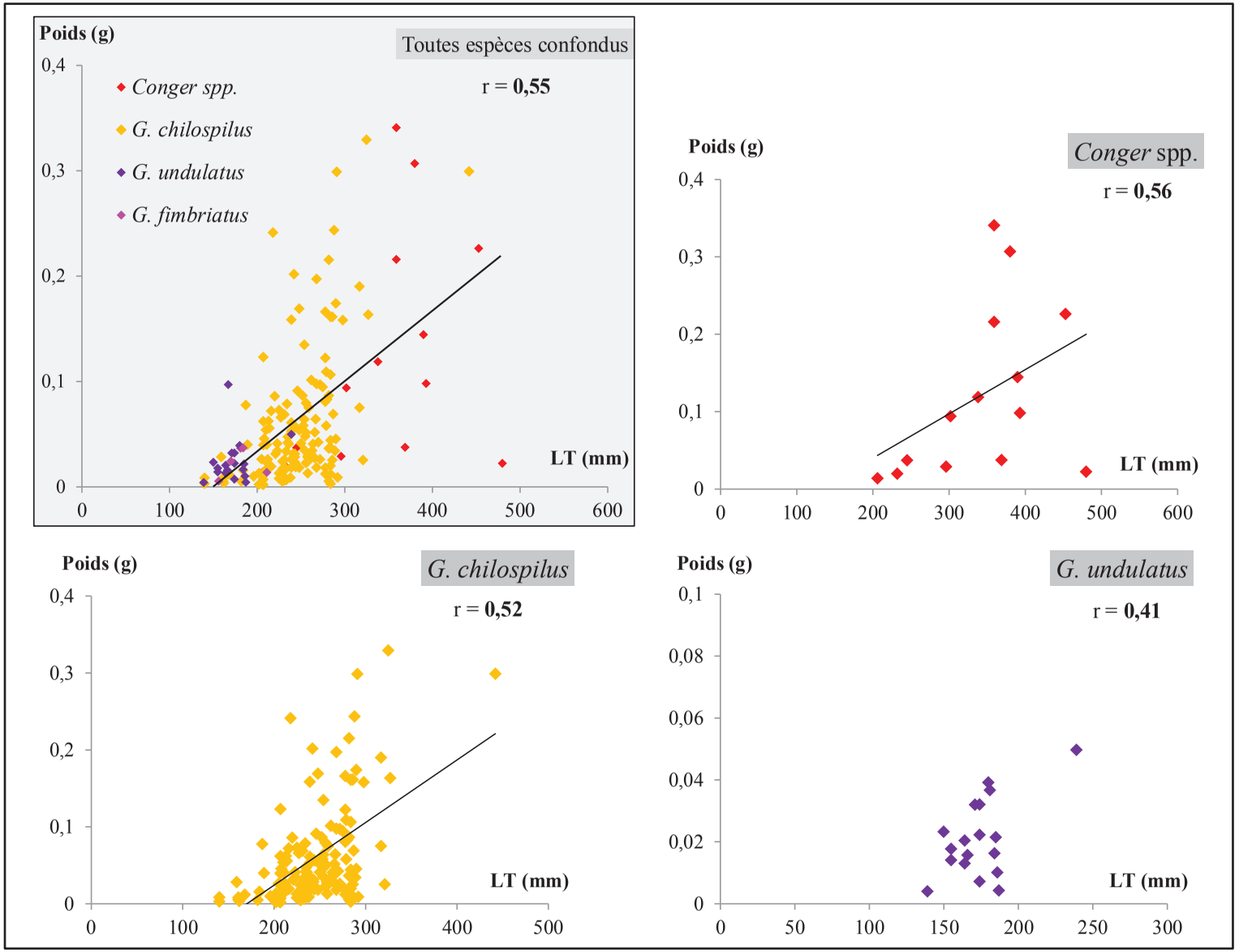


Figure 5.5 : Régressions linéaires entre la taille (LT, mm) des individus et le poids (Poids, g de masse humide) de leurs proies ingérées, toutes espèces d'anguilliformes confondues et chez différentes espèces (*G. chilospilus*, *G. undulatus* et *Conger* spp.).

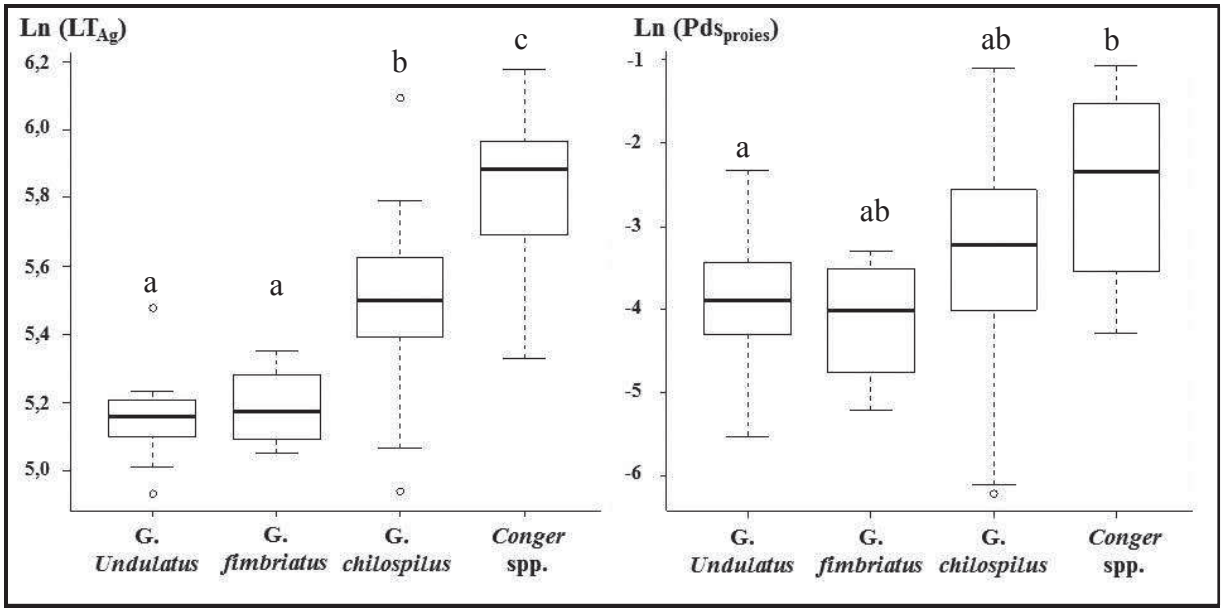


Figure 5.6 : Comparaison de la taille moyenne des poissons (gauche) et du poids moyen du contenu stomacal (droite) chez quatre espèces de poissons anguilliformes (*G. chilospilus*, *G. fimbriatus*, *G. undulatus* et *Conger* spp.). Les différences significatives de valeurs moyennes entre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,01$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes indiquent les premier et troisième quartiles, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les outliers.*

V-3.1.b Signatures isotopiques des contenus stomacaux

Caractérisation des proies « crustacés »

Les proies identifiées en tant que « crevettes » et « brachyoures » (crabes) révèlent des signatures isotopiques distinctes en carbone (test de Student, $p < 0,05$, Fig. 5.7). Les crevettes sont nettement plus appauvries en ^{13}C ($\delta^{13}C$ moyen de -16,96 ± 2,56 ‰, variant de -20,73 à -15,47 ‰) que les crabes ($\delta^{13}C$ moyen de -11,28 ± 1,86 ‰, variant de -14,01 à -6,33 ‰). Leurs signatures en azote ne sont en revanche pas différentes (test de Student, $p > 0,05$, Fig. 5.7), avec des $\delta^{15}N$ moyens de 7,39 ± 0,33 ‰ pour les crevettes et de 6,28 ± 1,96 ‰ pour les crabes. Néanmoins, les crevettes s'étendent sur une gamme restreinte de valeurs en azote ($\delta^{15}N$ variant de 6,91 à 7,59 ‰), tandis que les crabes présentent une gamme plus étendue (de 2,14 à 9,19 ‰). Ces signatures concordent avec celles des différents crustacés récoltés dans les sites récifo-lagonaires, pour lesquels les crevettes ($\delta^{13}C$ de -15,96 ± 2,36 ‰ et $\delta^{15}N$ de 5,68 ±1,14 ‰) sont bien discriminées des crabes, particulièrement en carbone ($\delta^{13}C$ de -8,55

± 0,96, -10,75 ± 1,03, -12,50 ± 0,83 et $\delta^{15}N$ de 5,91 ± 1,38, 8,15 ± 0,38, 5,13 ± 1,10 pour les grands crabes, les petits crabes 1 et les petits crabes 2 respectivement) (*cf.* IV-3.1.a).

Compte tenu de la bonne discrimination en carbone des deux types de crustacés, la plupart des proies non identifiables morphologiquement (débris de crustacés) ont pu être classées parmi les crevettes (Cv) ou les crabes (Cb) sur la base de leurs signatures isotopiques (Fig. 5.7). Au regard de leurs valeurs isotopiques proches de celles de proies analysées, les « purées » ayant révélé la présence de débris de crustacés semblent en effet montrer une origine « crustacés ». La « purée rouge » serait plutôt issue de proies de type « crevettes », alors que les autres « purées » (orange, jaune et marron) résulteraient de la dégradation de proies de type « crabes ».

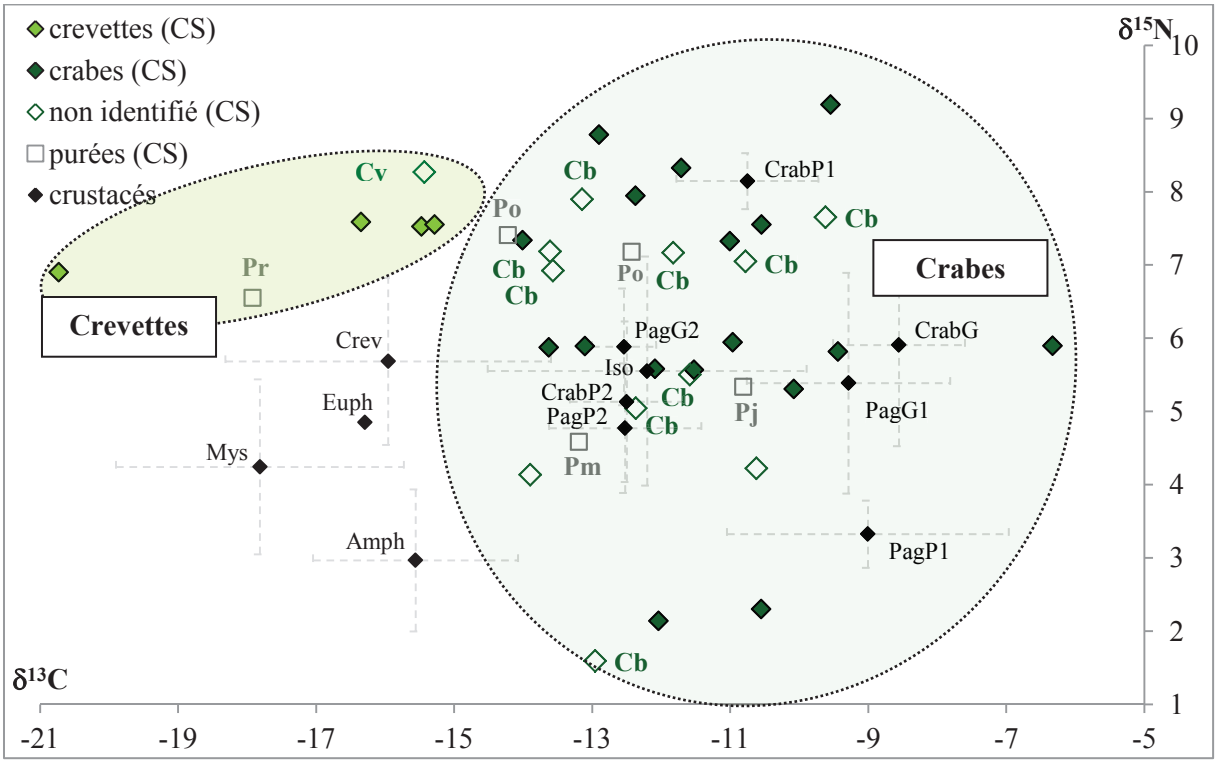


Figure 5.7 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des proies « crustacés » récupérées dans les contenus stomacaux de *G. chilospilus, Conger* Ll et *Conger* Ls. Les signatures des proies identifiées comme étant des « crevettes » ou des « crabes » sont nettement discriminées par leur $\delta^{13}C$, correspondant aux valeurs obtenues pour les crustacés échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires *(cf.* IV-3.1.a*)*. La nature des crustacés « non identifiés » et des « purées » (hors « purée rose ») a donc été déterminée. *Codification : Cv = crevette ; Cb = crabe ; Po = purée orange ; Pr = purée rouge ; Pj = purée jaune ; Pm = purée marron ; Amph,..., PagP2 (cf. Annexe A).*

Caractérisation des proies « poissons »

Les proies identifiées en tant que « poissons » se divisent en deux groupes de signatures en carbone distinctes (test de Student, $p < 0,05$ - Fig. 5.8). Les proies du premier groupe sont nettement plus enrichies en ^{13}C (-14,19 ± 0,76 ‰, variant de -15,09 à -13,12 ‰) que celles du second groupe ($\delta^{13}C$ moyen de -19,25 ± 1,38 ‰, variant de -20,84 à -18,42 ‰). Leurs signatures en azote ne sont en revanche pas différentes (test de Student, $p > 0,05$ - Fig. 5.8), avec des $\delta^{15}N$ moyens de 6,94 ± 0,63 ‰ pour le premier groupe et de 6,29 ± 1,22 ‰ pour le second. Certaines proies du premier groupe présentent des signatures isotopiques très proches de poissons échantillonnées dans les écosystèmes récifo-lagonaires (Fig. 5.8). Ainsi, l'appartenance des deux proies identifiées comme étant des Blenniidae semble probable. De plus, trois autres proies pourraient faire partie des Blenniidae, des Opistognathidae ou des Labridae au regard de leurs valeurs en azote et en carbone. Pour les proies du second groupe, aucune hypothèse solide ne peut être avancée concernant leur identification, même si au moins une pourrait faire partie des Pomacentridae (par exemple *Chromis vanderbuilti*, *Chromis margaretifer*, *Chromis chrysura* ou *Pomacentrus philippinus*).

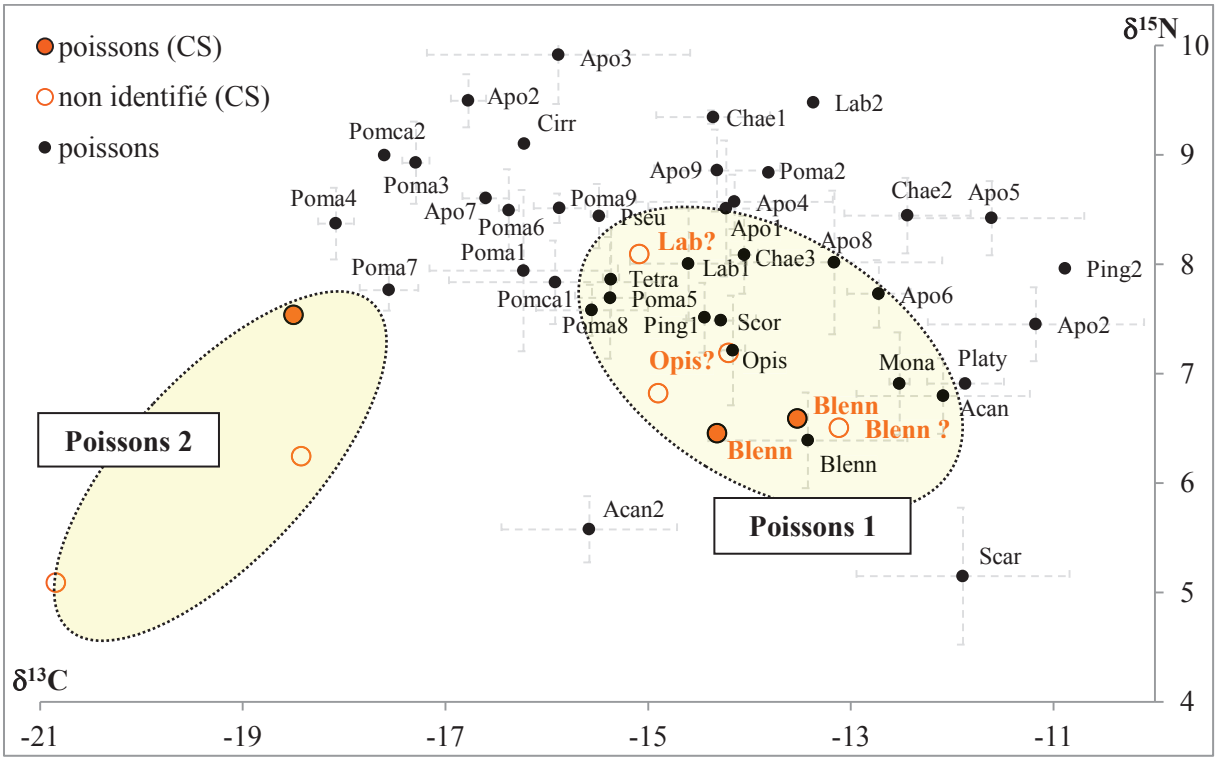


Figure 5.8 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des proies « poissons » identifiées dans les contenus stomacaux de trois poissons anguilliformes, la murène *G. chilospilus* et les congres *Conger* Ll et *Conger* Ls. Sont représentés sur ce graphique les signatures isotopiques des poissons issus des contenus stomacaux (CS) identifiés et « non identifiés », ainsi que les signatures des poissons échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires (*cf.* IV-3.2.a). Codification : Blenn = Blenniidae ; Lab = Labridae; Opis = Opistognathidae ; Acan1,…, Tetra (*cf. Annexe A*).

Comparaison isotopique des proies

L'analyse en composante principale (ACP) met en évidence des différences de composition isotopique entre les quatre types de proies trouvées dans les contenus stomacaux précédemment décrits (Fig. 5.9). Comme cela a été suggéré auparavant, les « crabes » se distinguent nettement des « crevettes » et les « poissons » du groupe 1 se différencient clairement de ceux du groupe 2. Les deux groupes de « poissons » sont également séparés des « crabes », mais leurs signatures isotopiques se confondent en partie avec celles des crevettes (Fig. 5.9).

Les différences entre les groupes ne sont significatives que dans le cas du carbone (ANOVA, $p < 0,05$). Les valeurs de $\delta^{13}C$ moyennes des « crabes » (-11,28 ± 1,86 ‰), des « poissons 1 » (-14,19 ± 0,76 ‰), et des « poissons 2 » (-19,25 ± 1,38 ‰) sont significativement distinctes (ANOVA, $p < 0,01$), et seules les proies « crevettes » révèlent un $\delta^{13}C$ moyen (de -16,96 ± 2,56 ‰) non différenciable de celles des deux groupes de « poissons » (ANOVA, $p > 0,05$). Les signatures en azote moyennes des proies ne sont quant à elles pas significativement différentes ($\delta^{15}N$ variant de 6,28 ± 1,96 ‰ chez les « crabes » à 7, 39 ± 0,33 chez les « crevettes », ANOVA, $p > 0,05$).

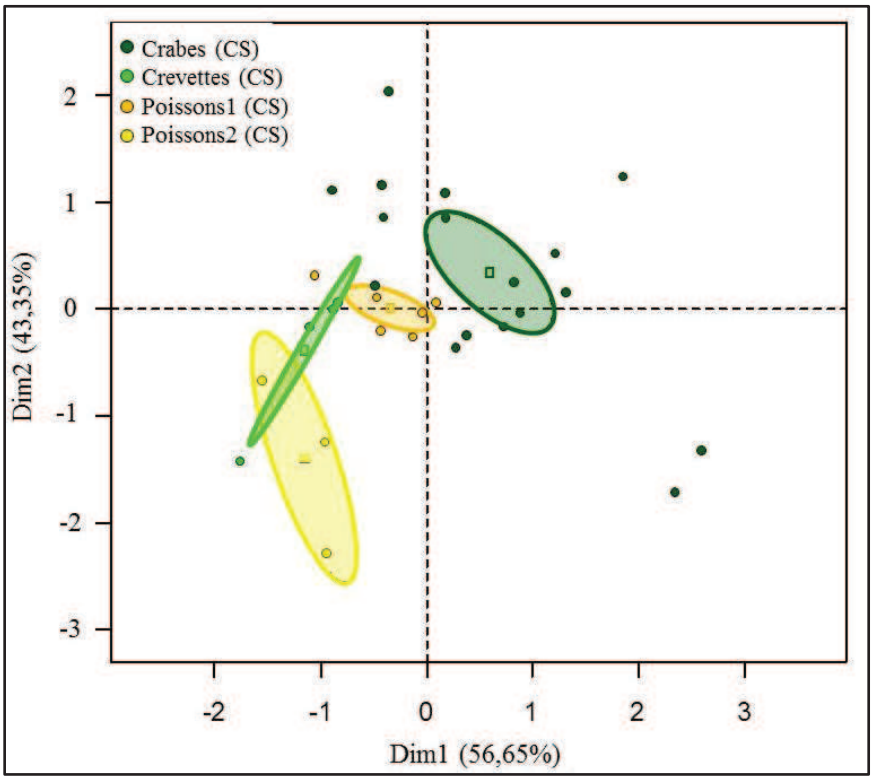


Figure 5.9 : Biplot de la composition isotopique des différentes proies récupérées dans les contenus stomacaux des poissons anguilliformes et issu de l'analyse en composantes principales (ACP). Seules deux variables (δ13C et δ15N) ont été prises en compte et les deux axes de dimensions expliquent donc 100 % de la variabilité des données. Les différences significatives entre groupes sont illustrées par les ellipses de confiance à 95 %.

Détermination de la « purée rose »

La « purée rose » présente en grande quantité dans les contenus stomacaux des poissons anguilliformes révèle des signatures isotopiques variées (Fig. 5.10). Celles-ci sont parfois proches des signatures des « crustacés » (« crevettes » et « crabes ») et dans d'autres cas proches des signatures des « poissons » (groupe 1 et 2). L'origine potentielle de cette matière non identifiée a donc été déterminée à l'aide d'une analyse de classification ascendante hiérarchique (CAH, dendrogramme non présenté). Les correspondances entre les signatures des échantillons de « purée rose » et celles des proies caractérisées confirment les origines probablement multiples de cette matière organique. Dans le cas présent, sur 28 échantillons de « purée rose » analysés, 39,3 % proviendraient de « crustacés » (32,2 % de crabes et 7,1 % de crevettes) et 60,7 % résulteraient de la dégradation de proies « poissons » (46,4 % de « poissons 1 » et 14,3 % de « poissons 2 ») (Fig. 5.10). Tous ces résultats restent cependant à considérer avec précaution, puisqu'il n'est pas exclu que certaines « purées » soient mal classées, ou encore qu'elles résultent du mélange de plusieurs types de proies.

V-3.1.c Contribution des proies au régime alimentaire des poissons anguilliformes

Une relation positive significative entre la signature isotopique en carbone des poissons anguilliformes et celles de leurs proies est mise en évidence par les régressions linéaires ($p < 0,001$, $F= 18,60$, $r^2= 0,32$, $r= 0,57$, droite de régression : $\delta^{13}C_{prédateur} = 0,36x\delta^{13}C_{proie}-8,53$ - Fig. 5.11). Aucune relation significative n'est en revanche démontrée dans le cas de l'azote ($p > 0,05$, $F= 0,21$, $r^2= 0,005$, $r= -0,07$ - Fig. 5.11). Au sein de chacune de trois espèces, *G. chilospilus*, *Conger* Ll *et* Ls, les valeurs isotopiques en carbone et en azote s'étendent sur des gammes relativement faibles ($\Delta C_{prédateurs}$ = 6,72, 3,44 et 1,46 ‰ / $\Delta N_{prédateurs}$ = 2,79, 2,39 et 0,82 ‰ chez *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls respectivement). Aucune corrélation significative n'est révélée entre les signatures isotopiques de ces prédateurs et celles de leurs proies (régressions, $p > 0,05$), à l'exception de la signature en carbone chez *Conger* Ll ($p= 0,04$, $F= 5,84$, $r^2= 0,42$, $r= 0,65$).

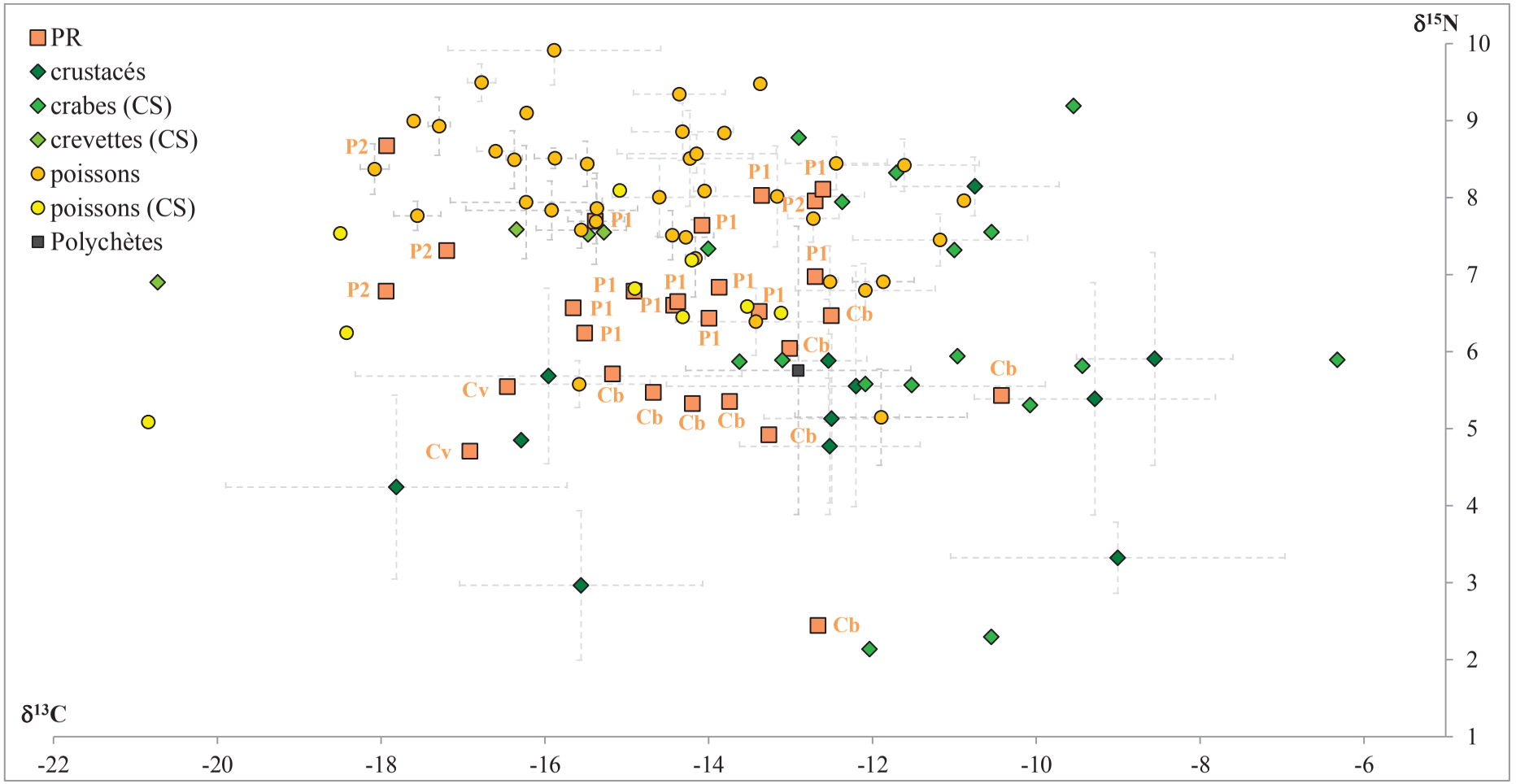


Figure 5.10 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de la « purée rose » (PR) récupérée dans les contenus stomacaux de trois poissons anguilliformes, la murène *G. chilospilus* et les congres *Conger* Ll et *Conger* Ls. Les signatures isotopiques des proies de contenus stomacaux (CS) identifiées (« crabes », « crevettes », « poissons »), ainsi que celles des crustacés, des poissons et des annélides polychètes échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires sont représentées *(cf.* IV-3.1.a et IV-3.2.a*). Codification : Cb= crabe ; Cv = crevette; P1 = poissons 1 ; P2 = poissons 2.*

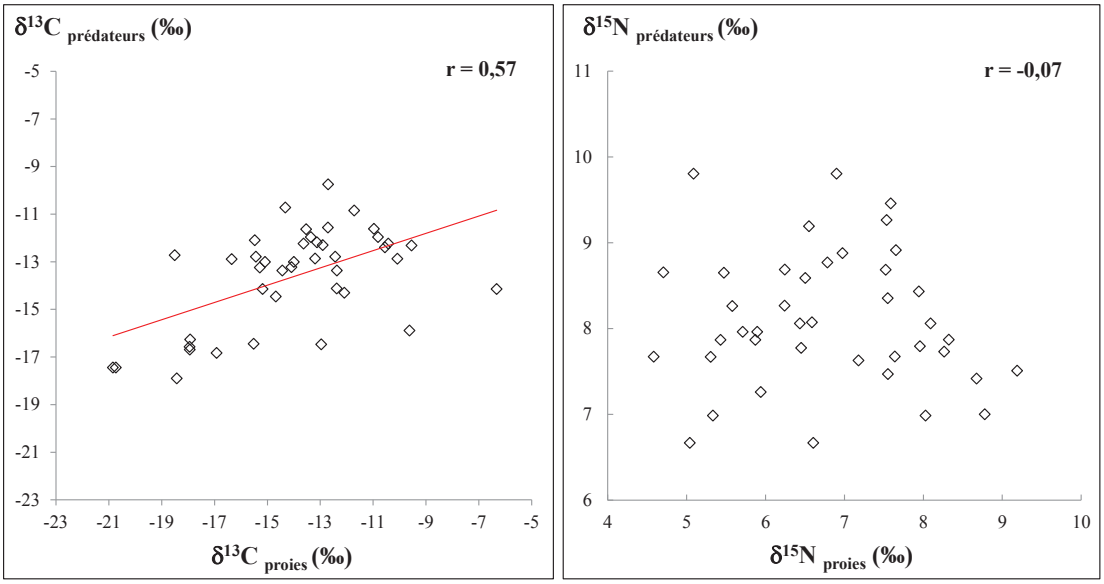


Figure 5.11 : Régressions linéaires entre les signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des prédateurs et celles de leurs proies, *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls confondues.

Les trois taxons *Gymnothorax chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls, consomment les mêmes grandes catégories de proies, des crustacés et des poissons. Leur composition isotopique n'est cependant pas la même (Fig. 5.12). Les signatures en azote moyennes de leurs proies sont relativement comparables, même si les proies de *G. chilospilus* présentent une gamme de signatures nettement plus étendue ($\delta^{15}N$ de 1,59 à 9,19 ‰) que celles des congres ($\delta^{15}N$ de 4,71 à 8,67 ‰ chez *Conger* Ll et de 6,45 à 8,32 ‰ chez *Conger* Ls - Fig. 5.12). En revanche, ces trois prédateurs s'alimentent de proies dont les signatures moyennes en carbone sont distinctes. Ainsi, la majorité des proies consommées par *Conger* Ll ont des $\delta^{13}C$ faibles (« crevettes » et « poissons 2 », Tab. 5.5), alors que la plupart des proies de *Conger* Ls présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ plus fortes (« crabes » et « poissons 1 », Tab. 5.5). *G. chilospilus* se place en position intermédiaire, puisque cette espèce se nourrit principalement de proies dont les $\delta^{13}C$ sont forts (« crabes » et « poissons 1 », Tab. 5.5), mais également de proies de $\delta^{13}C$ plus faibles (« crevettes » et « poissons 2 », Tab. 5.5).

Par conséquent, les poissons anguilliformes se distinguent significativement par leurs signatures en carbone moyennes, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ nettement plus faibles chez *Conger* Ll que chez *G. chilospilus* et *Conger* Ls (ANOVA, $p < 0,001$, Tab. 5.5). Peu de différences entre leurs signatures en azote sont en revanche à noter, puisque seuls les anguilliformes dont les $\delta^{15}N$ sont les plus éloignés se distinguent significativement (*Conger* Ll et *G. chilospilus*, ANOVA, $p < 0,01$ - Tab. 5.5). Comme le soulignent ces valeurs, la différence de $\delta^{15}N$ entre la proie et son prédateur n'est pas constante selon les espèces considérées.

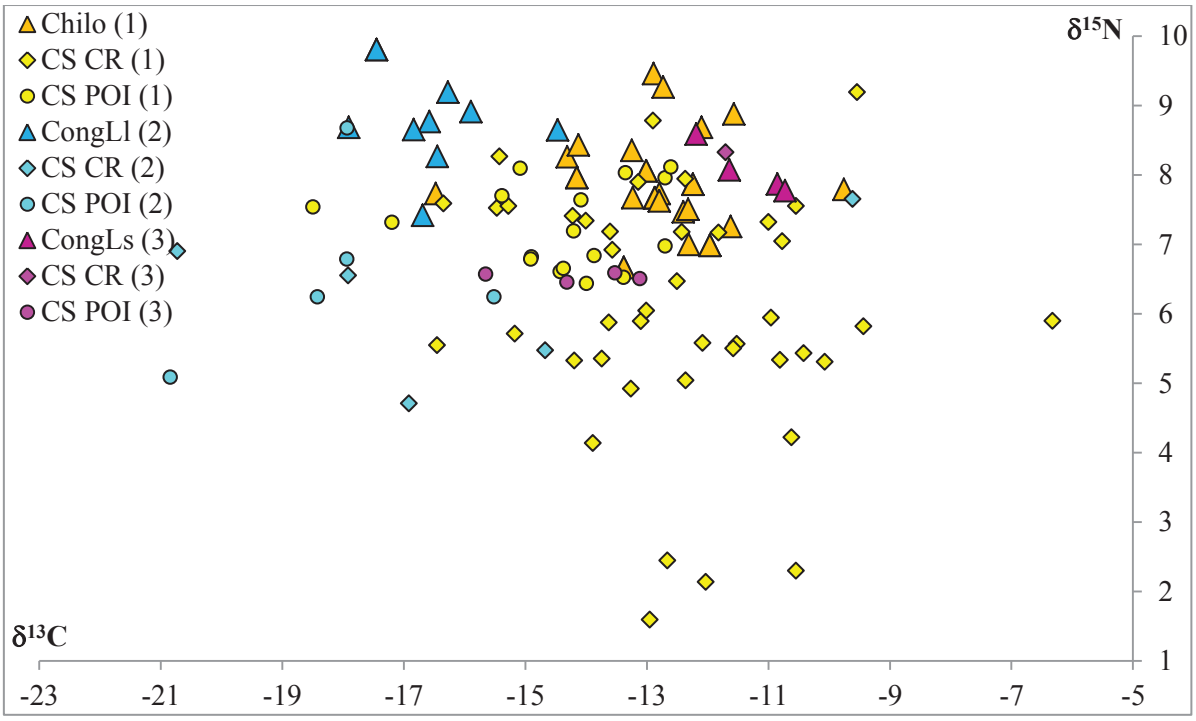


Figure 5.12 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de trois poissons anguilliformes, *G. chilospilus* (Chilo), *Conger* Ll (Cong Ll) et *Conger* Ls (Cong Ls), ainsi que des proies « crustacés » (CR) et « poissons » (POI) récupérées dans leurs estomacs (CS).

Tableau 5.5: Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des trois poissons anguilliformes étudiés (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls), ainsi que de leurs proies respectives. Le nombre d'échantillons (*N*) est indiqué.

	$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$		*N*
G. chilospilus	**-12,86**	**± 1,18**	**7,84**	**± 0,69**	***28***
crabes	-12,08	± 1,74	5,86	± 1,76	*37*
crevettes	-15,80	± 0,56	7,29	± 1,03	*5*
poissons 1	-14,20	± 1,18	7,23	± 0,61	*16*
poissons 2	-18,50		7,54		*1*
***Conger* Ll**	**-16,60**	**± 0,96**	**8,81**	**± 0,7**	***10***
crabes	-12,15	± 3,58	6,56	± 1,54	*2*
crevettes	-18,52	± 1,98	6,05	± 1,18	*3*
poissons 1					*0*
poissons 2	-18,13	± 1,89	6,61	± 1,31	*5*
***Conger* Ls**	**-11,35**	**± 0,69**	**8,07**	**± 0,36**	***4***
crabes	-11,71		8,32		*1*
crevettes					*0*
poissons 1	-13,65	± 0,61	6,51	± 0,07	*3*
poissons 2	-15,65		6,57		*1*

Cet écart varie de 0,30 à 2,00 ‰ pour *G. chilospilus*, de 0,20 à 2,76 ‰ pour *Conger Ll* et de -0,25 à 1,56 pour *Conger Ll* suivant le type de proie (Tab. 5.5).

Les facteurs de fractionnement ou d'enrichissement en carbone (ΔC) et en azote (ΔN), correspondent à la différence de signatures istoopiques entre la proie et son prédateur ; c'est-à-dire la différence des valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ entre le contenu stomacal et le muscle du prédateur. Ces facteurs ont été obtenus pour 42 des 75 spécimens de poissons anguilliformes échantillonnés, représentant les trois taxons *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls. Les résultats mettent en évidence un écart marqué des ΔC et ΔN calculés *vis-à-vis* des constantes moyennes usuelles, qui sont de +1 ‰ pour le carbone et de +3,4 ‰ pour l'azote (Minagawa et Wada 1984 ; Post 2002). Aucune des trois espèces n'affiche un ΔN proche de 3,4 ‰ (Tab. 5.6). La moyenne pour l'ensemble des poissons anguilliformes est de 1,33 ‰ avec un large éventail individuel variant de -1,78 à 4,71 ‰. La discrimination en carbone est également très variable, avec un ΔC allant de -7,83 à 5,77 ‰ et une moyenne de 0,36 ‰ toutes espèces confondues (Tab. 5.6).

Environ 35 % de la variation du facteur de fractionnement en azote peuvent être expliqués par la variation en $\delta^{15}N$ du tissu du prédateur, puisque ΔN augmente significativement avec le niveau trophique du prédateur ($\delta^{15}N_{prédateur}$, $p < 0,001$, $F= 20,90$, $r^2= 0,35$, $r= 0,59$, droite de régression : $\Delta N = 1,11x\delta^{15}N-7,69$ - Fig. 5.13). Cette relation se vérifie au niveau intraspécifique chez *Conger* Ll ($p < 0,05$, $F= 10,49$, $r^2= 0,57$, $r= 0,75$), mais pas chez *G. chilospilus* ($p > 0,05$, $F= 3,96$, $r^2= 0,14$, $r= 0,37$). Contrairement au cas précédent, aucune relation significative entre le $\delta^{13}C$ des poissons et leur ΔC n'est apparue, que ce soit toutes espèces confondues ($p > 0,05$, $F= 0,43$, $r^2= 0,01$, $r= 0,10$ - Fig. 5.13) ou au sein de chaque espèce ($p > 0,05$).

Tableau 5.6: Facteurs de fractionnement moyens (± écart-type, min-max) en carbone (ΔC) et en azote (ΔN) obtenus pour les poissons anguilliformes en général (toutes espèces confondues), et pour chaque espèce étudiée (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls). Le nombre d'échantillons (N) est indiqué.

	ΔC			**ΔN**			*N*
Anguilliformes	**0,36**	**± 2,61**	**(-7,83 à 5,77)**	**1,33**	**± 1,48**	**(-1,78 à 4,71)**	42
G. chilospilus	0,11	± 2,7	(-7,83 à 5,77)	0,97	± 1,33	(-1,78 à 3,09)	28
Conger Ll	0,45	± 2,73	(-6,28 à 3,40)	2,38	± 1,62	(-1,26 à 4,71)	10
Conger Ls	1,81	± 1,27	(0,85 à 3,59)	1,11	± 1,09	(-0,46 à 2,09)	4

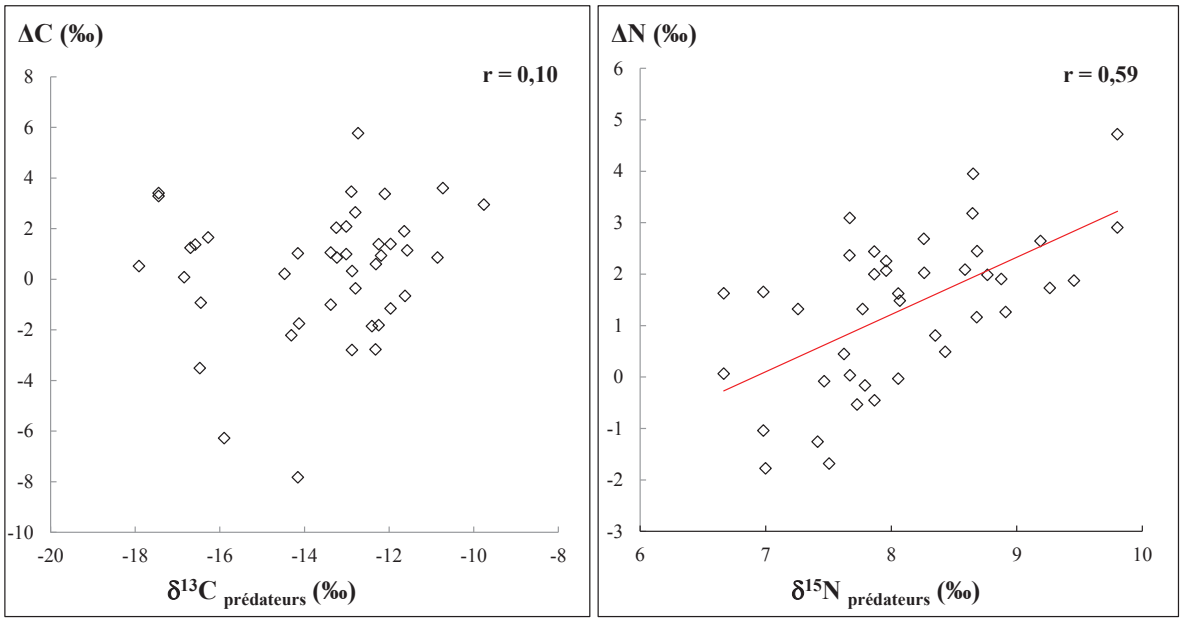


Figure 5.13 : Régressions linéaires entre les signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des prédateurs et les facteurs de discrimination, toutes espèces de poissons anguilliformes confondues (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls).

Le modèle mixte (*cf.* II-4.2.b) appliqué à ce jeu de signatures isotopiques et de facteurs d'enrichissement trophique confirme les tendances soulignées précédemment ; les proies issues des contenus stomacaux contribuent différemment à la composition isotopique des trois poissons anguilliformes (Fig. 5.14). D'après les résultats, les signatures isotopiques des prédateurs résulteraient :

- pour *G. chilospilus*, essentiellement des « poissons 1 » (45 %) et des crabes (37 %), et occasionnellement des crevettes (11 %) et des poissons 2 (7 %) ;
- pour *Conger* Ll, principalement des « poissons 2 » (36 %) et des crevettes (31 %), plus faiblement des poissons 1 (21 %) et relativement peu des crabes (12 % respectivement) ;
- pour *Conger* Ls, en majorité des crabes (33 %) et des « poissons 1 » (33 %), en des proportions plus faibles des crevettes (18 %) et des « poissons 2 » (16 %).

Deux profils alimentaires généraux ressortent donc de ce modèle, séparant *Conger* Ll des deux autres anguilliformes (*G. chilospilus* et *Conger* Ls).

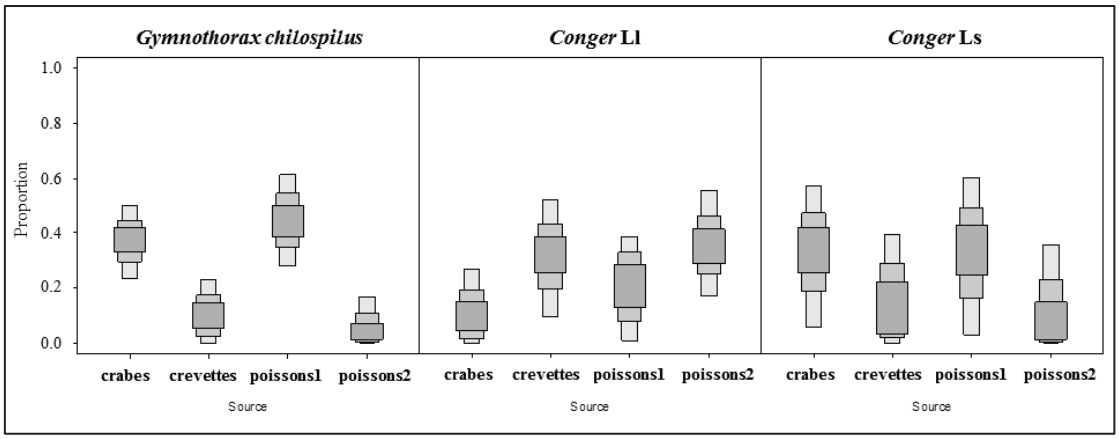


Figure 5.14 : Importance relative des différentes proies issues des contenus stomacaux (crabes, crevettes, poissons 1 et poissons 2) dans la composition isotopique de *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls. Les boîtes représentent 50 %, 75 % et 95 % (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.

V-3.2 Caractérisation isotopique des anguilliformes

V-3.2.a Signatures isotopiques en carbone et en azote

Les signatures isotopiques obtenues couvrent une large gamme de valeurs, s'étendant de -19,85 à -9,27 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 4,87 à 11,78 ‰ pour le $\delta^{15}N$. Les familles Muraenidae, Congridae et Ophichthidae révèlent des signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote plus ou moins différentes (Fig. 5.15 et Tab. 5.7). Les Congridae se distinguent significativement en carbone des Muraenidae et des Ophichthidae, avec des valeurs de $\delta^{13}C$ moyennes plus faibles (ANOVA, $p < 0,01$ - Tab. 5.7). En termes d'azote en revanche, ce sont les Ophichthidae qui montent un $\delta^{15}N$ moyen significativement plus faible (ANOVA, $p < 0,001$ - Fig. 5.15).

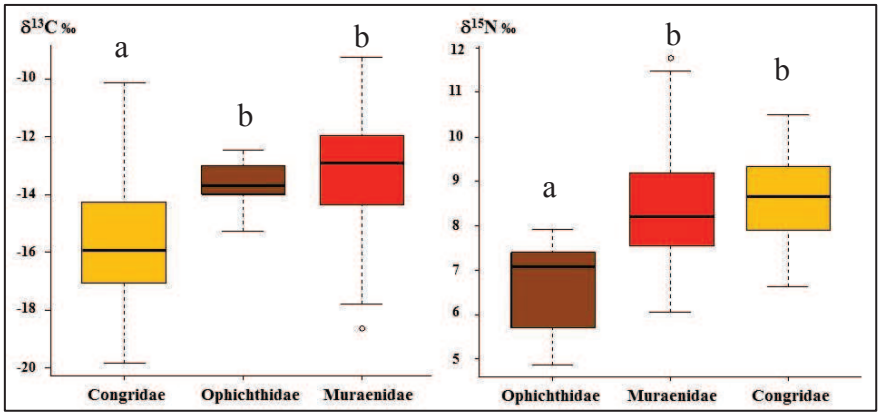


Figure 5.15 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des Muraenidae, Congridae et Ophichthidae. Les différences significativement de valeurs moyennes entre les trois groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,01$).

Tableau 5.7: Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des groupes de l'ensemble des poissons anguilliformes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification ascendante hiérarchique (CAH, *cf.* Annexe 5.1), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

	Code	CAH	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	GT	*N*
Congridae			**-15,43 ± 2,27**	**8,64 ± 0,94**	P	***73***
Conger Ll	Cong1	1.3	-16,26 ± 1,69	8,75 ± 0,99	nd	*52*
Conger Ls	Cong2	3.2	-13,37 ± 2,24	8,39 ± 0,74	nd	*21*
Muraenidae			**-13,29 ± 1,82**	**8,40 ± 1,02**		***316***
Muraeninae						
Gymnothorax albimarginatus	Albi	3.2	-14,21 ± 2,05	8,52 ± 1,10	ns	*13*
Gymnothorax chilospilus	Chilo	3.1	-12,83 ± 1,12	7,86 ± 0,65	MC	*133*
Gymnothorax eurostus	Euro	1.3	-14,94 ± 1,26	9,25 ± 0,92	MC	*33*
Gymnothorax fimbriatus	Fimb	2.1	-11,61 ± 0,96	8,43 ± 0,87	MC	*39*
Gymnothorax margaritophorus	Marg	1.3	-15,34 ± 1,21	8,67 ± 0,98	MC	*10*
Gymnothorax moluccensis	Molu	1.1	-16,52 ± 1,19	10,01 ± 0,72	P	*16*
Gymnothorax pindae	Pind	1.2	-14,37 ± 1,67	9,46 ± 0,89	ns	*14*
Gymnothorax reticularis	Reti	3.3	-14,48 ± 0,84	7,55 ± 0,58	MC	*4*
Gymnothorax undulatus	Undu	2.1	-11,65 ± 0,81	7,89 ± 0,55	P	*35*
Uropterygiinae						
Cirrimaxilla formosa	Form	1.1	-16,83 ± 0,70	9,76 ± 0,70	nd	*4*
Scuticaria tigrina	Tigri	1.2	-14,31 ± 1,28	9,69 ± 0,33	nd	*11*
Uropterygius macrocephalus	Macro	2.1	-10,98	8,27	nd	*1*
Uropterygius supraforatus	Supra	3.2	-13,44	8,63		*1*
Uropterygius sp1	Uro1	3.2	-14,04	8,11	nd	*1*
Uropterygius sp2	Uro2	3.1	-13,17	7,73	nd	*1*
Ophichthidae			**-13,70 ± 0,91**	**6,71 ± 1,01**	mC	***13***
Muraenichthys sp.	Murae	3.3	-13,41 ± 0,76	6,23 ± 0,95	nd	*8*
Ophichthidae sp1	Oph1	3.3	-14,16 ± 1,01	7,49 ± 0,48	nd	*5*

Note : mC = microcarnivore ; MC = macrocarnivore ; P = piscivore.

Les signature isotopiques des poissons anguilliformes varient plus ou moins fortement au sein d'une même famille ou d'un même genre (Fig. 5.16 et Tab. 5.7). Les murènes présentent la plus importante variabilité interspécifique. Les quelques espèces d'Uropterygiinae étudiées, des genres *Uropterygius*, *Scuticaria* et *Cirrimaxilla*, ne sont pas significativement différentes (ANOVA, $p > 0,05$). Elles se différencient également assez peu des espèces de la sous-famille des Muraeninae. Cette variabilité au sein des murènes concerne donc surtout les Muraeninae et en particulier le genre *Gymnothorax*, pour lesquels un grand nombre d'espèces diffère en carbone et en azote (Fig. 5.16). Les deux espèces de poissons-serpents montrent des signatures en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ assez proches et ne peuvent être significativement discriminées (ANOVA, $p > 0,05$ - Tab. 5.7). Enfin, les analyses isotopiques permettent de souligner des dissemblances entre les congres consommés par les tricots rayés jaunes (*L. saintgironsi*) et ceux consommés par les tricots rayés bleus (*L. laticaudata*). Bien que leurs $\delta^{15}N$ soient statistiquement similaires (ANOVA, $p > 0,05$), leurs $\delta^{13}C$ sont significativement différents (ANOVA, $p < 0,001$ - Tab. 5.7).

Les analyses de classification ascendante hiérarchique (CAH) ont identifié trois principaux groupes de poissons anguilliformes (Fig. 5.17 et Annexe 5.1), dont la séparation dépend principalement des valeurs de leur signature en carbone:

- **groupe 1**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ élevées et composé de trois espèces de Muraenidae, G. *fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus* ;
- **groupe 2**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ intermédiaires et constitué de plusieurs espèces de Muraenidae (*G. albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *Uropterygius* sp1 et sp2 et *U. supraforatus*), des congres du groupe 2 (*Conger* Ls) et des Ophichthidae ;
- **groupe 3**, caractérisé par des valeurs en $\delta^{13}C$ faibles et rassemblant les autres espèces de Muraenidae (*C. formosa*, *G. eurostus*, *G. margaritophorus*, *G. moluccensis*, *G. pindae* et *S. tigrina*), ainsi que les congres du groupe 1 (*Conger* Ll).

Des sous-groupes, permettant une différenciation plus fine ont également été mis en évidence par les CAH (Fig. 5.17). Les poissons sont alors aussi distingués en fonction de leur signature en azote, selon que leur $\delta^{15}N$ soit faible (*Muraenichthys* sp., Ophichthidae sp1 et *G. reticularis*) ou fort (*C. formosa*, *G. moluccensis*, *G. pindae* et *S. tigrina*).

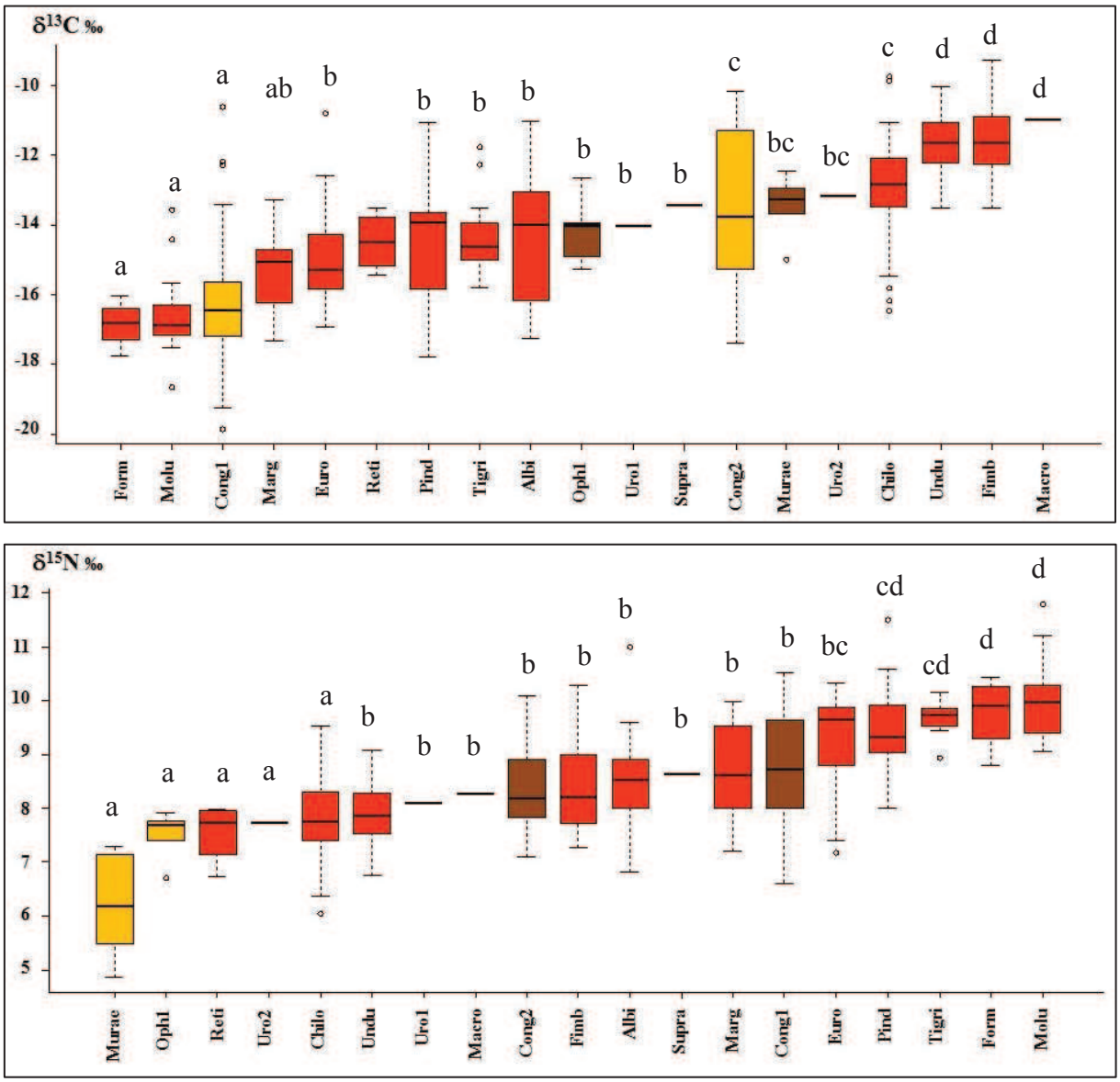


Figure 5.16 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différents poissons anguilliformes : *Conger* Ll (Cong1), *Conger* Ls (Cong2), *C. formosa* (Form), *G. albimarginatus* (Albi), *G. chilospilus* (Chilo), *G. eurostus* (Euro), *G. fimbriatus* (Fimb), *G. margaritophorus* (Marg), *G. moluccensis* (Molu), *G. pindae* (Pind), *G. reticularis* (Reti), *G. undulatus* (Undu), *S. tigrina* (Tigri), *U. macrocephalus* (Macro), *U. supraforatus* (Supra), *Uropterygius* sp1 (Uro1), *Uropterygius* sp2 (Uro2), *Muraenichthys* sp. (Murae), Ophichthidae sp1 (Oph1). Les différences significatives de valeurs moyennes sont indiquées par des lettres a, b, c et d (ANOVA, $p < 0,001$).

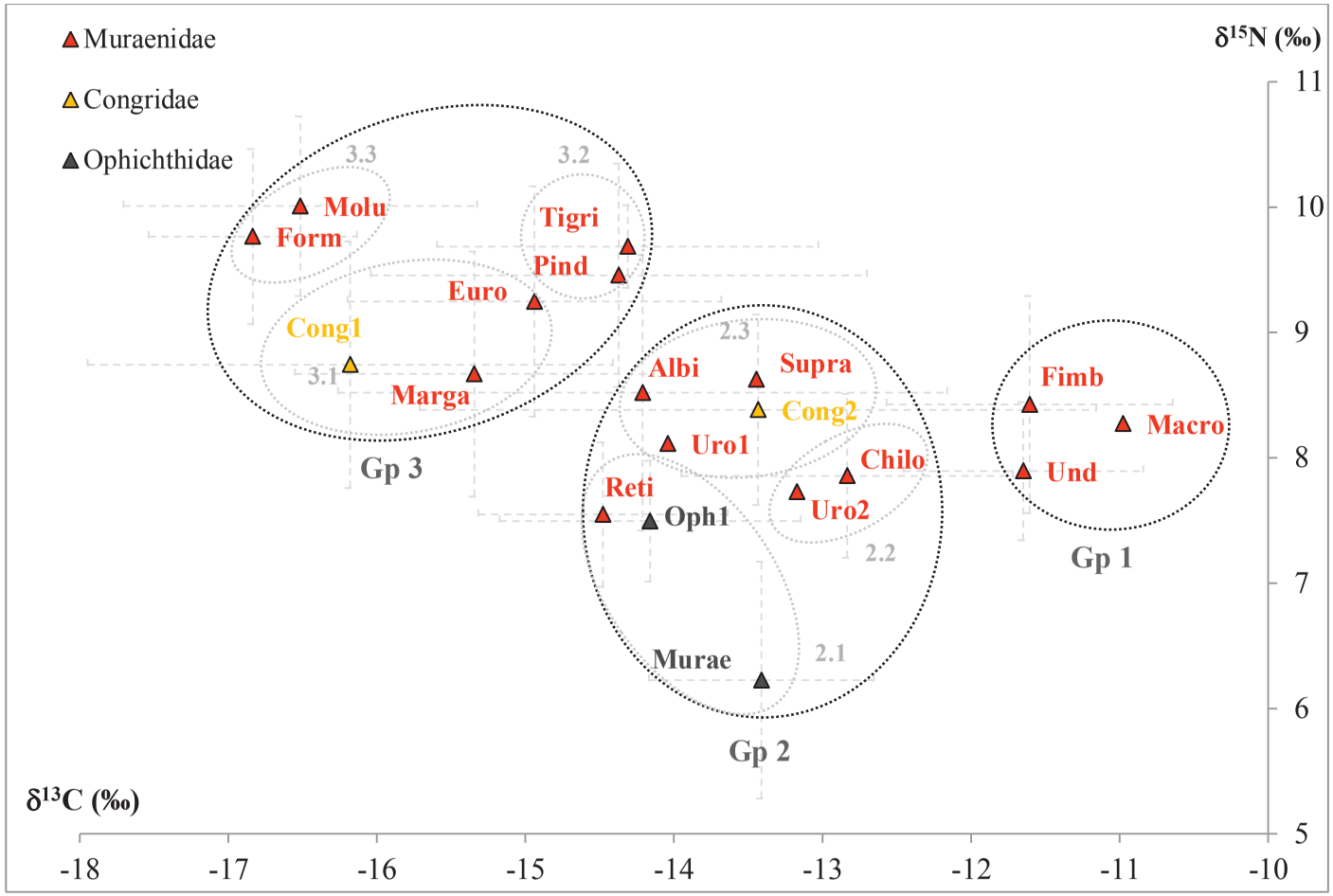


Figure 5.17 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des poissons anguilliformes : *Conger* Ll (Cong1), *Conger* Ls (Cong2), *C. formosa* (Form), *G. albimarginatus* (Albi), *G. chilospilus* (Chilo), *G. eurostus* (Euro), *G. fimbriatus* (Fimb), *G. margaritophorus* (Marg), *G. moluccensis* (Molu), *G. pindae* (Pind), *G. reticularis* (Reti), *G. undulatus* (Undu), *S. tigrina* (Tigri), *U. macrocephalus* (Macro), *U. supraforatus* (Supra), *Uropterygius* sp1 (Uro1), *Uropterygius* sp2 (Uro2), *Muraenichthys* sp. (Murae), Ophichthidae sp1 (Oph1). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes (Gp) et sous-groupes de poissons obtenus pat l'analyse CAH (Annexe 5.1).

V-3.2.b Modèles de mélange

Un modèle (*cf.* II-4.2.b) mixte a été utilisé pour estimer l'importance relative de différentes proies potentielles dans la composition isotopique des trois grands groupes de poissons anguilliformes définis précédemment. Les paramètres du modèle sont les suivants :

- les consommateurs : les trois principaux groupes d'anguilliformes de signatures isotopiques distinctes, ainsi que les sous-groupes les composant (*cf.* Fig 5.17) ;
- les proies : les crustacés et poissons des écosystèmes récifo-lagonaires décrits dans le chapitre précédent (*cf.* IV-3), à savoir les petits crabes de $\delta^{15}N$ faibles (Crabes 1) et forts (Crabes 2), les crevettes, les isopodes, les amphipodes, les annélides polychètes et les poissons des groupes isotopiques distincts (poissons 1 à 3, des plus forts aux plus faibles $\delta^{13}C$) ;
- le facteur d'enrichissement trophique : le facteur de fractionnement moyen des poissons anguilliformes proposé dans les résultats précédent ($\Delta C = 0,36 \pm 2,61$ et $\Delta N = 1,33 \pm 1,48$).

Pour chaque groupe de consommateurs, seules les proies présentant des signatures isotopiques dans la gamme de celles des poissons anguilliformes ont été prises en compte.

Le modèle révèle des différences dans les proportions relatives des proies entre les trois groupes de poissons anguilliformes (Fig. 5.18). Selon les résultats, le groupe 1 rassemblant *Gymnothorax fimbriatus*, *G. undulatus* et *Uropterygius macrocephalus* assimilerait majoritairement des crabes (« crabes 1 » à 26 % et « crabes 2 » à 17 %) et des « poissons 1 » (20 %), et plus faiblement des isopodes (12,5 %), des polychètes (12,5 %) et des « poissons 2 » (12 % - Fig. 5.18). Compte tenu des fortes valeurs de $\delta^{13}C$ de ces espèces d'anguilliformes, les « poissons 3 » et les crevettes, de signatures en carbone beaucoup plus faibles, n'ont pas été inclus comme proies potentielles. Les neuf espèces d'anguilliformes du groupe 2 (*G. albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *U. supraforatus*, *Uropterygius* sp1 et sp2, *Conger* Ls, Ophichthidae sp1 et *Muraenichthy*s sp.) présentent, d'après le modèle, les régimes alimentaires les plus diversifiés. Leurs signatures résulteraient de l'assimilation des diverses proies en des proportions comparables (13 % de « crabes 1 », 12 % de « poissons 1 » et « 2 » et d'isopodes, 11,5 % de polychètes, 11 % de crevettes et de « poissons 3 », 10,5 % de « crabes 2 »), mais également d'amphipodes en de moindres proportions (7 % - Fig. 5.18). Enfin, les anguilliformes du groupe 3 (*G. eurostus*, *G. moluccensis*, *G. margaritophorus*, *G. pindae*, *C. formosa*, *S. tigrina* et *Conger* Ll) révèlent le patron d'assimilation le moins

diversifié, résultant essentiellement des « poissons 3 » (58 %) et des « poissons 2 » (20 %), plus faiblement des crevettes (12 %), et très peu d'autres proies (« poissons 1 », amphipodes, isopodes, polychètes < 5 % - Fig. 5.18). Comme dans le cas du groupe 1, certaines proies potentielles dont les signatures isotopiques ne correspondent *a priori* pas à celles des prédateurs n'ont pas été incluses dans le modèle (« crabes 1 » et « 2 »).

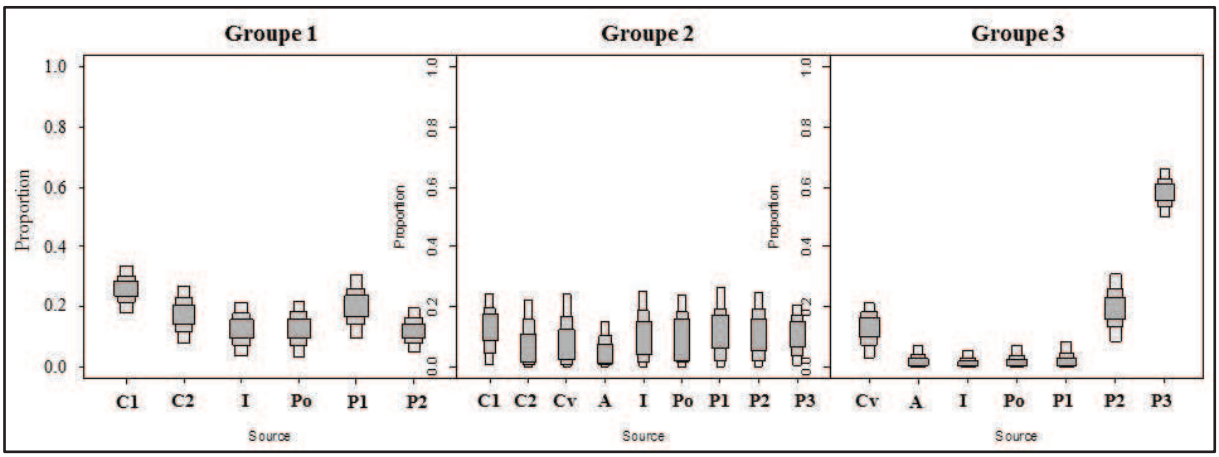


Figure 5.18 : Importance relative des différentes proies potentielles dans la composition isotopique de trois grands groupes de poissons anguilliformes. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens. *Codification : A = amphipodes ; C1 et 2 = crabes 1 et 2 ; Cv = crevettes ; I = isopodes ; P1à3 = poissons 1 à 3 ; Po = polychètes.*

L'importance relative de ces proies potentielles varie légèrement entre les sous-groupes (SG) d'anguilliformes composant un même groupe (Fig. 5.19). Au sein du groupe 2, le sous-groupe 2.1 (*Gymnothorax reticularis*, *Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1) se distingue des deux autres sous-groupes par les proportions les plus faibles en « poissons 2 et 3 » (~10,5 % *vs.* 13 à 16 %). Les espèces du sous-groupe 2.2 (*G. chilospilus* et *Uropterygius* sp2) présentent quant à elles les proportions relatives les plus faibles en « crabes 1 » (8 % *vs.* 16 %) et les plus fortes en crevettes (12 % *vs.* 9 %) et en amphipodes (13 % *vs.* 4 à 8 %). Enfin, le sous-groupe 2.3 (*G. albimarginatus*, *Conger* Ls, *Uropterygius* sp1 et *U. supraforatus*) assimilerait les plus fortes proportions en « poissons 2 et 3 » (~16 % *vs.* 10,5 à 13 %). Dans le groupe 3, le sous-groupe 3.1 (*G. margaritophorus*, *G. eurostus, Conger* Ll) montre le patron d'assimilation le plus différent des trois sous-groupes. Celui-ci révèle une plus faible importance relative des crevettes (8 % *vs.* 10 à 13 %) et des « poissons 3 » (41 % *vs.* ~ 60 %), mais des proportions plus fortes en polychètes (6 % *vs.* 3,5 %), « poissons 1 » (10 % *vs.* 4,5 %) et « poissons 2 » (25 % *vs.* 13 à 18 %).

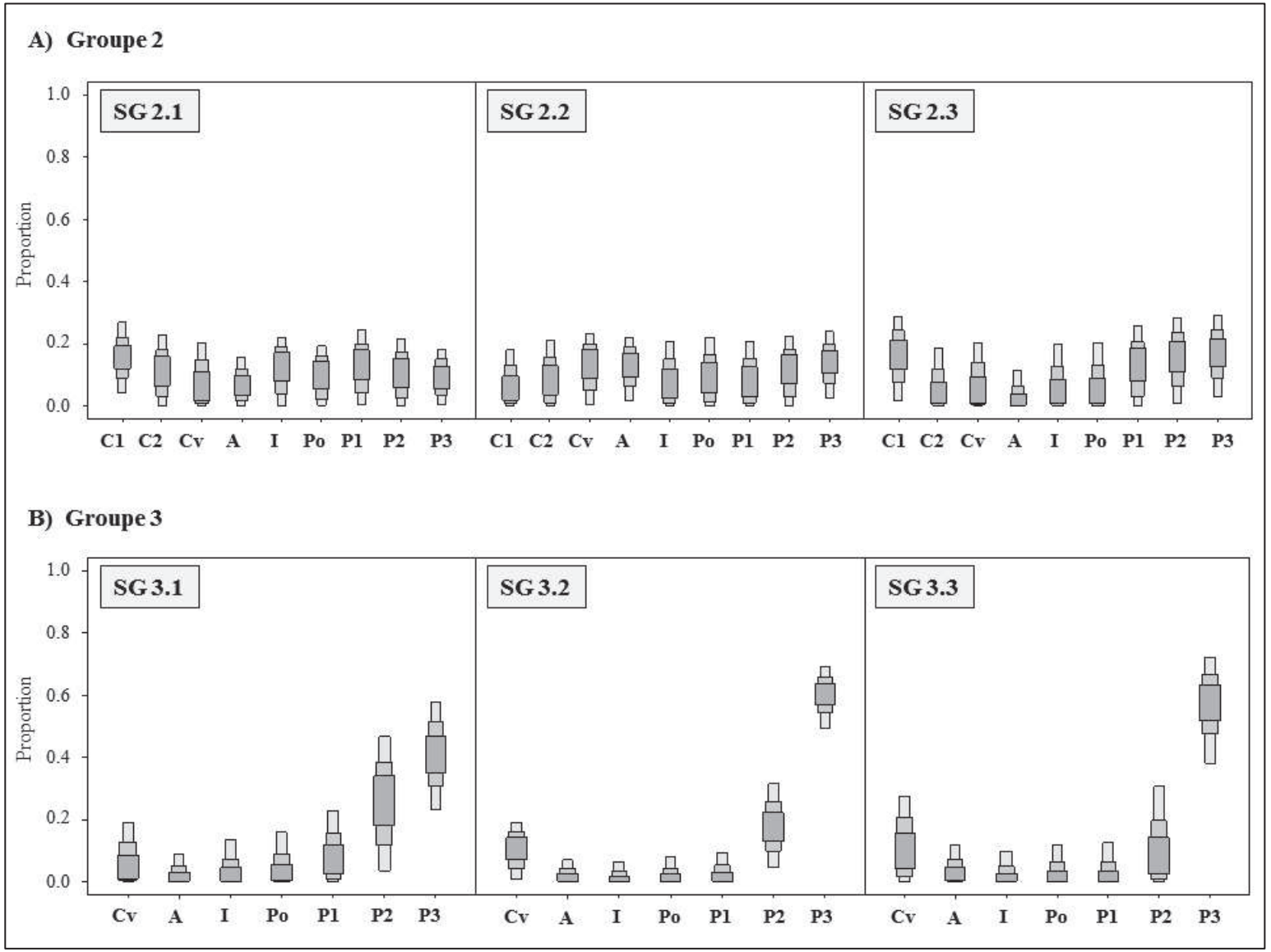


Figure 5.19 : Importance relative des différentes proies potentielles dans la composition isotopique des sous-groupes (SG) de deux des trois grands groupes de poissons anguilliformes. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens. *Codification : A = amphipodes ; C1 et 2 = crabes 1 et 2 ; Cv = crevettes ; I = isopodes ; P1à3 = poissons 1 à 3 ; Po = polychètes.*

V-3.2.c Relations entre taille, $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$

Une relation linéaire positive significative entre la taille des poissons et la valeur de leur $\delta^{15}N$ est mise en évidence lorsqu'on considère l'ensemble des espèces d'anguilliformes ($p < 0,001$, $r= 0,47$ - Tab. 5.8, Annexe 5.2). En revanche, les résultats montrent une faible relation négative significative entre la taille et le $\delta^{13}C$ ($p < 0,001$, $r= -0,31$ - Tab. 5.9, Annexe 5.3). Les 19 espèces prises en compte présentent des tailles moyennes significativement différentes (ANOVA, $p < 0,001$). Pourtant, la taille moyenne de l'espèce ne semble pas pouvoir être directement reliée à ces changements de signatures isotopiques. En effet, bien que la tendance semble souligner une augmentation du $\delta^{15}N$ moyen en fonction de la taille moyenne des différentes espèces, cette relation n'est pas significative ($p > 0,05$, $F= 0,46$, $r^2= 0,03$, $r= -0,16$ - Fig. 5.20). De même, le $\delta^{13}C$ moyen des espèces n'est pas significativement corrélé à leur taille moyenne ($p > 0,05$, $F= 0,01$, $r^2= 0,001$, $r= -0,02$ - Fig. 5.20).

Tableau 5.8: Régressions linéaires entre la longueur totale (log(LT), mm) et la signature en azote (δ15N, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r², r et p) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (N) sont indiqués.

	N	LT (min - max)	$\delta^{15}N$ (min - max)	**LT *vs.* $\delta^{15}N$**			
				F	r²	r	*p*
Toutes espèces	***402***	**95 - 765**	**4,87 à 11,78**	**99,93**	**0,221**	**0,470**	***
G. albimarginatus	*11*	312 - 505	6,82 à 9,25	3,13	0,258	0,508	**ns**
G. chilospilus	*129*	140 - 442	6,05 à 9,06	46,79	0,269	0,519	***
G. eurostus	*33*	222 - 441	7,17 à 10,32	0,14	0,005	0,067	**ns**
G. fimbriatus	*39*	137 - 441	7,27 à 10,29	40,86	0,525	0,724	***
G. margaritophorus	*10*	95 - 435	7,21 à 9,97	16,97	0,680	0,824	**
G. moluccensis	*16*	167 - 484	9,04 à 11,78	0,30	0,021	-0,145	**ns**
G. pindae	*11*	146 - 395	8,01 à 9,91	0,98	0,098	0,313	**ns**
G. undulatus	*35*	128 - 480	6,75 à 9,08	15,11	0,314	0,560	***
S. tigrina	*6*	317 - 765	8,94 à 9,74	0,25	0,059	-0,242	**ns**
Conger spp.	*61*	186 - 516	6,62 à 10,51	4,55	0,072	0,267	*
Conger Ll	*47*	186 - 393	6,62 à 10,51	14,49	0,244	0,493	***
Conger Ls	*14*	237 - 516	7,10 à 9,59	0,09	0,007	-0,085	**ns**

Tableau 5.9: Régressions linéaires entre la longueur totale (log(LT), mm) et la signature en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r^2, r et *p*) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (*N*) sont indiqués.

	N	LT (min - max)	$\delta^{13}C$ (min - max)	**LT *vs.* $\delta^{13}C$**			
				F	r^2	r	*p*
Toutes espèces	***402***	**95 - 765**	**-19,85 à -9,27**	**37,84**	**0,097**	**-0,312**	***
G. albimarginatus	*11*	312 - 505	-17,26 à -12,05	2,16	0,194	-0,440	**ns**
G. chilospilus	*129*	140 - 442	-16,47 à -11,11	1,70	0,013	0,115	**ns**
G. eurostus	*33*	222 - 441	-16,91 à -10,82	4,99	0,139	0,372	*
G. fimbriatus	*39*	137 - 441	-13,53 à -9,27	2,54	0,064	0,254	**ns**
G. margaritophorus	*10*	95 - 435	-17,32 à -13,29	4,35	0,352	-0,593	**ns**
G. moluccensis	*16*	167 - 484	-18,66 à -13,58	0,74	0,050	0,225	**ns**
G. pindae	*11*	146 - 395	-17,79 à -13,65	1,66	0,156	-0,394	**ns**
G. undulatus	*35*	128 - 480	-13,54 à -10,04	7,85	0,192	0,438	**
S. tigrina	*6*	317 - 765	-15,78 à -14,63	0,18	0,044	0,209	**ns**
Conger spp.	*61*	186 - 516	-19,85 à -10,16	7,05	0,107	0,327	*
Conger Ll	*47*	186 - 393	-19,85 à -10,61	0,01	0,01	-0,001	**ns**
Conger Ls	*14*	237 - 516	-15,42 à -10,16	3,59	0,026	0,505	**ns**

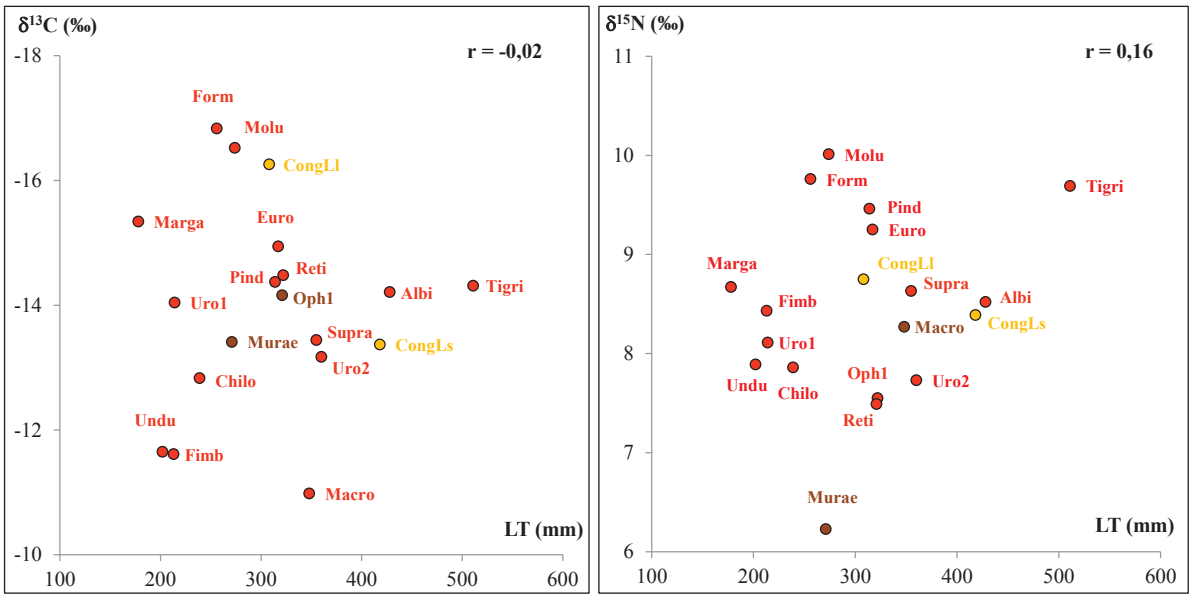


Figure 5.20 : Relations entre la taille moyenne (LT, mm) des différentes espèces de poissons anguilliformes et leurs signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) *(Codification des espèces, cf. Annexe A)*.

La relation existant entre les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des poissons anguilliformes a également été examinée. Toutes espèces confondues, les deux traceurs sont significativement liés par une relation linéaire négative ($p < 0,001$, $F= 135,80$, $r^2= 0,25$, $r= -0,50$ - Tab. 5.10). Plus le $\delta^{13}C$ moyen de l'espèce est faible, plus son $\delta^{15}N$ moyen est fort ($p > 0,05$, $F= 6,38$, $r^2= 0,27$, $r= -0,52$).

Cette relation se vérifie également au niveau spécifique (Tab. 5.10). Pour la plupart des espèces, une relation linéaire négative est observée, reflétant une diminution du $\delta^{15}N$ avec l'augmentation du $\delta^{13}C$. Cette relation est souvent significative, mais les coefficients de corrélation (r) obtenus sont variables, allant de -0,23 à -0,89 ($p < 0,05$ - Tab. 5.10 et Annexe 5.4). Pour d'autres espèces, aucune relation entre le $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ n'est montrée (*G. fimbriatus*, G. *moluccensis* et *G. pindae*, $p > 0,05$ - Tab. 5.10).

Tableau 5.10: Régressions linéaires entre la signature en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r^2, r et *p*) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (*N*) sont indiqués.

	N	$\delta^{13}C$ (min - max)	$\delta^{15}N$ (min - max)	**$\delta^{13}C$ *vs.* $\delta^{15}N$**			
				F	r^2	r	*p*
Toutes espèces	***402***	**-19,85 à -9,27**	**4,87 à 11,78**	**135,8**	**0,254**	**-0,503**	***
G. albimarginatus	*13*	-17,26 à -11,06	6,82 à 11,00	22,39	0,671	-0,819	***
G. chilospilus	*133*	-16,47 à -9,76	6,05 à 9,51	7,14	0,052	-0,227	**
G. eurostus	*33*	-16,91 à -10,82	7,17 à 10,32	6,11	0,165	-0,406	*
G. fimbriatus	*39*	-13,53 à -9,27	7,27 à 10,29	0,60	0,016	-0,126	**ns**
G. margaritophorus	*10*	-17,32 à -13,29	7,21 à 9,97	31,55	0,798	-0,893	***
G. moluccensis	*16*	-18,66 à -13,58	9,04 à 11,78	1,37	0,089	-0,298	**ns**
G. pindae	*14*	-17,79 à -11,08	8,01 à 11,49	0,96	0,074	-0,272	**ns**
G. undulatus	*35*	-13,54 à -10,04	6,75 à 9,08	0,57	0,017	0,130	**ns**
S. tigrina	*11*	-15,78 à -11,77	8,94 à 10,14	1,68	0,157	-0,396	**ns**
Conger spp.	*73*	-19,85 à -10,16	6,62 à 10,51	25,69	0,266	-0,515	***
Conger Ll	*52*	-19,85 à -10,61	6,62 à 10,51	16,14	0,244	-0,494	***
Conger Ls	*21*	-17,39 à -10,16	7,10 à 10,08	13,22	0,410	-0,641	**

V-3.2.d Variabilité spatio-temporelle des signatures

Quasiment aucune variabilité spatiale et temporelle n'est mise en évidence chez les six taxons de poissons anguilliformes pris en compte, *Gymnothorax chilospilus, G. fimbriatus, G. undulatus, G. eurostus, G. moluccensis* et *Conger* spp (Annexe 5.5). Les signatures isotopiques de *G. chilospilus* et *Conger* spp. ne diffèrent pas significativement entre les sites du gradient général et des deux zones d'étude (Tab 5.11). Il en va de même pour les autres espèces, à une exception près, le $\delta^{15}N$ de *G. fimbriatus* (Annexe 5.6). De même, quel que soit le site considéré, les signatures isotopiques des poissons anguilliformes ne varient pas significativement entre la saison chaude et la saison fraîche (Tab 5.12 et Annexe 5.7).

Tableau 5.11: Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) de *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANCOVA de covariable LT, post-hoc de Tukey).

	G. chilospilus					*Conger* spp.				
	N	**$\delta^{13}C$**	***p***	**$\delta^{15}N$**	***p***	***N***	**$\delta^{13}C$**	***p***	**$\delta^{15}N$**	***p***
CO	*8*	-13,36 (1,01)		8,01 (0,76)		*15*	-16,32 (2014)		8,49 (1,38)	
IR	*39*	-12,79 (1,05)	**ns**	7,85 (0,70)	**ns**	*34*	-14,98 (2,31)	**ns**	8,53 (0,65)	**ns**
BR	*76*	-12,76 (1,16)		7,75 (0,56)		*14*	-15,00 (2,51)		8,56 (0,92)	
CO1	*3*	-13,46 (1,20)		7,50 (0,35)		*10*	-15,78 (2,35)		8,38 (1,40)	
IR1	*19*	-12,80 (1,20)	**ns**	7,77 (0,66)	**ns**	*0*	/	**ns**	/	**ns**
BR1	*40*	-12,44 (1,08)		7,68 (0,52)		*8*	-15,07 (3,24)		8,58 (1,02)	
CO2	*5*	-13,31 (1,02)		8,32 (0,79)		*5*	-17,40 (1,23)		8,70 (1,47)	
IR2	*20*	-12,78 (1,08)	**ns**	7,75 (0,78)	**ns**	*34*	-14,98 (2,31)	**ns**	8,53 (0,65)	**ns**
BR2	*36*	-13,11 (1,16)		7,84 (0,59)		*6*	-14,91 (1,29)		8,53 (0,87)	
GN *vs.* GS			**ns**		**ns**			**ns**		**ns**

Note : GN = Grand Nouméa, GS : Grand Lagon Sud ; CO = sites côtiers, IR = sites intermédiaires et BR = sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Sud (2) ; SC = saison chaude, SF = saison fraîche. ns = non-significatif.

Tableau 5.12 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) de *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-saisons (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANCOVA, post-hoc de Tukey).

G. chilospilus	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*3*	-12,64 (0,71)	**ns**	8,31 (0,87)	**ns**
		SF	*5*	-13,80 (0,94)		7,83 (0,72)	
	IR	SC	*18*	-12,89 (1,14)	**ns**	7,68 (0,72)	**ns**
		SF	*21*	-12,71 (0,99)		8,00 (0,70)	
	BR	SC	*36*	-12,88 (1,45)	**ns**	7,76 (0,57)	**ns**
		SF	*40*	-12,65 (0,82)		7,78 (0,55)	
Gradient GN	CO1	SC	*1*	-12,21		7,70	
		SF	*2*	-14,08 (0,75)		7,41 (0,43)	
	IR1	SC	*7*	-12,80 (1,12)	**ns**	7,58 (0,75)	**ns**
		SF	*12*	-12,8 (1,06)		7,89 (0,61)	
	BR1	SC	*20*	-12,30 (1,21)	**ns**	7,69 (0,60)	**ns**
		SF	*20*	-12,58 (0,94)		7,67 (0,45)	
Gradient GS	CO2	SC	*2*	-12,85 (0,86)	**ns**	8,61 (0,98)	**ns**
		SF	*3*	-13,61 (1,17)		8,12 (0,79)	
	IR2	SC	*11*	-12,95 (1,20)	**ns**	7,75 (0,74)	**ns**
		SF	*9*	-12,57 (0,94)		8,15 (0,82)	
	BR2	SC	*16*	-13,61 (1,43)	**ns**	7,78 (0,55)	**ns**
		SF	*20*	-12,72 (0,70)		7,89 (0,62)	

Conger spp.	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*4*	-15,11 (3,33)	**ns**	8,15 (1,29)	**ns**
		SF	*11*	-16,76 (1,52)		8,61 (1,45)	
	IR	SC	*17*	-15,86 (2,05)	**ns**	8,45 (0,64)	**ns**
		SF	*17*	-14,09 (2,28)		8,61 (0,67)	
	BR	SC	*9*	-15,59 (2,54)	**ns**	8,69 (1,05)	**ns**
		SF	*5*	-13,93 (2,30)		8,33 (0,68)	
Gradient GN	CO1	SC	*4*	-15,11 (3,33)	**ns**	8,15 (1,29)	**ns**
		SF	*6*	-16,23 (1,63)		8,53 (1,56)	
	IR1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	BR1	SC	*5*	-15,95 (3,26)	**ns**	8,98 (1,09)	**ns**
		SF	*3*	-13,59 (3,19)		7,91 (0,42)	
Gradient GS	CO2	SC	*0*	/		/	
		SF	*5*	-17,40 (1,23)		8,70 (1,47)	
	IR2	SC	*17*	-15,86 (2,05)	**ns**	8,45 (0,64)	**ns**
		SF	*17*	-14,09 (2,28)		8,61 (0,67)	
	BR2	SC	*4*	-15,14 (1,60)	**ns**	8,32 (1,02)	**ns**
		SF	*2*	-14,44 (0,03)		8,96 (0,43)	

Note : GN = Grand Nouméa, GS : Grand Lagon Sud ; CO = sites côtiers, IR = sites intermédiaires et BR = sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Sud (2) ; SC = saison chaude, SF = saison fraîche. ns = non-significatif.

V-3.3 Contamination des poissons anguilliformes

Article : Briand M.J., Letourneur Y., Bonnet X., Wafo E., Fauvel T., Brischoux F., Guillou G., Bustamante P. (2014). Spatial variability of metallic and organic contamination of anguilliform fish in New Caledonia. Environmental Science and Pollution Research, 21: 4576-4591.

V-3.3.a Concentration des éléments traces et des POPs

Tous les éléments traces mesurés dans les poissons anguilliformes ont été détectés, à l'exception de l'argent (Ag) et du vanadium (V). Les concentrations moyennes et les gammes de valeurs des contaminants (éléments traces et polluants organiques ou POPs) mesurées dans le muscle des deux espèces de poissons anguilliformes, *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp., sont présentés dans le Tableau 5.13. Pour les deux taxons, les trois éléments As, Fe et Zn représentent les concentrations moyennes les plus importantes détectées (de 10 à 60 $\mu g.g^{-1}$ poids sec), tandis que Hg et Pb représentent des concentrations beaucoup plus faibles (0,04 à 0,5 $\mu g.g^{-1}$ poids sec). Plusieurs éléments traces montrent une forte variabilité interindividuelle (Cd, Cr, Ni, Pb ; coefficient de variation CV > 100%). Cependant, pour un même individu, ce sont généralement des éléments issus d'une même source qui sont accumulés en de fortes concentrations ; le cas par exemple d'un spécimen de *G. chilospilus* collecté au site côtier du Grand Nouméa montre des concentrations élevées en éléments « miniers », avec 35,7 $\mu g.g^{-1}$ poids sec de Cr et 17,4 $\mu g.g^{-1}$ poids sec de Ni. Pour les pesticides, ce sont le Diazinon et l'Endosulfane II qui présentent les plus fortes valeurs mesurées chez les deux espèces (1,8 à 2,9 $\mu g.g^{-1}$ poids sec), alors que les plus faibles concentrations sont obtenues pour l'Aldrine, la Dieldrine et l'Endrine (0,1 à 0,5 $\mu g.g^{-1}$ poids sec).

Globalement, peu de différences sont observées entre *G. chilospilus* et *Conger* spp. Toutefois, des concentrations significativement plus fortes de Ag, Hg et Se sont mesurées chez *Conger* spp., tandis que *G. chilospilus* révèle de plus fortes concentrations en Cd et Zn (ANOVA, $p < 0,001$ - Tab. 5.13). Les PCB sont accumulés de façon similaire par les deux espèces, mais de faibles différences interspécifiques sont mises en évidence pour les pesticides : *Conger* spp. présente des concentrations en Heptachlor et Heptachlor-epoxy B significativement supérieures (ANOVA, $p < 0,01$), alors que les concentrations mesurées en Endosulfan I et en Aldrine sont légèrement plus fortes chez *G. chilospilus* (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.13).

Tableau 5.13 : Concentrations en éléments traces et en polluants organiques (moyenne ± écart-type et gamme de valeurs, en $\mu g.g^{-1}$ poids sec) mesurées dans le muscle de *G. chilospilus* et *Conger* spp., tous sites confondus.

		G. chilospilus	*Conger* spp.
Eléments traces	**As**	11 ± 7,4 (0,9-31,9)	25,7 ± 25,6 (3,0-118)
	Cd	0,41 ± 0,47 (0,01-2,91)	0,04 ± 0,04 (0,01-0,16)
	Co	0,11 ± 0,08 (0,02-0,45)	0,13 ± 0,15 (0,02-0,68)
	Cr	4,53 ± 7,15 (0,86-35,71)	4,03 ± 5,36 (0,45-23,60)
	Cu	1,6 ± 0,7 (0,7-3,4)	1,9 ± 0,9 (0,7-4,5)
	Fe	40,2 ± 36,9 (12,2-197)	34,3 ± 31,1 (7,9-134)
	Hg	0,049 ± 0,028 (0,02-0,13)	0,117 ± 0,112 (0,03-0,06)
	Mn	2,3 ± 1,4 (0,6-7,2)	2,7 ± 2,3 (0,4-10,1)
	Ni	1,95 ± 3,19 (0,30-17,38)	1,44 ± 1,77 (0,10-7,74)
	Pb	0,05 ± 0,04 (0,01-0,2)	0,04 ± 0,09 (12,2-197)
	Se	1,2 ± 0,4 (0,7-2,6)	1,8 ± 0,8 (0,9-4,6)
	Zn	56,5 ± 16,4 (26,5-112)	45,4 ± 23,8 (21,6-112)
Polluants organiques	***PCBTot***	59,1 ± 52,7 (9,3 - 272)	63,2 ± 54,8 (9,1 - 211)
	ΣICES	14,0 ± 12,2 (2,0 - 64,3)	16,5 ± 14,3 (2,1 - 60,9)
	Aldrine	0,1 ± 0,06 (0,08 - 0,3)	0,1 ± 0,05 (0,04 - 0,2)
	Diazinon	1,8 ± 1,9 (<0,1 - 10,2)	2,4 ± 3,3 (<0,1 - 15,3)
	Dieldrine	0,4 ± 0,3 (<0,2 - 1,8)	0,5 ± 0,4 (<0,2 - 2,2)
	Endosulfane I	1,3 ± 1,3 (<0,2 - 6,1)	1,0 ± 1,7 (0,09 - 9,7)
	Endosulfane II	2,1 ± 1,7 (<0,1 - 7,3)	2,9 ± 2,3 (<0,1 - 8,9)
	Endrine	0,3 ± 0,8 (<0,1 - 4,5)	0,8 ± 2,0 (0,07 - 9,9)
	Heptachlore	0,4 ± 0,4 (<0,1 - 1,9)	0,5 ± 0,4 (<0,1 - 1,9)
	Heptachlore-epox.A	1,5 ± 1,2 (0,03 - 5,6)	1,8 ± 1,9 (0,1 - 9,1)
	Heptachlore-epox.B	0,3 ± 0,5 (<0,01 - 2,6)	0,5 ± 0,6 (<0,01 - 2,7)
	Lindane	1,3 ± 0,6 (0,3 - 3,1)	1,7 ± 1,2 (0,2 - 5,1)
	ΣDDT	1,6 ± 1,5 (0,3 - 6,9)	1,6 ± 1,5 (0,3 - 7,2)

V-3.3.b Variabilité spatio-temporelle

Patron spatial des éléments traces

Les résultats mettent en évidence une variabilité spatiale des éléments traces significative le long du gradient général côte-large, en particulier pour ceux liés aux activités minières (Co, Cr, Fe, Mn et Ni - Fig. 5.21 et Tab. 5.14). Les ACP réalisées chez *G. chilospilus* indiquent que les sites côtiers sont caractérisés par les éléments Co, Mn et Ni, contrairement aux sites barrières plutôt caractérisés par As et Cd (les plans des deux premières dimensions

de l'ACP expliquent respectivement 51,1 % et 59,0 % de la variabilité chez *G. chilospilus* et *Conger* spp., Fig. 5.21). Chez *Conger* spp., les différences entre les sites sont plus marquées, avec la plupart des éléments traces (As, Co, Cr, Fe, Ni, Se, Zn) caractérisant les sites côtiers. Ces tendances générales sont confirmées par les valeurs des concentrations obtenues, soulignant des concentrations en « éléments miniers » significativement plus fortes aux sites côtiers pour les deux espèces (ANOVA ou ANCOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.14).

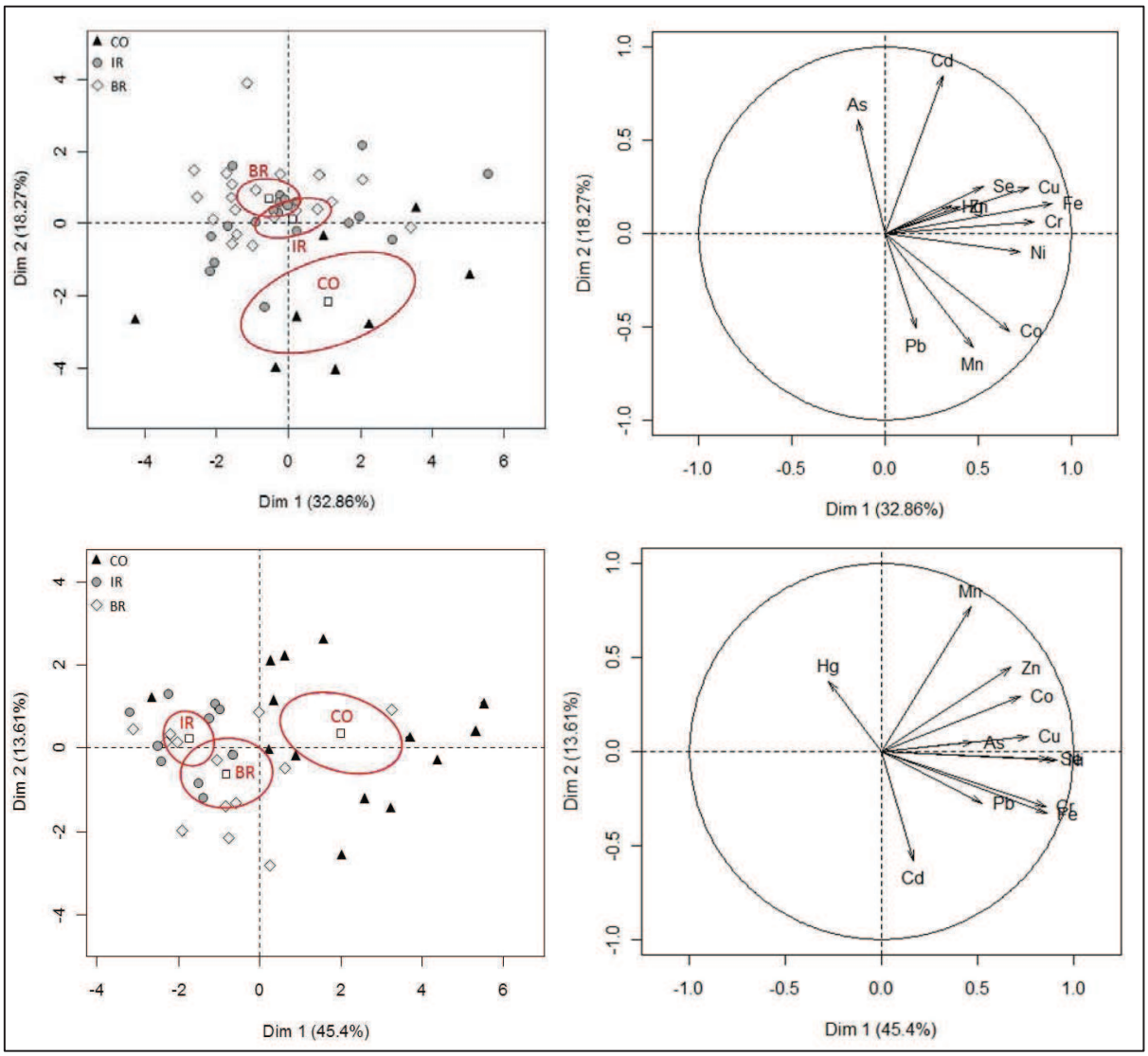


Figure 5.21 : Contamination des poissons anguilliformes par les éléments traces sur le gradient côte-large (gauche) et contribution des contaminants analysés à cette différentiation spatiale (droite) chez *G. chilospilus* (A) et *Conger* spp. (B). CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières. Les variables contribuant le plus chez les deux espèces sont les concentrations en Cr, Cu, Fe et Ni pour le premier axe et les concentrations de Cd et de Mn pour le second axe. Les différences intersites significatives sont mises en évidence par les ellipses de confiance des barycentres à 95 %.

Tableau 5.14 : Concentrations moyennes en éléments traces (± écart-type ; µg.g^{-1} poids sec) chez *G. chilospilus* and *Conger* spp. aux différents sites d'étude. Des ANOVA ou ANCOVA et des tests de comparaisons de Tukey ont été utilisées pour les analyses spatiales.

		Gradient					Patrons spatiaux			
		CO	IR	BR	Test stat	*p*	Gradient	GN	GS	GN *vs.* GS
G. chilospilus	**As**	6,77 (10,27)	7,84 (5,75)	14,33 (5,85)	ACV (δ^{15}N)	***	BR > CO = IR	BR1 > IR1	IR2 = BR2 > CO2	CO1 > CO2
	Cd	0,16 (0,23)	0,44 (0,63)	0,43 (0,31)	ACV (LT)	***	IR = BR > CO		IR2 = BR2 > CO2	CO1 > CO2
	Co	0,19 (0,12)	0,10 (0,05)	0,07 (0,05)	ANV	***	CO > IR > BR			
	Cr	6,59 (11,93)	3,57 (5,98)	3,97 (5,81)	ANV	NS				
	Cu	1,62 (0,76)	1,66 (0,78)	1,37 (0,40)	ACV (LT)	NS				
	Fe	46,5 (50,5)	38,2 (39,9)	33,8 (27,4)	ACV (LT)	NS				
	Hg	0,05 (0,02)	0,05 (0,03)	0,04 (0,03)	ACV (LT)	NS				
	Mn	3,77 (2,18)	1,84 (0,91)	1,76 (0,76)	ACV (LT)	***	CO > IR = BR			
	Ni	3,72 (5,65)	1,51 (2,33)	1,34 (2,32)	ANV	*	CO > BR	CO1 > IR1 = BR1		CO1 > CO2
	Pb	0,06 (0,05)	0,04 (0,03)	0,04 (0,03)	ANV	NS				
	Se	0,98 (0,27)	1,20 (0,38)	1,07 (0,42)	ANV	NS				
	Zn	42,9 (9,9)	55,8 (17,3)	55,1 (17,1)	ANV	NS				

		Gradient					Patrons spatiaux			
		CO	IR	BR	Test stat	*p*	Gradient	GN	GS	GN *vs.* GS
Conger spp.	**As**	37,96 (31,44)	20,57 (21,08)	16,45 (16,60)	ACV (δ^{15}N)	*	CO > BR			
	Cd	0,04 (0,04)	0,03 (0,04)	0,06 (0,05)	ANV	ns				
	Co	0,23 (0,19)	0,10 (0,06)	0,05 (0,03)	ACV (LT)	***	CO = IR > BR			
	Cr	7,88 (7,09)	0,95 (0,31)	2,26 (1,68)	ACV (LT)	**	CO = IR > BR	CO1 > BR1		CO1 > CO2
	Cu	2,37 (1,05)	1,32 (0,43)	1,88 (0,79)	ACV (LT)	ns				
	Fe	57,4 (40,2)	15,3 (4,0)	24,2 (9,7)	ACV (LT)	**	CO > IR = BR	CO1 > BR1		CO1 > CO2
	Hg	0,11 (0,07)	0,07 (0,03)	0,15 (0,17)	ACV (δ^{15}N)	**	CO = BR > IR			
	Mn	3,7 (2,30)	1,76 (0,95)	2,28 (2,66)	ANV	ns				
	Ni	2,78 (2,25)	0,35 (0,14)	0,83 (0,67)	ACV (LT)	***	CO > IR = BR			
	Pb	0,07 (0,05)	0,03 (0,01)	0,09 (0,14)	ACV (LT)	ns				
	Se	2,31 (1,06)	1,37 (0,21)	1,51 (0,43)	ACV (LT)	**	CO > BR			
	Zn	59,5 (26,2)	33,8 (6,3)	39,0 (23,10)	ACV (LT)	*	CO > IR = BR			

Note : GN = Grand Nouméa ; GS = Grand Sud ; CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières.
ns = non significatif ($p < 0.05$) ; * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$; *** $p < 0,0001$.

Le même patron spatial de la côte vers le large est également révélé dans les deux zones d'études (GN et GS - Tab. 5.14 et Annexe 5.8). Le site côtier du Grand Nouméa montre des concentrations significativement plus fortes en Ni chez *G. chilospilus* (ANOVA, $p = 0,02$) et en Cr et Fe chez *Conger* spp. (ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.14 et Annexe 5.8). Les mêmes tendances s'observent pour plusieurs autres éléments (Cr et Fe chez *G. chilospilus,* As, Co, Cu, Ni, Se et Zn chez *Conger* spp., Annexe 5.8). Cependant, dans le Grand Lagon Sud ce schéma spatial est moins prononcé. Le site côtier est caractérisé par de plus fortes concentrations en Co et Mn chez les deux espèces (ACP ; résultats non présentés), mais les analyses spatiales ne mettent en évidence que de plus faibles concentrations en As et en Cd chez *G. chilospilus* (ANCOVA, $p = 0,001$ - Tab. 5.14 et Annexe 5.8).
Enfin, plusieurs éléments traces présentent des concentrations plus fortes chez les poissons du site côtier du Grand Nouméa qu'à celui du Grand Lagon Sud (As, Cd et Ni chez *G. chilospilus*, et Cr et Fe chez *Conger* spp.; ANCOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.14 et Annexe 5.8).

Patron spatial des polluants organiques

Les analyses multivariées ne révèlent aucun schéma spatial clair des polluants organiques chez les deux espèces de poissons anguilliformes (résultats non présentés), et les analyses spatiales réalisées ultérieurement ne montrent qu'une faible variabilité le long du gradient général côte-large (Tab. 5.15).
La contamination par les PCB chez *G. chilospilus* ne varie pas significativement entre les sites (*cf.* indice *PCBTot* ; ANOVA $p > 0,05$), en dépit d'une tendance à l'augmentation des concentrations de la côte au large. En revanche chez *Conger* spp., les sites intermédiaires se distinguent par de fortes concentrations (ANCOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.15). Le ratio *CB*153/*CB*138, généralement inférieur à 1, présente peu de variations spatiales. Seuls les spécimens de *G. chilospilus* collectés aux sites côtiers montrent un ratio significativement supérieur (ANCOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.15 et Annexe 5.9). Les classes de chlorination des PCB diffèrent légèrement le long du gradient côte-large et entre les deux zones d'études, avec une faible variabilité détectée dans chaque cas (< 10%, ANOVA ou ANCOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.15). Cependant, les résultats soulignent une augmentation significative de la proportion des classes les plus toxiques, les plus chlorinées, aux sites côtiers (8Cl au GN chez *G. chilospilus* et 7Cl au GS chez *Conger* spp., ANOVA, $p < 0,05$).
Comme pour les PCB, peu de variations spatiales sont mises en évidence pour les pesticides (Tab. 5.15 et Annexe 5.9). Les sites côtiers révèlent quelques concentrations significativement

Tableau 5.15 : Concentrations moyennes en polluants organiques (± écart-type ; µg.g^{-1} poids sec) chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. aux différents sites d'étude. Des ANOVA ou ANCOVA et des tests de comparaisons de Tukey ont été utilisées pour les analyses spatiales.

A)	Gradient					Patrons spatiaux			
	CO	**IR**	**BR**	**Test stat**	***p***	**Gradient**	**GN**	**GS**	**GN *vs.* GS**
PCB index (ng/g pds sec)									
PCBTot	26,96 (9,21)	68,64 (67,30)	60,62 (43,55)	ANV	ns				
ΣICES	6,02 (2,16)	17,00 (16,02)	13,74 (9,04)	ANV	ns				
153/138	1,17 (0,52)	0,76 (0,13)	0,80 (0,10)	ACV (Lp)	***	CO > IR = BR		CO2 > IR2 = BR2	CO2 > CO1
PCB chlorination classes (% de CTotal PCB)									
3 Cl	20,39 (7,67)	16,64 (5,30)	14,12 (3,22)	ANV	*	CO > BR		CO2 = IR2 > BR2	CO2 > CO1
4 Cl	20,09 (9,93)	14,84 (7,94)	18,12 (5,31)	ACV (Lp)	ns				
5 Cl	25,65 (4,87)	34,32 (6,53)	30,48 (5,85)	ANV	*	IR > CO			
6 Cl	28,07 (6,89)	29,56 (8,73)	32,46 (7,44)	ANV	ns				
7 Cl	3,55 (1,15)	3,82 (1,99)	4,33 (2,72)	ACV (Lp)	ns				
8 Cl	2,25 (3,12)	0,82 (1,17)	0,50 (0,75)	ANV	**		CO1 > BR1		GN > GS
Pesticides (ng/g pds sec)									
Ald.	0,16 (0,11)	0,11 (0,03)	0,06 (0,04)	KW	**	CO > BR			
Dia.	3,91 (3,41)	1,47 (1,68)	1,35 (0,92)	KW	ns				
Diel.	0,41 (0,26)	0,36 (0,24)	0,37 (0,39)	KW	ns				
Endo.I	1,09 (1,06)	1,27 (1,04)	1,36 (1,66)	ACV (δ^{15}N)	ns				
Endo.II	1,53 (0,86)	2,38 (2,16)	2,00 (1,54)	ANV	ns				
Endr.	0,16 (0,09)	0,28 (0,62)	0,34 (0,97)	KW	ns				
Hept.	0,83 (0,51)	0,43 (0,48)	0,20 (0,17)	ACV (Lp)	***	CO > IR = BR			
Hept.A	0,66 (0,22)	1,69 (1,49)	1,58 (1,09)	ANV	ns				
Hept.B	0,30 (0,23)	0,23 (0,33)	0,27 (0,60)	ANV	*			CO2 > IR2 = BR2	IR1 > IR2
Lind.	1,32 (0,47)	1,50 (0,85)	1,22 (0,46)	ANV	ns				
DDE	0,23 (0,23)	0,34 (0,36)	0,50 (0,77)	ANV	ns				
DDD	0,29 (0,17)	0,24 (0,21)	0,41 (0,52)	KW	ns				
DDT	1,88 (1,58)	0,86 (1,19)	0,47 (0,63)	KW	ns				
ΣDDT	2,40 (1,70)	1,44 (1,58)	1,38 (1,36)	ANV	ns				
ΣPest/ ΣPCB	1,13 (0,30)	0,5 (0,12)	0,51 (0,12)	ANV	***	CO > IR = BR			

G. chilospilus

B)

	Gradient					Patrons spatiaux			
	CO	**IR**	**BR**	**Test stat**	***p***	**Gradient**	**GN**	**GS**	**GN *vs.* GS**
PCB index (ng/g pds sec)									
PCBTot	67,66 (54,60)	99,47 (67,68)	31,91 (16,39)	ACV (Lp)	**	IR > BR			
ΣICES	17,17 (12,78)	26,32 (18,94)	8,58 (4,55)	ACV (Lp)	**	IR > BR			
153/138	0,82 (0,19)	0,88 (0,36)	1,0 (0,47)	ACV (Lp)	ns				
PCB chlorination classes (% de CTotal PCB)									
3 Cl	15,75 (7,20)	19,94 (6,08)	16,09 (7,62)	ACV (Lp)	ns				
4 Cl	17,71 (6,99)	11,07 (4,59)	21,74 (8,23)	ACV (Lp)	*	IR < BR			
5 Cl	32,02 (8,23)	32,74 (7,86)	34,84 (5,25)	ACV (Lp)	ns				
6 Cl	26,5 (5,15)	32,37 (7,73)	22,28 (4,51)	ACV (Lp)	***	IR > CO > BR			
7 Cl	6,50 (5,97)	3,62 (1,38)	3,70 (2,12)	ANV	*			CO2 > BR2	
8 Cl	1,53 (1,38)	0,26 (0,24)	1,36 (1,03)	ACV (Lp)	ns				
Pesticides (ng/g pds sec)									
Ald.	0,13 (0,06)	0,12 (0,04)	0,10 (0,03)	KW	ns				
Dia.	2,02 (4,74)	3,99 (2,31)	1,54 (1,74)	KW	***	IR > CO			CO2 > CO1
Diel.	0,77 (0,64)	0,25 (0,09)	0,36 (0,17)	KW	*	CO > IR			
Endo.I	1,06 (0,89)	0,61 (0,73)	1,30 (2,69)	ACV (Lp)	ns				
Endo.II	3,78 (2,46)	2,61 (2,60)	2,26 (1,83)	ACV (Lp)	ns				
Endr.	0,24 (0,31)	1,69 (3,19)	0,56 (1,55)	KW	ns				
Hept.	0,59 (0,40)	0,51 (0,55)	0,52 (0,31)	ACV (LT)	ns				
Hept.A	2,37 (2,58)	2,47 (1,77)	0,88 (0,56)	ACV (Lp)	*	IR > BR			
Hept.B	0,79 (0,80)	0,30 (0,48)	0,33 (0,19)	ACV (Lp)	ns				
Lind.	2,56 (1,51)	1,25 (0,93)	1,23 (0,62)	ACV (Lp)	ns				
DDE	0,44 (0,61)	0,37 (0,21)	0,36 (0,29)	ANV	ns				
DDD	0,29 (0,30)	0,65 (0,22)	0,15 (0,09)	KW	***	IR > CO = BR		IR2 > BR2	
DDT	0,82 (1,07)	0,40 (0,61)	1,19 (1,90)	KW	ns				
ΣDDT	1,56 (1,19)	1,42 (0,71)	1,70 (2,12)	ANV	ns				
ΣPest/ ΣPCB	0,92 (1,29)	0,51 (0,21)	0,94 (1,02)	ACV (Lp)	**	CO = BR > IR			

***Conger* spp.**

Note : *GN = Grand Nouméa ; GS = Grand Sud ; CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières.*
*ns = non significatif (p < 0.05) ; * p < 0,01 ; ** p < 0,001 ; *** p < 0,0001.[a] seulement une valeur.*

supérieures chez *G. chilospilus* (Aldrin et Heptachlor, ANCOVA ou KW, $p < 0,05$ - Tab. 5.15), alors que les sites intermédiaires présentent des concentrations significativement plus fortes pour plusieurs pesticides chez *Conger* spp. (Diazinon, Heptachlor epoxide A et pp'-DDT ; ANCOVA ou KW, $p < 0,05$ - Tab. 5.15).

Enfin, les variations spatiales du ratio *ΣPest/ΣPCB,* utilisé comme indicateur de l'importance relative des sources agricoles ou industrielles de polluants organiques dans l'environnement, renforcent les résultats précédents (Tab. 5.15). Le long du gradient général, les spécimens de *G. chilospilus* des sites côtiers sont significativement différents des autres sites, avec des sources de contamination plutôt homogènes (ratio ≥ 1). En comparaison, les sources industrielles dominent les autres sites (ratio $\cong 0,50$, ANOVA, $p < 0,05$ - Tab. 5.15). Une forte influence de la pollution industrielle aux sites intermédiaires est à souligner chez *Conger* spp. (ratio $\cong 0,50$ ANCOVA, $p < 0,05$).

Patron temporel des contaminants

Aucune variabilité des éléments traces et des polluants organiques n'est mise en évidence entre la saison chaude et la saison fraîche, pour les deux espèces de poissons anguilliformes (ANOVA ou ANCOVA, $p > 0,05$, résultats non présentés).

V-3.3.c Influence de la taille, de la position trophique et du contenu en lipides sur le niveau de contamination

Plusieurs éléments traces, comme le Co, Cr, Ni, Pb, Se et Zn chez *G. chilospilus* et le Cd et le Mn chez *Conger* spp., ne sont corrélés ni avec la taille, ni avec la position trophique des poissons (Pearson, $p > 0,05$), tandis que d'autres sont significativement corrélés à la taille (Tab. 5.16). Seul As et Hg montrent une relation positive avec la position trophique des poissons chez *Conger* spp., alors qu'aucune corrélation n'est montrée chez *G. chilospilus*.
Les concentrations en polluants organiques sont liées à la taille, à la position trophique ou à la teneur en lipides des poissons en fonction du contaminant considéré. Certains d'entre eux sont par ailleurs significativement corrélés au contenu en lipide des poissons (Tab. 5.16). Les PCB par exemple sont corrélés uniquement avec ce dernier paramètre chez les deux espèces. Les pesticides sont quant à eux également corrélés avec la teneur en lipide, et dans une moindre mesure à la taille et à la position trophique (Tab. 5.16). De plus, le plus grand

nombre de corrélations entre le contenu en lipides et les concentrations en POPs chez *Conger* spp. par rapport à *G. chilospilus* suggère une plus grande sensibilité de la contamination à la teneur en lipides chez les congres.

Tableau 5.16 : Résumé des corrélations significatives entre les concentrations en contaminants (éléments traces, PCB et pesticides) et la taille (LT), la position trophique ($\delta^{15}N$) et le contenu en lipides (Lp) de *G. chilospilus* et *Conger* spp.

	G. chilospilus		
	Eléments traces	***PCB***	***Pesticides***
LT	As*, Cd**, Cu*, Fe*, Hg*, Mn*		Ald.**, Dia.**
$\delta^{15}N$			Endo.*
Lp		*CB153/138***, 4 Cl**, 8 Cl*	Hept.**

	***Conger* spp.**		
	Eléments traces	***PCB***	***Pesticides***
LT	Co**, Cr*, Cu**, Fe*, Ni*, Pb*, Se*, Zn*		Hept.**
$\delta^{15}N$	As***, Hg***		Ald.*
Lp		*Total PCB***, *ΣICES* *, *CB153/138**, 3 Cl*, 4 Cl***, 5 Cl**, 6 Cl*, 8 Cl**	Dia.*, Diel.*, Endo.I**, Endo.II**, Endr.**, Hept.A*, Hep.B*, Lind.**, DDT**

Note : 3 Cl à 8 Cl : classes de chlorination ; Lind.: Lindane ; Dia.: Diazinon ; Hept.: Heptachlore ; Ald.: Aldrine ; Hept.B: Heptachlore-epox.B ; Hept.A: Heptachlore-epox.A ; Endo.I: Endosulfane I ; Diel: Dieldrine ; Endr.; Endrine ; DDT : pp'-DDT.
*Significativité: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.*
Les corrélations positives sont soulignées, les corrélations négatives ne le sont pas.

V-4 DISCUSSION

V-4.1 Caractéristiques des poissons anguilliformes étudiés

Le groupe des poissons anguilliformes rassemble de nombreuses espèces dont certaines des caractéristiques morphologiques (taille, dentition) et écologiques (milieu de vie, régime alimentaire) peuvent diverger. Toutes ces espèces ont cependant un point en commun, leur mode de vie cryptique. De ce fait, les anguilliformes font partie des poissons des récifs coralliens les plus difficiles à observer et à capturer. Parmi les quelques méthodes d'étude envisageables, l'utilisation de leurs prédateurs comme échantillonneurs naturels s'est révélée être efficace. Bien que cette stratégie de collecte ait de nombreux avantages, il est toutefois primordial de rappeler qu'elle conditionne fortement les caractéristiques phylogénétiques, morphologiques et écologiques de la communauté ichtyologique étudiée.

Cette méthode permet une récolte diversifiée, mais nécessairement non exhaustive des anguilliformes présents en Nouvelle-Calédonie : sur les 139 espèces dénombrées lors des derniers recensements (23 espèces de Congridae, 49 de Muraenidae et 28 d'Ophichthidae, Fricke *et al.* 2011), près d'une cinquantaine d'espèces sont consommées par les tricots rayés (Ineich *et al.* 2007). Certaines espèces couramment observées en milieu récifal ne peuvent être ciblées *via* cette stratégie (*Gymnothorax javanicus, G. flavimarginatus*), tandis que d'autres espèces beaucoup plus méconnues sont en revanche accessibles (*Gymnothorax chilospilus*, *G. reticularis, Cirrimaxilla formosa, Scuticaria tigrina*).
La campagne d'échantillonnage réalisée dans le cadre de ce travail a permis de récolter 21 taxons d'anguilliformes différents, dont 18 ont été choisies comme modèles. L'étude trophique a pu s'appuyer sur des données bibliographiques pour quelques-unes de ces espèces comme *Conger* spp., *G. eurostus*, *G. fimbriatus*, *G. margaritophorus, G. moluccensis, G. reticularis, G. undulatus*. Toutefois, pour la plupart de ces poissons, quasiment aucune information concernant leur régime alimentaire n'est disponible dans la littérature (*C. formosa, G. albimarginatus, G. chilospilus*, *G. pindae*, *S. tigrina*, *U. macrocephalus*, *U. supraforatus*, - Tab. 5.17). Par conséquent, de par sa stratégie de collecte originale, ce travail met en lumière et intègre au fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires un nombre important d'espèces encore totalement méconnues.

Tab. 5.17 : Tableau récapitulatif de quelques caractéristiques morphologiques et écologiques de certaines des espèces de poissons anguilliformes étudiées. La mesure de la longueur totale (LT) des poissons réalisée dans cette étude est présentée, ainsi que les données sur la taille maximale et le groupe trophique (macrocarnivore, MC ; piscivore, P) de ces espèces tirées de la littérature (en gris).

Espèces	**Taille mesurée** (LT en mm, min-max)	**Taille maximale** (mm)	**Catégorie trophique**	**Références**
Congridae				
Conger spp.	180-635	1400	P	*Harmelin-Vivien 1979 ; Randall 1985; Honebrink 1990*
Muraenidae				
Muraeninae				
Gymnothorax albimarginatus	312-505	1050	nd	
Gymnothorax chilospilus	140-448	500	nd	
Gymnothorax eurostus	222-466	600	MC	*Randall 1985*
Gymnothorax fimbriatus	137-443	800	MC	*Thollot 1996*
Gymnothorax margaritophorus	95-435	700	MC	*Hiatt et Strasburg 1960 ; Harmelin-Vivien 1979*
Gymnothorax moluccensis	167-484	450	P	*Parrish et al. 1986*
Gymnothorax pindae	146-395	390	nd	
Gymnothorax reticularis	278-366	600	MC	*Masuda et Allen 1993*
Gymnothorax undulatus	128-480	1500	MC/P	*Harmelin-Vivien 1979 ; Thollot 1996*
Uropterygiinae				
Cirrimaxilla formosa	226-318	170	nd	
Scuticaria tigrina	317-765	1200	nd	
Uropterygius macrocephalus	348	450	nd	
Uropterygius supraforatus	355	400	nd	

Par cette méthode, la composition spécifique et la répartition spatiale de l'échantillonnage reste en partie aléatoire. En conséquence, les espèces les plus représentées et les plus largement distribuées, telles que *G. chilospilus* ou *Conger* spp., sont les mieux étudiées et celles pour qui les résultats obtenus sont les plus robustes. Dans les cas des autres espèces, les conclusions proposées nécessiteront d'être confirmées par un travail ultérieur à réaliser sur de plus grands effectifs.

Par ailleurs, la taille des prédateurs conditionne inévitablement la taille des poissons anguilliformes récoltés. Puisque les tricots rayés chassent généralement les espèces ou individus de classes de poids intermédiaires (73% entre 10 et 50 g, Ineich *et al.* 2007), la communauté échantillonnée est donc essentiellement constituée d'espèces de petite taille (*C. formosa, G. chilospilus, G. eurostus*, *G. margaritophorus*, *G. moluccensis*, *G. pindae, G. reticularis, U. macrocephalus, U. supraforatus*) et de petits à moyens individus de plus grandes espèces (*Conger* spp., *G. albimarginatus, G. fimbriatus*, *G. undulatus*, *S. tigrina* - Tab. 5.17).

V-4.2 Rôle trophique des poissons anguilliformes

V-4.2.a Détermination de leurs habitudes alimentaires

Composition du régime alimentaire par la méthode des contenus stomacaux

La plupart des données disponibles sur le régime alimentaire des anguilliformes sont issues de l'analyse de leurs contenus stomacaux (Hiatt et Strasburg 1960 ; Randall 1985 ; Hobson 1974 ; Harmelin-Vivien 1979 ; Parrish *et al.* 1986 ; Honebrink 1990 ; Thollot 1996). Ces travaux, ainsi que cette étude, s'accordent sur le fait que ces carnivores sont principalement des prédateurs de poissons et de macrocrustacés (brachyoures, crevettes, stomatopodes), consommant également parfois des invertébrés plus petits (isopodes, amphipodes, annélides polychètes - Annexe 5.10).

Les descriptions des régimes alimentaires de quelques espèces concordent, ce qui révèle une certaine robustesse dans l'analyse de leur alimentation par les contenus stomacaux (Annexe 5.10). Les Congridae consomment principalement des poissons (Blenniidae, Labridae, Gobiidae, Scaridae et Apogonidae). Mais ces prédateurs se nourrissent également d'une gamme de proies très diversifiée au sein des invertébrés, puisqu'ils s'alimentent

régulièrement de macrocrustacés (crevettes et brachyoures) et plus occasionnellement de petits invertébrés (isopodes, amphipodes, annélides polychètes). Les Ophichthidae présentent visiblement un profil alimentaire tout à fait différent. En comparaison des congres, ces carnivores consomment moins de poissons. Les crustacés (crevettes, brachyoures, stomatopodes, amphipodes) constituent leurs proies principales, et les annélides polychètes représentent également une part non négligeable de leur alimentation. Cette part est nettement supérieure à celle de la plupart des poissons anguilliformes. Chez les Muraenidae, la composition du régime alimentaire des espèces est plus variable, fluctuant dans certains cas très fortement d'une étude à l'autre (Annexe 5.10). C'est le cas par exemple de *Gymnothorax margaritophorus*, pour laquelle 100 % de crustacés ont été trouvés dans les contenus stomacaux à Madagascar (Harmelin-Vivien 1979), contre 50 % de crustacés et 50 % de poissons dans les Iles Marshall (Hiatt et Strasburg 1960). Il en est de même pour *G. undulatus* qui consomme majoritairement des crustacés (Harmelin-Vivien 1979) ou des poissons (Thollot 1996) selon la localisation géographique. Ce travail n'a pas pu apporter d'informations complémentaires à partir de l'analyse des contenus stomacaux de ces deux espèces (estomacs vides ou proies non identifiables). Néanmoins, il a permis de décrire pour la première fois le régime alimentaire de *G. chilospilus* ; une alimentation principalement composée de crustacés (brachyoures et crevettes), et plus occasionnellement de poissons et de polychètes (Annexe 5.10).

Une méthode d'étude limitante

L'importance relative de chaque type de proie dans la composition du régime alimentaire des poissons anguilliformes fluctue donc plus ou moins d'une région à l'autre. Les données quantitatives issues des indices alimentaires sont extrêmement variables et très difficiles à comparer. Le nombre d'estomacs examinés, la taille des spécimens ou encore le site et le moment de capture des poissons sont autant de paramètres qui influencent les résultats. De fait, de nombreux paramètres rendent cette méthode d'étude assez peu informative et même limitante dans le cas des poissons anguilliformes.

Le nombre d'estomacs vides est l'un des principaux problèmes méthodologiques rencontrés, comme cela a déjà été mentionné dans une étude antérieure (Harmelin-Vivien 1979). Le coefficient de vacuité peut être très variable d'une espèce à l'autre (de 20 à 100 %), voire même d'une étude à l'autre pour une même espèce (Annexe 5.10), mais reste

globalement important chez ces organismes. Les poissons, de manière générale, présentent fréquemment des estomacs vides, du fait de leur alimentation discontinue ou du phénomène répandu de régurgitation lors de la capture par exemple. L'hypothèse de la régurgitation chez les poissons anguilliformes est d'autant plus envisageable que ces poissons sont soumis à un fort stress lors de l'attaque par leurs prédateurs, les tricots rayés. Des cas de contenus stomacaux restés coincés dans la mâchoire de certains spécimens ont d'ailleurs été observés. La problématique des estomacs vides aurait pu être palliée par un échantillonnage plus conséquent. Malheureusement, la collecte des poissons anguilliformes étant dépendante des espèces capturées par les tricots rayés, le nombre de spécimens examinés reste assez faible pour un grand nombre d'espèces.

Lorsque les estomacs sont pleins, d'autres types de contraintes entrent en jeu. Tout d'abord, l'analyse des contenus stomacaux ne permet de discerner que les proies consommées dans les heures précédant la capture. Le faible nombre moyen de proies par estomac obtenu chez ces poissons (généralement entre 1 et 2, *cf.* V-3.1.a ; Harmelin-Vivien 1979) influence d'autant plus la composition du régime alimentaire vers un type de proie donné. Par ailleurs, les aliments ingérés de compositions distinctes sont assimilés de façon différentielle par les organismes, ce qui peut biaiser l'image du régime alimentaire fournie (Gearing *et al.* 1984 ; Stoner et Zimmerman 1988). Cette méthode ne reflète donc qu'un état instantané et partiel de l'alimentation de la population étudiée. A ceci s'ajoute le fait que les proies récupérées dans les estomacs des poissons anguilliformes sont généralement dans un état de digestion avancé, comme c'est aussi fréquemment le cas chez d'autres poissons comme les labridés (Khoury 1987). Leur identification est par conséquent souvent trop peu détaillée, se limitant essentiellement à une classification parmi des taxons très généraux ; crustacés, poissons, annélides. Le cas extrême de la matière non identifiable, ou « purée », présente dans les contenus stomacaux d'anguilliformes analysés, pose un problème méthodologique certain. Les autres travaux réalisés sur ces poissons ne font d'ailleurs pas référence à cette « purée », pourtant présente en grande quantité chez les spécimens présentement étudiés. Une alternative envisageable serait de supposer que cette matière n'est pas présente dans les contenus stomacaux des poissons fraîchement capturés, et qu'elle résulterait en fait de la dégradation plus ou moins rapide des proies postérieurement à la capture des anguilliformes par les tricots rayés.

Malgré un effort certain de détermination du régime alimentaire de ces poissons, les informations obtenues par cette méthode restent relativement limitées. Dans le cadre de cette étude, les conditions d'échantillonnage n'ont d'ailleurs pas permis de répondre à un certain nombre de questions qui peuvent être en partie clarifiées par ce type d'analyses, telles que la composition détaillée du régime alimentaire entre classes de tailles, sexes ou périodes de la journée (variations nycthémérales). Cette méthode est certes indispensable pour obtenir des informations concrètes sur la nature des proies consommées par ces carnivores. Elle ne se suffit en revanche pas à elle seule dans un contexte plus général cherchant à replacer ces prédateurs dans le fonctionnement de leur écosystème.

V-4.2.b Intérêts de l'approche combinée des deux méthodes

Une meilleure identification des proies

Un grand nombre d'études récentes travaillant sur le rôle trophique des poissons utilise de manière complémentaire l'examen des contenus stomacaux et des analyses isotopiques (Bautista-Vega *et al.* 2008 ; Carassou *et al.* 2008 ; Vaslet *et al.* 2011 ; Kopp *et al.* 2013 ; Letourneur *et al.* 2013 ; Cresson *et al.* 2014). Mais rares sont celles qui se sont intéressées à combiner les deux techniques dans le but d'améliorer la détermination du régime alimentaire des organismes étudiés. Or, les isotopes stables peuvent apporter des solutions à certains problèmes méthodologiques rencontrés lors de l'analyse des estomacs, comme celui de l'identification des proies dégradées et de la matière non identifiable.

Dans le cas des poissons anguilliformes, pour lesquels l'identification des proies est difficile, l'analyse isotopique des contenus stomacaux s'est révélée être une approche intéressante. Tout d'abord, cette méthode permet de confirmer la catégorisation des proies déjà identifiées. Puisque les proies de natures distinctes sont relativement bien discriminées en fonction de leurs signatures isotopiques, il est par exemple aisé de différencier les crevettes des brachyoures au sein des proies de la catégorie « crustacés », même si celles-ci sont sous forme de débris et peu reconnaissables. De même, une identification précise de certains poissons peut être supposée ou attestée *via* l'outil isotopique, comme cela a été souligné avec les proies appartenant aux familles des Blenniidae et Labridae. Il est même possible de préciser l'analyse des proies de la catégorie « poissons », en les séparant selon deux groupes

de signatures en carbone différentes. Ce type d'information n'est clairement pas accessible par le seul examen des contenus stomacaux.

L'emploi des isotopes stables se révèle particulièrement pertinent pour élucider la nature de la matière non identifiable, présente en quantités importantes dans les estomacs des poissons anguilliformes. Ainsi, comme suspecté, l'origine « crustacé » des purées « rouge », « orange », « marron » et « jaune » paraît confirmée. Celles-ci peuvent même être classées parmi les crevettes (« purée rouge ») ou les crabes (autres purées). Des origines diverses sont par contre proposées dans le cas de la « purée rose », pour laquelle les signatures obtenues ont révélées une appartenance possible aux quatre types de proies (crevettes, crabes, poissons des deux groupes). Il est évidemment envisageable que cette matière non identifiée résulte dans certains cas d'un mélange de plusieurs types de proies. Il apparaît donc nécessaire que d'autres travaux se penchent sur la caractérisation de cette « purée ». Des analyses certainement beaucoup plus approfondies et complexes seront à réaliser pour en déterminer la nature exacte, *via* l'utilisation d'autres techniques d'analyses telles que les acides gras ou les analyses génétiques.

En facilitant l'identification des proies, l'emploi combiné des deux méthodes permet d'aller encore plus loin dans l'étude du régime alimentaire des poissons. Une analyse globale de l'ensemble des proies récupérées dans les estomacs des différentes espèces d'anguilliformes permettrait d'affiner l'estimation quantitative de la composition de leur régime alimentaire. La part de matière non identifiable pourrait alors être redistribuée entre les différentes catégories de proies, ce qui offrirait une vision plus juste de l'alimentation de chaque espèce. Un tel travail n'a pas pu être mis en œuvre dans cette étude pour des raisons pratiques, mais cela semble toutefois une piste à envisager pour de futures études sur les poissons anguilliformes, ou pour tout travail concernant des espèces dont l'analyse des contenus stomacaux est difficile.

En revanche, certains aspects méthodologiques ne peuvent pas être contrecarrés par cette double approche. L'analyse des isotopes stables nécessite qu'il y ait suffisamment de matière première pour être réalisée (au moins cinq mg de matière fraîche). Les signatures isotopiques des proies digérées les plus vites, comme par exemple les annélides polychètes ou les céphalopodes, et pour lesquelles très peu de matière reste dans les estomacs, sont donc difficiles à caractériser. Bien que l'analyse du contenu stomacal soit très difficile dans certains cas de par les petites quantités disponibles et les différents degrés de digestion, les futures études plus ciblées devraient envisager son analyse comme un moyen de quantifier

directement les composants alimentaires et d'en déduire le degré de fractionnement lors de la digestion (Wyatt *et al.* 2010).

Ingestion et assimilation

L'une des perspectives les plus intéressantes de cette approche reste la comparaison des informations tirées des contenus stomacaux avec celles fournies par les isotopes stables. D'après les résultats du modèle de mélange, la contribution des proies dont l'ingestion est certaine (issues des contenus stomacaux) diffère dans la composition isotopique des trois taxons de poissons anguilliformes. *Conger* Ll d'un côté et *G. chilospilus* et *Conger* Ls de l'autre révèlent des profils alimentaires quasiment opposés (*cf.* Fig. 5.14). Alors que *Conger* Ll semble majoritairement assimiler des poissons appauvris en ^{13}C et des crevettes, et plus occasionnellement des poissons enrichis en ^{13}C et des crabes, la tendance inverse apparaît pour *G. chilospilus* et *Conger* Ls. Les habitudes alimentaires révélées par les deux méthodes vont dans le même sens. L'importance des proies majoritairement ingérées concorde plutôt bien avec celle des proies assimilées, notamment pour les congres (*Conger* Ll et *Conger* Ls).

Cependant, les régimes alimentaires proposés par les modèles de mélange révèlent une utilisation des sources nutritives plus équilibrée. *G. chilospilus* par exemple, dont l'examen des contenus stomacaux a révélé une très faible ingestion de poissons (2 %), assimilerait en réalité une grande part de ce type de proies (45 %). Il en est de même chez *Conger* Ls, pour qui la consommation probable de crevettes est suggérée par les isotopes stables mais pas par les contenus stomacaux. Il est difficile dans le cadre de cette étude de comparer quantitativement les résultats isotopiques à ceux obtenus directement à partir des contenus stomacaux, puisque la part de la matière non identifiée n'a pas été intégralement déterminée. Néanmoins, ces quelques disparités dans les habitudes alimentaires, si elles sont confirmées, relèveraient des différences fondamentales entre les deux méthodes. Tout d'abord, la vision du régime alimentaire donnée par les deux méthodes ne représente pas la même échelle temporelle ; les contenus stomacaux procurent une représentation instantanée de l'alimentation (quelques heures avant la capture), tandis que les isotopes stables intègrent le régime alimentaire général de l'organisme sur une période de temps beaucoup plus longue (trois à quatre mois). Par ailleurs, en plus de contenir du matériel qui sera excrété plutôt qu'incorporé dans le tissu du poisson, l'estomac peut également contenir une alimentation atypique au moment de l'échantillonnage ou des quantités importantes de matériau non

alimentaire. L'ingestion n'implique donc pas nécessairement l'assimilation dans le tissu (Wyatt *et al.* 2010 ; Letourneur *et al.* 2013). Par ailleurs, l'assimilation différentielle des divers composants de l'alimentation peut également signifier que les tissus reflètent la composition isotopique de certains éléments nutritifs spécifiques à partir desquels ils sont synthétisés, plutôt que l'alimentation « globale » (Gannes *et al.* 1997 ; Robbins *et al.* 2010 ; Bearhop *et al.* 2002).

Pour une vision plus complète des habitudes alimentaires des organismes, les modèles de mélanges doivent, autant que possible, prendre en compte toutes les proies potentielles des organismes. Justement, l'usage unique des isotopes stables permet de tester la contribution au régime alimentaire de certaines proies avérées, mais rarement disponibles dans les contenus stomacaux (isopodes, amphipodes, polychètes). De plus, davantage d'espèces peuvent être prises en compte par cette méthode indirecte. Ainsi, des patrons alimentaires ont été proposés pour l'ensemble de la communauté de poissons anguilliformes étudiée. Ceux-ci s'avèrent cohérents avec les descriptions des régimes alimentaires de quelques espèces faites précédemment, tout en étant beaucoup détaillés.

Les résultats de cette étude révèlent trois principaux profils alimentaires chez les poissons anguilliformes. Quelques espèces (*G. fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus*) utilisent principalement des crabes et des poissons enrichis en ^{13}C (Blenniidae par exemple) comme sources nutritives, mais consomment secondairement des isopodes, des polychètes et des poissons appauvris en ^{13}C (Pomacentridae zooplanctonophages). La plupart des espèces (*G. albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *U. supraforatus*, *Uropterygius* sp1 et sp2, *Conger* Ls, Ophichthidae sp1 et *Muraenichthy*s sp.) présentent un régime alimentaire très diversifié et assimilent en des proportions comparables toutes sortent de proies (petits crabes de faibles à hauts niveaux trophiques, poissons appauvris et enrichis en ^{13}C, isopodes, polychètes et crevettes). Enfin, les autres anguilliformes (*G. eurostus*, *G. moluccensis*, *G. margaritophorus*, *G. pindae*, *C. formosa*, *S. tigrina* et *Conger* Ll) révèlent des régimes alimentaires plus spécifiques, essentiellement composés de poissons, mais également de crevettes, et très peu des autres proies.

La variété dans les profils alimentaires obtenus suggère deux choses : soit les espèces d'anguilliformes utilisent des milieux distincts abritant des proies différentes, soit ces poissons se nourrissent dans les mêmes milieux mais ciblent des proies différentes, limitant ainsi la compétition interspécifique. Enfin, ces résultats témoignent de l'ingestion et de l'assimilation très probables de nombreuses proies insoupçonnées chez de nombreuses

espèces, telle que la consommation d'amphipodes par *G. chilospilus*. Ces modèles peuvent encore être améliorés par l'ajout d'autres proies potentielles, dont les signatures isotopiques n'ont pu être déterminées lors de ce travail (céphalopodes, stomatopodes).

Estimation de l'enrichissement trophique

A partir de l'analyse isotopique des contenus stomacaux, il est également possible d'estimer le lien trophique existant entre un prédateur et sa proie. Cet enrichissement trophique en carbone et en azote, estimé par le facteur d'enrichissement trophique, de discrimination ou de fractionnement, a été largement étudié par de nombreux auteurs (Minagawa et Wada 1984 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001 ; Post 2002 ; McCutchan *et al.* 2003) et calculé pour un certain nombre d'espèces de poissons récifaux (Mill *et al.* 2007 ; Wyatt *et al.* 2010). Il n'existe toutefois aucune étude proposant de facteur propre aux anguilliformes. Or, il est maintenant admis que la plupart des espèces montrent un enrichissement trophique spécifique, pouvant être nettement différent des moyennes données dans la littérature de +3,4 ‰ en azote et +1‰ en carbone (Barnes *et al.* 2007 ; Caut *et al.* 2009 ; Elsdon *et al.* 2010 ; Wyatt *et al.* 2010 ; Letourneur *et al.* 2013).

Les facteurs de fractionnement de *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls ont été estimés dans cette étude à partir des signatures isotopiques de leurs proies. Que ce soit pour chaque espèce ou toutes espèces confondues, les facteurs calculés s'écartent clairement des constantes généralement admises, avec un ΔC moyen de +0,36 (variant de +0,11 à +1,81) et un ΔN moyen de +1,33 (variant de +0,97 à +2,38, *cf.* V-3.1.c). Ces résultats suggèrent une importante variabilité interspécifique et intraspécifique de ce facteur, comme cela a déjà été mis en évidence pour d'autres espèces récifales (Wyatt *et al.* 2010). Cette grande variabilité peut être expliquée par différents paramètres induisant des différences substantielles entre les organismes (McCutchan *et al.* 2003 ; Olive *et al.* 2003 ; Mill *et al.* 2007 ; Barnes *et al.* 2007 ; Sweeting *et al.* 2007a, b ; Caut *et al.* 2009). Certains sont à examiner à l'échelle de l'individu, tels que l'origine phylogénétique ou le groupe trophique du consommateur (Minagawa et Wada 1984; Vanderklift et Ponsard 2003), l'âge ou la taille du poisson (Sweeting *et al.* 2007a, b), les tissus et les organes examinés (Hobson et Clark 1992a, b ; Vanderklift et Ponsard 2003), le stress physiologique (Adams et Sterner 2000 ; Oelbermann et Scheu 2002) ou encore la forme de l'excrétion d'azote (Minagawa et Wada, 1984; Vanderklift et Ponsard 2003). D'autres doivent être considérés à l'échelle de l'alimentation, comme la qualité des

protéines de l'alimentation (Post 2002 ; McCutchan *et al.* 2003; Vanderklift et Ponsard 2003 ; Robbins *et al.* 2005), le type de nourriture (Webb *et al.* 1998 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001) ou le rapport isotopique de l'alimentation (Felicetti *et al.* 2003 ; Caut *et al.* 2008). Cet enrichissement trophique semble par exemple globalement plus important chez les spécimens d'anguilliformes de niveau trophique supérieur. Cette relation a été décrite dans plusieurs études, mentionnant un enrichissement trophique supérieur chez les organismes de plus haut niveau trophique, qui pourrait être dû à régime alimentaire plus riche en protéines (Minagawa et Wada 1984 ; Vander Zanden et Rasmussen 2001 ; Post 2002 ; McCutchan *et al.* 2003) ou lié à d'autres facteurs que la qualité de l'alimentation (Wyatt *et al.* 2010). Mais la tendance inverse a également été proposée par Mill *et al.* (2007), dont les travaux suggèrent un enrichissement trophique supérieur chez les poissons herbivores par rapport aux carnivores, expliqué par des différences de qualité de l'alimentation (discrimination de l'azote plus importante chez les carnivores) ou de métabolisme (meilleur taux d'excrétion chez les herbivores par exemple). L'influence de la plupart de ces paramètres reste très controversée et nécessite d'être davantage examinée à l'avenir, afin de mieux comprendre ce processus de fractionnement isotopique chez les anguilliformes.

Ces différences d'enrichissement constituent des informations importantes sur le taux d'alimentation et l'état métabolique des espèces et des individus (Olive *et al.* 2003). Toutes ces considérations attestent donc de la nécessité d'étudier davantage cet enrichissement trophique, en travaillant à l'avenir sur de plus grands effectifs et en élargissant l'étude à d'autres espèces d'anguilliformes. Les résultats cohérents de notre approche, utilisés prudemment et progressivement au cours de cette étude, témoignent de la pertinence et de la robustesse de la méthode. Cependant, même si les contenus stomacaux sont en général une représentation plutôt fiable de l'alimentation qui sera assimilée dans les tissus (Wyatt *et al.* 2010), quelques points restent à approfondir pour que cette méthode soit validée.

Premièrement, il n'est pas exclu que les signatures en carbone et en azote des proies soient altérées suite aux processus de dégradation lors de la digestion. Toutefois, même si c'est le cas, cette modification semble faible par rapport à la discrimination globale entre le régime alimentaire et les tissus (Guelinckx *et al.* 2008). Par ailleurs, le rôle de l'assimilation différentielle des composants alimentaires dans la variation du facteur de discrimination doit être davantage étudié, par l'analyse isotopique de composés spécifiques, comme les acides gras et les acides aminés par exemple (Wyatt *et al.* 2010). Ensuite, le calcul du facteur de discrimination, qui est généralement déterminé par soustraction des valeurs isotopiques des

contenus stomacaux à celles des tissus de l'organisme (Caut *et al.* 2009 ; Wyatt *et al.* 2010), peut aussi être considéré de manière beaucoup plus complexe. Certains auteurs proposent d'utiliser des modèles prenant en compte divers paramètres susceptibles d'entrer en jeu dans le processus de discrimination (taux d'alimentation et d'excrétion, qualité nutritive des aliments, Olive *et al.* 2003 ; Mill *et al.* 2007). Enfin, la grande majorité des études portant sur la reconstruction de l'alimentation et les relations trophiques utilisent des facteurs de discrimination fixes, indépendamment des valeurs isotopiques des régimes alimentaires (Kasaï et Nakata 2005 ; Lepoint *et al.* 2006 ; Reich et Worthy 2006), sans doute parce qu'il est difficile de définir des facteurs de discrimination spécifiques pour différents régimes. Or, les approches récentes dans l'utilisation de modèles de mélange isotopiques exigent des estimations précises des facteurs de discrimination de l'alimentation (Phillips et Gregg 2003). En effet, de petites variations dans les valeurs utilisées peuvent conduire à des différences importantes dans les estimations quantitatives des contributions alimentaires par ces modèles (Ben-David et Schell 2001).

V-4.2.c Place des anguilliformes au sein des réseaux trophiques

Cette étude confirme le régime alimentaire carnivore des poissons anguilliformes, basé sur la consommation d'invertébrés et de poissons. Elle met également en avant une composition de l'alimentation variable entre espèces, comme en témoignent leurs caractéristiques isotopiques distinctes. Cela est démontré chez quelques espèces, telles que *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls, pour qui les proies récupérées dans les contenus stomacaux ont des compositions isotopiques différentes. Mais cela est également mis en évidence à plus grande échelle, avec la discrimination isotopique des 18 taxons d'anguilliformes étudiés.

Les tendances générales soulignent des différences dans le statut trophique des trois principales familles. Les deux espèces d'Ophichthidae (*Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1), avec les valeurs de $\delta^{15}N$ les plus faibles, sont les anguilliformes de plus bas niveaux trophiques. Les congres, dont les signatures en carbone sont les plus faibles, utilisent visiblement des ressources nutritives différentes, encore plus appauvries en ^{13}C. Néanmoins, ces observations ne concernent en fait pas tous les congres, mais seulement les congres capturés par les tricots rayés bleus, *Conger* Ll. En effet, comme suggéré précédemment

(Brischoux *et al.* 2011), les deux types de congres, *Conger* Ll et *Conger* Ls, ne montrent pas les mêmes habitudes alimentaires. Avec des $\delta^{15}N$ comparables ils sont vraisemblablement de même niveau trophique. Toutefois, leurs proies respectives dépendent de sources de MO distinctes, puisque le $\delta^{13}C$ de *Conger* Ls est plus fort que celui de *Conger* Ll. Parmi les deux propositions formulées par Brischoux *et al.* (2011), l'hypothèse d'une différence taxonomique entre les deux groupes est peu envisageable. En effet, l'identification de quelques individus « entiers » témoigne de la présence des deux espèces les plus représentées en Nouvelle-Calédonie (*C. cinereus* et *C. wilsoni*) parmi les deux groupes. En ce sens, l'hypothèse de populations de congres utilisant des habitats distincts (substrat dur ou meuble) pour chasser, et donc consommant des proies différentes, est en revanche très probable. Les Muraenidae enfin, qui représentent la plus grande diversité spécifique de la communauté, montrent une grande variabilité isotopique en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. Ceci suggère la consommation de proies très diverses, éventuellement dans des habitats différents, et place cette famille à différents niveaux trophiques suivant les espèces.

Toutes familles et espèces confondues, les poissons anguilliformes de la communauté étudiée se scindent en trois principaux groupes, essentiellement discriminés les uns des autres par leurs signatures en carbone. Il y a les espèces caractérisées par des valeurs en $\delta^{13}C$ élevées (de -11,65 à -10,98 ‰) comme G. *fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus*, celles possédant des $\delta^{13}C$ intermédiaires (-14,48 à -12,83 ‰) telles que *G. albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *Uropterygius* sp1 et sp2, *U. supraforatus*, *Conger* Ls, *Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1, et enfin les anguilliformes présentant des $\delta^{13}C$ faibles (-16,83 à -14,37 ‰, *C. formosa*, *G. eurostus*, *G. margaritophorus*, *G. moluccensis*, *G. pindae*, *S. tigrina* et *Conger* Ll). Les résultats suggèrent donc une alimentation basée sur des ressources différentes, et par conséquent l'utilisation de voies de transfert de la matière organique divergentes par ces poissons. Bien que la signature en carbone du prédateur soit fortement liée à celle de sa proie, l'importante variabilité intraspécifique des valeurs de $\delta^{13}C$ observée chez les poissons anguilliformes comme chez leurs proies suggère l'existence de connections trophiques entre ces trois groupes. Certaines de leurs proies sont très probablement communes et les réseaux trophiques auxquels ils appartiennent sont probablement interconnectés, ou se chevauchent.

Compte tenu de la gamme des valeurs de $\delta^{15}N$ obtenues, variant de 6,23 à 10,01 ‰, les poissons anguilliformes couvrent certainement plus d'un niveau trophique. Cette étude propose de classer ces espèces en trois catégories trophiques. Le groupe des microcarnivores se compose de petites espèces d'anguilliformes dont les valeurs en azote mesurées sont les plus faibles (6,23 à 7,86 ‰), comme *Muraenichthys* sp., Ophichthidae sp1, *G. reticularis, G. chilospilus* et *Uropterygius* sp2. Le groupe des macrocarnivores se compose d'espèces de tailles variables et de valeurs de $\delta^{15}N$ intermédiaires (7,89 à 9,25 ‰), telles que *G. undulatus*, *G. fimbriatus*, *G. albimarginatus*, *G. margaritophorus*, *G. eurostus*, *U. macrocephalus*, *U. supraforatus*, *Conger* Ls et *Conger* Ll. Enfin, le groupe des piscivores rassemble des espèces de tailles variables mais dont les valeurs de $\delta^{15}N$ sont les plus fortes (9,46 à 10,01 ‰), comme *G. moluccensis*, *G. pindae*, *C. tigrina*, *C. formosa*. Les catégories trophiques attribuées à ces différentes espèces correspondent bien à celles proposées dans la littérature (*cf.* Tab. 5.17). Les congres, couramment classés parmi les piscivores dans d'autres études (Honebrink 1990 ; Randall 1985), devraient plutôt être ré-identifiés comme étant des macrocarnivores à tendance piscivore dans le cas présent. Bien qu'ils se nourrissent préférentiellement de poissons, certains spécimens confirment le caractère très diversifié de leur régime alimentaire, déjà mentionné par Harmelin-Vivien (1979) et justifient leur $\delta^{15}N$ finalement assez faible par rapport à d'autres espèces piscivores. Il en est de même chez l'espèce *G. undulatus*, pour laquelle les individus ciblés révèlent des valeurs de $\delta^{15}N$ plutôt faibles, davantage en accord avec un régime alimentaire macrocarnivore (Harmelin-Vivien 1979) plutôt que piscivore (Thollot 1996).

La taille peut aussi être l'un des facteurs expliquant de plus faibles niveaux trophiques qu'attendus, puisque les spécimens récoltés chez ces deux espèces sont relativement petits. Comme indiqué par Harmelin-Vivien (1979) dans le cas de *G. undulatus*, le régime alimentaire peut varier en fonction de la taille des individus. Alors que les individus juvéniles ingèrent une plus grande quantité de polychètes, les adultes capturent aussi des poissons et des céphalopodes.

Les « frontières » isotopiques entre ces trois catégories sont finalement assez proches et se confondent parfois, comme le soulignent de signatures en azote très proches de *G. chilospilus* et *G. undulatus*. Une telle proximité isotopique suggère un opportunisme alimentaire important chez la plupart de ces espèces. L'Ophichthidae *Muraenichthys* sp. est l'espèce d'anguilliforme se différenciant le plus des autres, par sa signature en azote moyenne

très basse (6,23 ‰). Que son régime alimentaire soit très spécifique ou diversifié, il est nécessairement basé sur la consommation de proies de plus faibles niveaux trophiques. Cette espèce pourrait par exemple consommer un type de proie exclusivement (des polychètes non carnivores), à l'instar d'autres espèces de poissons-serpents telles que *Leiuranus semicinctus* (Harmelin-Vivien 1979). Il est également possible que ces anguilliformes complètent, volontairement ou non, leur régime alimentaire par des détritus organiques lorsqu'ils capturent des proies présentes à la surface ou dans le sédiment.

V-4.2.d Variabilité du statut trophique et influence de différents paramètres

Le régime alimentaire diffère non seulement entre les espèces (Schoener 1974 ; Berenbaum 1996 ; Grant 1999 ; Tokeshi 1999), mais aussi entre les populations d'une même espèce (Holbrook et Schmitt 1992 ; Ford *et al.* 1998). De nombreux facteurs jouent un rôle dans la plasticité alimentaire des poissons à un niveau inter- et intraspécifique, comme la taille et l'âge (Harmelin-Vivien *et al.* 1989 ; Kingsford 1992 ; Greenwood *et al.* 2010), la saison (Kingsford 1992 ; Salini *et al*. 1994) ou encore la région (Shpigel et Fishelson 1989). Les analyses isotopiques sont particulièrement pertinentes pour élucider ces questions de dynamique trophique des poissons (Polis et Strong 1996 ; Jennings *et al.* 2001 ; Deudero *et al.* 2004).

Le facteur taille déterminant

La modification du régime alimentaire avec la taille est un trait commun à de nombreuses espèces de poissons marins (Jennings *et al.* 2001). Un tel changement peut être lié aux caractéristiques corporelles de l'organisme, engendrant des contraintes de dimension de ses proies (Mumby *et al.* 2006) et de vitesse de nage (Schmidt-Nielsen 1984), ou dépendre de facteurs ontogéniques environnementaux tels que l'utilisation de l'habitat (Bellwood 2006).

La taille semble aussi être l'un des paramètres déterminant dans la caractérisation du statut trophique des poissons anguilliformes. Les résultats de cette étude soulignent l'influence majeure de ce paramètre sur divers aspects du régime alimentaire de ces prédateurs, tels que la taille ou le niveau trophique de leurs proies. Selon leur taille, les carnivores sont capables de consommer des proies plus ou moins larges (Randall 1967 ;

Parrish et al. 1986 ; Yukihira *et al.* 1994 ; Young et Winn 2003). Dans le cas des anguilliformes, cette relation entre la taille du prédateur et celle de sa proie semble se vérifier. Elle est observée pour différentes espèces, puisque les plus grandes consomment généralement de plus grosses proies. Mais cette relation est aussi très probable entre individus d'une même espèce, avec une augmentation de la taille des proies avec la taille des individus, comme chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. Un tel changement ontogénétique dans l'alimentation a déjà été démontré chez certains poissons carnivores (Haemulidae et Lutjanidae, McCormick 1998 ; Piet 1998 ; Jennings *et al.* 2001 ; Hanson et Chouinard 2002 ; Nakamura *et al.* 2003 ; Cocheret de la Morinière *et al.* 2003 ; Kulbicki *et al.* 2005 ; Chouvelon *et al.* 2014). Les petits individus chassant des proies d'accès facile, passeraient, avec l'augmentation de leur taille à des proies plus grosses et potentiellement plus difficiles à attraper ou extraire, mais de plus grande valeur nutritive (Kulbicki *et al.* 2005).

Les variations ontogéniques liées à la taille des organismes peuvent également concerner d'autres aspects de leurs habitudes alimentaires, en jouant par exemple sur le niveau trophique et l'utilisation de l'habitat par les poissons anguilliformes (Kawakami et Tachihara 2005 ; Tibbetts et Carseldine 2005 ; Carassou *et al.* 2008 ; Brichoux *et al.* 2011 ; Vaslet *et al.* 2011). Ces patrons ont été observés pour une large gamme d'espèces de poissons de récifs coralliens (Kingsford 1992 ; Eggleston *et al.* 1998). Ils ne sont toutefois pas vérifiés pour toutes les espèces (Cassermiro *et al.* 2007), en particulier dans les écosystèmes complexes où plusieurs sources de production primaire entretiennent des assemblages trophiques très variables (Layman *et al.* 2005) comme c'est le cas dans les récifs coralliens.

Le niveau trophique des poissons anguilliformes, estimé d'après leur valeur de $\delta^{15}N$, augmente généralement avec la taille des individus. Ce patron, fréquent pour de nombreuses espèces de poissons récifaux, suggère que la structuration du niveau d'alimentation des espèces par le facteur taille est un processus commun dans les systèmes complexes (Greenwood *et al.* 2010). Cette tendance s'observe au niveau spécifique, avec une augmentation globale du $\delta^{15}N$ des plus petites aux plus grandes espèces, mais nécessite une validation statistique. Ce lien entre taille et niveau trophique semble plus étroit à l'échelle intraspécifique. Il est en effet marqué pour la plupart des espèces étudiées et dont la gamme de tailles est suffisante pour refléter des variations ontogéniques (*G. chilospilus*, *G. fimbriatus*, *G. undulatus*, *G. margaritophorus*, *Conger* spp.). Ces résultats confirment et étendent à d'autres espèces d'anguilliformes les conclusions préliminaires faites par

Brischoux *et al.* (2011). Beaucoup de poissons subissent un changement ontogénique de leur régime alimentaire, et peuvent par conséquent occuper plusieurs niveaux trophiques au cours de leur vie (Polis et Strong 1996). Quelques études ont mis en évidence des changements dans le type de proies avec la taille des individus chez les poissons carnivores (Kulbicki *et al.* 2005 ; Cardinale 2000 ; Hanson et Chouinard 2002 ; Chouvelon *et al.* 2014) : ces prédateurs passeraient de la consommation de crustacés à celle des poissons à mesure qu'ils grandissent, cette dernière ressource offrant probablement une plus grande qualité nutritionnelle (Kulbicki *et al.* 2005). Il est difficile d'évaluer les conséquences de ces changements en termes de flux d'énergie ainsi que en termes d'impact sur l'environnement (Jones *et al.* 1991). Néanmoins, ces changements dans le régime alimentaire avec la taille vont souvent de pair avec un changement d'habitat (Kulbicki *et al.* 2005).

L'influence de l'habitat sur la taille des poissons est moins claire au regard des résultats obtenus. Globalement, c'est-à-dire toutes espèces d'anguilliformes confondues, les plus grands individus présentent les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus faibles. Cette relation pourrait être le reflet d'une distribution de taille différente entre les espèces utilisant les substrats durs et celles utilisant les substrats meubles, comme suggéré par Brischoux *et al.* (2009b). En effet, pour s'enfouir dans le sédiment, les espèces de fonds meubles sont soumises à des contraintes biomécaniques liées aux propriétés physiques du substrat, qui génèrent d'importantes différences morphologiques avec les espèces de substrat dur. Les anguilliformes de fonds meubles « fouisseurs » ont tendance à être relativement plus longs et plus minces, et la gamme de tailles au sein de chaque espèce est plus faible que dans le cas des taxons de substrat dur de type corallien (Brischoux *et al.* 2009b). Toutefois, l'examen de cette relation taille/habitat en fonction de l'espèce n'a pas été validée dans le cas présent et cette hypothèse demande donc à être confirmée.

Du point de vue intraspécifique, plusieurs auteurs ont démontré des valeurs inférieures de $\delta^{13}C$ chez les plus grands individus de certaines espèces (*Gymnothorax albimarginatus* et *Myrophis punctatus*, Brischoux *et al.* 2011 ; Vaslet *et al.* 2011). Pour *G. albimarginatus*, aucune confirmation n'est apportée par les résultats de ce travail, compte tenu probablement d'un échantillonnage trop faible. Par ailleurs, cette relation ne semble pas généralisable, puisqu'elle n'est vérifiée pour aucune des espèces d'anguilliformes les plus abondantes, telles que *G. chilospilus*, *G. moluccensis*, *G. fimbriatus* ou *S. tigrina*. Les quelques cas démontrant

une faible influence de la taille des individus sur leur $\delta^{13}C$ suivent plutôt la tendance inverse. De plus fortes valeurs de $\delta^{13}C$ sont observées pour les individus les plus grands chez *Conger* spp., *G. undulatus* et *G. eurostus*. Dans le cas des congres, ce lien résulte probablement des différences de tailles et d'habitats entre les deux types de congres (*Conger* Ll et *Conger* Ls), étant donné qu'au sein de chaque taxon aucune relation n'est démontrée. En ce qui concerne la murène *G. undulatus*, ce sont en fait seulement les trois individus les plus grands qui se démarquent des autres spécimens avec des $\delta^{13}C$ plus élevés, puisque la relation n'est plus significative si on retire ces trois individus. Cette disparité isotopique coïncide avec une différenciation de l'habitat, puisque ces grands spécimens ont été récoltés à un site côtier du Grand Nouméa tandis que les autres ont quasiment tous été récoltés au site côtier du Grand Lagon Sud.

L'analyse des contenus stomacaux peut également permettre de mettre en évidence des changements ontogéniques de régimes alimentaires chez les poissons (Darnaude 2003), comme cela a déjà été souligné chez les poissons-serpents (*Myrophis punctatus*, Vaslet *et al.* 2011). Néanmoins, l'influence de la taille des anguilliformes sur la composition de leur régime alimentaire n'a pu être testée par cette méthode pour de multiples raisons (échantillonnage faible pour différentes classes de tailles, identification des proies difficile). L'analyse des isotopes stables s'avère donc dans le cas présent un outil très pertinent pour répondre à certaines de ces questions.

Influence de l'habitat, du site et de la saison

Les signatures isotopiques en carbone et en azote des poissons anguilliformes sont également liées entre elles par une relation linéaire négative : les valeurs de $\delta^{15}N$ diminuent lorsque celles de $\delta^{13}C$ augmentent. Ce lien entre les deux traceurs isotopiques entre en jeu à l'échelle interspécifique, puisque les espèces les plus enrichies en ^{15}N sont aussi les plus appauvries en ^{13}C. Cette relation confirme les résultats d'une étude précédente, suggérant une variation du $\delta^{15}N$ des sources à la base des réseaux trophiques en fonction du type d'habitat, induisant des $\delta^{15}N$ supérieurs chez les espèces de fonds meubles telles que *G. moluccensis* et *Conger* Ll (Brischoux *et al.* 2011). L'influence de l'habitat sur le niveau trophique entre également en jeu entre les individus d'une même espèce. En effet, pour une bonne partie des espèces (*G. chilospilus*, *G. eurostus*, *G. albimarginatus*, *G. margaritophorus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls), le niveau trophique des individus diminue corrélativement à l'augmentation

en $\delta^{13}C$ de leur habitat. Ce patron de variation est également observé chez d'autres espèces de poissons récifaux, et suggère que les changements de niveaux trophiques sont très souvent accompagnés d'une modification dans la ou les sources de MO (Greenwood *et al.* 2010). Ce type d'influence ne peut pas être détecté par une autre méthode que celle des isotopes stables, ce qui confirme l'intérêt de cette méthode.

Contrairement à l'habitat, le site et la saison ne semblent pas jouer de rôle important, puisque qu'aucune variabilité du statut trophique des poissons anguilliformes n'est mise en évidence en fonction de ces deux facteurs. La structure des réseaux trophiques impliquant les poissons anguilliformes n'est donc vraisemblablement pas fondamentalement modifiée spatialement et temporellement.

Des modifications du régime alimentaire peuvent très probablement se produire à une échelle temporelle plus courte, de l'ordre du mois par exemple. Les effets des facteurs environnementaux plus ponctuels ne peuvent néanmoins pas être décelés à partir des analyses isotopiques, dont le temps d'intégration relativement long ne peut pas refléter une variabilité à court terme. Une analyse des contenus stomacaux en revanche, permettrait probablement de souligner des modifications spécifiques et ponctuelles du régime alimentaire, telles qu'une variation de la quantité ou de l'origine phylogénétique des proies.

Cette étude met en évidence le degré significatif de la plasticité alimentaire des poissons anguilliformes, au même titre que d'autres poissons des récifs coralliens (Greenwood *et al.* 2010). Elle confirme également que deux mécanismes distincts sont bien impliqués de manière équivalente dans les changements de régime alimentaire des espèces récifales. Le premier, résulte des contraintes qu'impose la taille de l'organisme sur l'alimentation. Le second dérive de changements alimentaires ontogénétiques, c'est-à-dire de l'évolution de l'habitat ou des sources de nourriture pendant l'ontogenèse, et au cours duquel des modifications du $\delta^{15}N$ peuvent être entraînés par la variation des signatures des sources (Greenwood *et al.* 2010).

V-4.3 Contamination des poissons anguilliformes

Cette étude confirme, renforce et étend le statut de contamination par les éléments traces des poissons anguilliformes en Nouvelle-Calédonie (Briand *et al.* 2014 ; Bonnet *et al.*

2014). Elle constitue également la première base de données sur la contamination par les polluants organiques des poissons de l'archipel. Les résultats mettent en évidence une contamination du lagon Sud à grande échelle, atteignant les régions éloignées du lagon situées à plus de 30 km au large des côtes, et donc bien au-delà de la région urbanisée de Nouméa.

V-4.3.a Niveaux de contamination et variabilité spatiale des éléments traces

Les poissons anguilliformes concentrent à la fois des niveaux élevés d'éléments traces associés à l'exploitation minière (Cr, Fe, Mn, et Ni), ainsi que certains éléments davantage liés aux activités urbaines (Cd, Cu et Zn, en particulier chez *G. chilospilus*). Cette signature minière typique élevée détectée chez ces espèces benthiques sédentaires contraste avec d'autres études mettant en évidence de faibles niveaux de contaminants dans certains poissons plus mobiles des eaux lagonaires de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales (Eisler 2010 ; Fernandez et Breau 2011 ; Metian *et al.* 2013 ; Bonnet *et al.* 2014 - Tab. 5.17).

Les sites côtiers de Nouvelle-Calédonie sont fortement contaminés en éléments traces, par des apports directement ou indirectement liés à l'activité minière (Co, Cr, Fe, Mn et Ni). La contamination s'est également répandue dans l'ensemble du lagon, jusqu'au récif de l'extrémité du lagon Sud. Cela est probablement dû à la dispersion par les courants locaux (Fichez *et al.* 2008). Toutefois, il convient de noter que les concentrations diminuent de façon significative de la côte à la barrière récifale.
Sans surprise, les poissons du site côtier du Grand Nouméa présentent des concentrations plus importantes en éléments traces, notamment en Cr, Fe et Ni. Cette région urbanisée et industrialisée est soumise de façon plus évidente à l'impact de l'industrie métallurgique (Hédouin *et al.* 2009, 2011b ; Metian *et al.* 2008b, 2013). En revanche, le Grand Lagon Sud est moins touché par les apports en éléments traces. Même si les sites côtiers de cette zone semblent moins menacés, les tendances révèlent encore d'importantes concentrations de Co, Mn et Ni. Ce fort niveau de contamination résulte probablement d'une grave érosion des sols, engendrée par la déforestation et l'exploitation minière dans cette région depuis plusieurs décennies. Compte tenu des nombreuses mines à ciel ouvert en Nouvelle-Calédonie et du développement intensif des activités minières, une évaluation de la contamination par les éléments traces des autres zones du lagon de Nouvelle-Calédonie doit être menée.

Tableau 5.17 : Comparaison des concentrations de plusieurs éléments traces (moyenne ± écart-type et gamme des valeurs; $\mu g.g^{-1}$ poids sec) mesurées dans le muscle de *G. chilospilus*, *Conger* spp. et d'autres espèces de poissons récifo-lagonaires de Nouvelle-Caledonie.

Eléments traces	Concentration ($\mu g.g^{-1}$pds sec)	Espèces	Références
As	**11 ± 7,4 (0,9-31,9)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
As	**25,7 ± 25,6 (3,0-117,9)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
As	13,7 ± 7,57 (<7,87-19,1)	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (2013)*
As	9,47 ± 1,47 (<7,85-10,7)	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (2013)*
As	< 6,01-7,77	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (2013)*
As	1,2 - 52,5	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Cd	**0,41 ± 0,47 (0,01-2,91)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Cd	**0,04 ± 0,04 (0,01-0,16)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Cd	<0,06	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Co	**0,11 ± 0,08 (0,02-0,45)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Co	**0,13 ± 0,15 (0,02-0,68)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Co	< 0,03	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (2013)*
Co	< 0,03	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (2013)*
Co	< 0,02	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (2013)*
Co	<0,1 - 1,1	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Cr	**4,53 ± 7,15 (0,86-35,71)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Cr	**4,03 ± 5,36 (0,45-23,60)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Cr	< 0,79	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (2013)*
Cr	1,39 (<0,70-1,39)	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (2013)*
Cr	< 0,60	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (2013)*
Cr	<0,1 - 5,7	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Cu	**1,6 ± 0,7 (0,7-3,4)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Cu	**1,9 ± 0,9 (0,7-4,5)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Cu	< 0,79	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (in press)*
Cu	< 0,83	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (in press)*
Cu	< 0,53-0,64	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (in press)*
Cu	0,25 - 3,0	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Fe	**40,2 ± 36,9 (12,2-196,8)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Fe	**34,3 ± 31,1 (7,9-134,4)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Fe	9,19 ± 1,42 (7,56-10,1)	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (2013)*
Fe	10,4 ± 3,56 (7,82-16,9)	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (2013)*
Fe	7,01-7,60	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (2013)*
Fe	4,0 - 211	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Mn	**2,3 ± 1,4 (0,6-7,2)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Mn	**2,7 ± 2,3 (0,4-10,1)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Mn	< 0,79	*Lethrinus laticaudis*	*Metian et al. (2013)*
Mn	< 0,83	*Priacanthus hamrur*	*Metian et al. (2013)*
Mn	< 0,60	*Cymbacephalus beauforti*	*Metian et al. (2013)*
Mn	<0,03 - 3,3	mix	*Fernandez et Breau (2011)*
Ni	**1,95 ± 3,19 (0,30-17,38)**	***G. chilospilus***	*cette étude*
Ni	**1,44 ± 1,77 (0,10-7,74)**	***Conger* spp.**	*cette étude*
Ni	<0,06 - 1,35	mix	*Fernandez et Breau (2011)*

Nous nous attendions à une forte incidence de la pollution urbaine, au moins dans les sites du Grand Nouméa, compte tenu de l'activité intense dans la zone côtière industrielle de Ducos. Cependant, alors que les patrons spatiaux sont clairs pour les éléments traces associés aux activités minières, ceux associés à la pollution urbaine (As, Cd, Cu, Pb et Zn) le sont moins. Alors que le Se et le Zn sont surtout concentrés dans les sites côtiers pour *Conger* spp., le Cu et le Pb sont répartis de façon homogène le long du gradient côte-large. En outre, les cas de As et Cd sont plus complexes, avec des concentrations parfois élevées (As dans *Conger* spp.) et parfois plus faibles dans les sites côtiers (As et Cd dans *G. chilospilus*). Finalement, les éléments traces issus de la pollution urbaine sont présents dans tout le lagon Sud, peut-être en raison de leur large dispersion par les courants locaux (Fichez *et al.* 2008). Une autre explication possible pourrait être l'utilisation dans le passé de certains îlots comme décharges pendant des décennies (îlot Amédée dans la région de Nouméa, Bonnet *et al.* 2014), avec notamment d'anciens matériels militaire laissés par les Américains lors de la Seconde Guerre mondiale. Plus d'informations sur ces questions sont donc nécessaires.

V-4.3.b Niveaux de contamination et variabilité spatiale des polluants organiques (POPs)

La contamination par les POPs détectés dans les poissons anguilliformes est plutôt faible. Toutefois, en raison de la forte toxicité de certains polluants organiques, même à très faibles doses, cette contamination doit être considérée comme non négligeable. Les niveaux de concentrations de PCB detectés en Nouvelle-Calédonie sont généralement plus faibles que ceux mesurés dans des poissons provenant d'autres régions tropicales ou tempérées ; indice *ΣICES* calculé en Nouvelle-Calédonie de 14,0 ± 12,2 $ng.g^{-1}$ poids sec (*G. chilospilus*) et 16,5 ± 14,3 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Conger* spp.), à Wallis, Pacifique Central à 31,3 ± 9,6 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Cephalopholis argus*) et 49,7 ± 45,3 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Epinephelus merra*) (Letourneur *et al.*, données non publiées), en Mer Méditerranée de 100,6 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Solea solea*) (Dierking *et al.* 2009).

Les profils d'exposition des PCB ont montré une contribution variable des classes de chlorination dans les deux espèces, avec la prévalence des classes modérément chlorées (5Cl et 6 Cl) et la rareté des classes fortement chlorées (7Cl et 8Cl). Ces résultats mettent en évidence une utilisation récente ou même actuelle des PCB en Nouvelle-Calédonie, sans quoi seules les classes fortement chlorées, les plus persistantes, auraient été détectées. D'autres études sont toutefois nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Dans les poissons anguilliformes de Nouvelle-Calédonie, les concentrations de pesticides sont équivalentes ou inférieures à celles obtenues dans d'autres régions. Les concentrations de lindane mesurées sont en Nouvelle-Calédonie de 1,3 ± 0,6 $ng.g^{-1}$ poids sec (*G. chilospilus*) et 1,7 ± 1,6 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Conger* spp.), à Wallis, Pacifique Central de 3,5 ± 1,03 $ng.g^{-1}$ poids sec (*C. argus*) et 3,6 ± 2,07 $ng.g^{-1}$ poids sec (*E. merra*) (Letourneur *et al.*, données non publiées), en Polynésie Française de 73,3 ± 34,5 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Epinephelus hexagonatus*) (Salvat *et al.* 2012), et en Mer Méditerranée de 35,4 $ng.g^{-1}$ poids sec (*Solea solea*) (Dierking *et al.* 2009). Malgré les quantités et la diversité des pesticides importés en Nouvelle-Calédonie, ces faibles niveaux détectés reflètent une utilisation relativement modérée, qui proviennent probablement d'activités locales et non-professionnelles, plutôt que de l'industrie agricole. En outre, Nouméa est loin des zones agricoles les plus importantes. Ce type d'utilisation non-professionnelle pourrait également expliquer une détection non-négligeable de pesticides tels que le DDT et ses métabolites (ΣDDT : 1,55 ± 1,50 $ng.g^{-1}$ poids sec dans *G. chilospilus* et 1,57 ± 1,48 $ng.g^{-1}$ poids sec dans *Conger* spp.), qui sont interdits par les règlements internationaux et non homologués en Nouvelle-Calédonie (DAVAR, *http://www.davar.gouv.nc*). Une utilisation ancienne de ces produits se traduirait par des concentrations faibles de DDT et une importance majeure de ses métabolites (DDD et DDE) plus rémanents dans l'environnement et les organismes. Or, en proportion, de plus fortes concentrations en DDT sont détectées, ce qui suggère une utilisation récente de ces produits dangereux.

Dans l'ensemble, les concentrations de POPs sont homogènes au sein du lagon, sans aucune structure spatiale claire le long du gradient côte-large, ou entre les deux zones étudiées. Néanmoins, des concentrations élevées de pesticides dans *G. chilospilus* ont été mesurées dans plusieurs sites côtiers et dans les récifs intermédiaires, ainsi que des niveaux élevés de PCB et de pesticides dans *Conger* spp. Les organes de stockage (foie, rein ou glande digestive) accumulent généralement des concentrations plus élevées que le muscle (Bustamante *et al.* 2003a ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Eisler 2010 ; Metian *et al.* 2013). Des recherches complémentaires sont nécessaires pour tester ce postulat chez les poissons anguilliformes et tenter de mieux évaluer les gradients de contamination spatiaux, en particulier pour les POPs.

Les résultats soulignent la difficulté d'identifier l'origine de la contamination organique, agricole ou industrielle, dans chaque site (*cf.* rapport *ΣPest/ΣPCB*). A l'échelle du lagon Sud, les grandes tendances soulignent l'importance des sources de contamination agricoles à la côte, tandis que les sites lagonaires plus au large sont davantage marqués par la pollution

industrielle. Cependant, selon la zone d'étude considérée, cette importance relative des sources de contamination varie. La zone de Nouméa semble globalement plus exposée à la contamination industrielle, tandis que le Grand Lagon Sud révèle une forte pollution agricole locale (sauf aux récifs intermédiaires). D'autre part, les apports de PCB détectés dans les poissons du Grand Lagon Sud, principalement aux sites côtiers, semblent être plus récents que ceux mesurés chez les poissons du Grand Nouméa, comme l'indique leurs ratios CB153/CB138 (GLS : 1,64 pour *G. chilospilus* et 1,04 pour *Conger* spp. / GN : ratio ≈ 0,75 pour *G. chilospilus* et ≈ 0,78 pour *Conger* spp.). Les activités industrielles (usine métallurgique d'exploitation du nickel) et les décharges sauvages (voitures, appareils électriques) dans cette région pourraient expliquer en partie les entrées continues de PCB dans cette zone lagonaire par rejets indirects de ces composés issus par exemple de lubrifiants pour les turbines, de composants ignifuges des peintures ou d'isolants pour leur installations électriques (transformateurs et condensateurs).

V-4.3.c Influence des paramètres biologiques sur le niveau de contamination

Comme mentionné dans plusieurs études, les concentrations de contaminants peuvent également varier en fonction de facteurs écologiques et biologiques tels que la taille ou l'âge des poissons, leur position trophique et leur habitudes alimentaires ou encore leur teneur en lipides (Monteiro *et al.* 1991 ; Geyer *et al.* 2000 ; Penedo de Pinho *et al.* 2002). Ces relations complexes peuvent induire des différences interspécifiques dans les processus de bioaccumulation et par conséquent soulignent la pertinence de détecter le taux de contamination à un niveau spécifique.

Les résultats montrent l'influence des trois facteurs testés (taille, position trophique et teneur en lipides) sur plusieurs contaminants, chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. Le lien entre la taille et le processus d'accumulation est complexe, il dépend à la fois des contaminants et des espèces de poissons considérés. Dans certains cas, les éléments traces sont accumulés conformément à l'augmentation en taille des poissons (As, Cd et Hg dans *G. chilospilus*), ce qui est cohérent avec une bioaccumulation continue dans le muscle au cours de la vie de l'organisme (Braune 1987 ; Bloom 1992 ; Burger et Gochfeld 2007). Dans d'autres cas, la concentration en éléments traces est négativement corrélée à la taille (Cu et Fe dans les deux espèces, ou Co, Cr, Ni, Pb, Se et Zn dans *Conger* spp.). Cette tendance pourrait s'expliquer

par une diminution de l'assimilation ou par des procédés d'élimination plus efficaces de ces éléments avec l'augmentation de la taille des poissons ou encore par un changement de régime alimentaire (Braune 1987 ; Swaileh et Adelung 1995 ; Warnau *et al.* 1995). Une telle relation peut également suggérer un changement de régime ontogénétique, ce qui implique une variation de l'exposition aux contaminants par la voie alimentaire, comme cela a été mis en évidence dans d'autres organismes (céphalopodes et poissons, Chouvelon *et al.* 2011, 2014). Cependant, à l'exception de Hg, et dans une moindre mesure de Se, la bioamplification des éléments traces dans les réseaux trophiques n'est pas encore claire et reste difficile à identifier (Wang 2002). Chez les poissons anguilliformes de Nouvelle-Calédonie, la position trophique n'influence que les concentrations en Hg chez *Conger* spp. Les résultats des POPs sont conformes à leur nature hydrophobe, permettant leur séquestration dans les tissus adipeux au cours du processus d'accumulation des organochlorés (Robertson et Hansen 2001). La plupart d'entre eux sont en effet positivement liés à la teneur en lipides des poissons, en particulier chez *Conger* spp., pour une variation des lipides s'étendant de 0,2 à 5,5 %.

Le niveau trophique élevé des anguilliformes (Brischoux *et al.* 2011), associé à d'autres traits d'histoire de vie (taille, âge, longévité, philopatrie, *etc.*), explique une détection de niveaux élevés d'éléments traces. Ces prédateurs benthiques pourraient également être de bons candidats pour la surveillance de la pollution organique, en raison de leur sédentarité et de la forte relation entre les POPs et leur teneur en lipides, même si la chair de ces poissons n'est pas très grasse. Ensuite, les caractéristiques biologiques spécifiques de chaque espèce, tels que les métabolismes d'accumulation et d'excrétion, peuvent expliquer les différences interspécifiques dans la bioaccumulation des contaminants.

Par ailleurs, la contamination de ces prédateurs de niveau trophique élevé suggère que les réseaux trophiques en général sont contaminés (Monniot *et al.* 1994 ; Hédouin *et al.* 2006, 2007 ; Metian *et al.* 2008b). En conséquence, il est important de procéder à l'analyse des contaminants dans les proies, chez les prédateurs supérieurs (les serpents marins, Bonnet 2012) et dans le réseau trophique global. Cela permettra une évaluation plus complète de la contamination de l'environnement et mènera à une meilleure compréhension des mécanismes et des processus impliqués (bioaccumulation, bioamplification, Bryan 1984 ; Rainbow 1993). Une bonne compréhension des organismes (biologie, écologie et capacités métaboliques) et des structures des réseaux trophiques, ainsi que des conditions environnementales, est nécessaire pour comprendre la dynamique des processus de bioaccumulation et de bioamplification à travers les réseaux trophiques (Harmelin-Vivien *et al.* 2009). Cette approche sera évoquée dans l'un des chapitres de discussion suivants.

RESUME : caractéristiques des poissons anguilliformes

Groupes trophiques et signatures en azote ($\delta^{15}N$)	**microcarnivores :** 6,23 à 7,86 ‰ **macrocarnivores :** 7,89 à 9,25 ‰ **piscivores :** 9,46 à 10,01 ‰
Variabilité spatiale	Aucune
Variabilité temporelle	Aucune

	Eléments traces	**POPs**
Contamination	Forte	Faible
Variabilité spatiale	Gradient **côte-large** décroissant	Répartition homogène
Variabilité temporelle	Très faible	Très faible

Catégorie 3

$\delta^{13}C$ assez faibles

Espèces macrocarnivores

(*G. eurostus, G. margaritophorus, Conger Ll*)

Espèces piscivores

(*G. moluccensis*, *G. pindae*, *C. formosa*, *S. tigrina*)

Catégorie 2

$\delta^{13}C$ intermédiaires

Espèces microcarnivores

(*G. chilospilus, G. reticularis, Uropterygius* sp2, *Muraenichthys* sp., Ophichthidae sp1.)

Espèces macrocarnivores

(*G. albimarginatus, U. supraforatus, Uropterygius* sp1, *Conger Ls*)

Catégorie 1

$\delta^{13}C$ assez forts

Espèces macrocarnivores

(*G. fimbriatus, G. undulatus, U. macrocephalus*)

Voie de transfert de la MO « pélagique lagonaire » ?

Voies de transfert de la MO benthiques ?

CHAPITRE VI

Architecture des réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes

(Photos : Jean-René Deleforterie)

Ce chapitre de discussion est consacré à la reconstruction de l'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes. Il permettra de répondre aux six interrogations posées (*cf.* I-3) et de valider ou de réfuter les hypothèses émises.

VI-1 Reconstruction et architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires

VI-1.1 Caractéristiques des différents compartiments

Trois grands compartiments écologiques impliqués dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires ont été considérés : les sources de matière organique (producteurs primaires et « réservoirs » de MO), les consommateurs primaires (invertébrés et poissons herbivores, détritivores), et les consommateurs secondaires (invertébrés benthiques et poissons carnivores) parmi lesquels sont comptés les poissons anguilliformes. Comme l'ont mis en évidence les chapitres précédents, les organismes composant ces compartiments présentent des caractéristiques variables sur les plans phylogénétiques, physiologiques ou encore fonctionnels. La prise en compte de ces caractéristiques est importante pour mieux comprendre les réseaux trophiques dans leur ensemble.

Les sources de matière organique

Les écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens possèdent un grand nombre de sources de MO alimentant potentiellement leurs réseaux trophiques, dont la nature, l'origine et la caractérisation isotopiques sont différentes. Ces sources de MO s'étendent sur une gamme de signatures isotopiques très étendue (*cf.* III-3.2.a) et sont assez bien discriminées entres elles.
Les deux types de réservoirs de MO récifaux, la MOP et la MOS, sont majoritairement influencés par des apports marins et présentent des caractéristiques nettement différentes. L'appauvrissement en ^{13}C et l'enrichissement en ^{15}N de la MOP vis-à-vis de la MOS sont le reflet des apports principaux qui les composent respectivement (phytoplanctonique *vs.* phanérogames et macroalgues). Les producteurs primaires récifaux (macroalgues, phanérogames et turf) présentent une très grande variabilité de leurs signatures isotopiques, notamment en carbone, et plus particulièrement chez les macroalgues. Cette variabilité peut d'ailleurs exister entre espèces d'un même genre (*Halimeda*). Cette diversité de signatures isotopiques, et vraisemblablement fonctionnelle, entre les espèces de macrophytes résulte

probablement de l'influence conjointe de plusieurs facteurs. L'origine phylogénétique et les paramètres physiologiques (mécanismes photosynthétiques) qui y sont associés, jouent évidemment un rôle non négligeable. Les conditions environnementales entrent également en jeu, puisqu'elles peuvent nettement influencer les signatures en carbone des macrophytes (effet de la biogéographie sur la physiologie) et s'avèrent déterminantes dans l'origine de leurs signatures en azote (spécificités locales, comme la profondeur ou des apports particuliers tels que les upwellings et rejets azotés liés aux activités humaines).

Les principales spécificités des différentes sources décrites dans cette étude recoupent les tendances observées dans d'autres écosystèmes. L'origine et la composition de la MOP et de la MOS, et par conséquent leurs signatures isotopiques distinctes, semblent être une caractéristique commune des réservoirs de matière organique des récifs tropicaux et tempérés (Cresson *et al.* 2012 ; Mercader 2013). De même, la forte variabilité isotopique entre espèces de macrophytes est couramment démontrée dans d'autres écosystèmes (Vizzini *et al.* 2002 ; Cresson 2013). Comme l'a mis en évidence Cresson (2013), le $\delta^{15}N$ est un indicateur des influences du milieu sur les macrophytes, alors que le $\delta^{13}C$ est un indicateur du métabolisme propre de chaque espèce, bien qu'il soit également sous l'influence de l'environnement dans notre cas. Ces grands principes semblent généralisables à l'ensemble des sources de matière organique des milieux récifaux, qu'ils soient tropicaux ou tempérés.

Les signatures en carbone distinctes des sources potentielles de MO des réseaux récifo-lagonaires reflètent la succession des différents microhabitats récifaux. Certaines macrophytes, vivant principalement en substrat meuble de type herbiers et plaines sableuses, sont caractérisées par des valeurs élevées en $\delta^{13}C$ (phanérogames marines, *Liagora* spp., *Padina australis* et *Turbinaria* spp.). La plupart des sources, représentant l'habitat sédimentaire proche des pinacles coralliens, montrent des signatures en carbone intermédiaires (MOS, *Acanthophora spicifera, Cystoseira* sp*., Halimeda borneensis, H. cylindracea, H. discoïdea, H. macroloba* et *Sargassum* spp.). D'autres constituent les sources les plus appauvries en ^{13}C et caractérisent les milieux de substrat dur tels que les platiers coralliens (turf algal, *Halimeda heteromorpha* et *H. opuntia*). La MOP enfin, constitue une source potentielle de MO particulière, en raison de sa signature isotopique atypique, appauvrie en ^{13}C et enrichie en ^{15}N. L'hypothèse de voies de transfert de la MO divergentes

issues de ces sources (benthiques *vs.* planctoniques) a été proposée, mais reste à confirmer (*cf.* VI-1.2).

L'aspect qualitatif de la composition en carbone et en azote des sources a également été examiné, puisque ce critère entre en considération dans les préférences alimentaires des consommateurs et qu'il permet donc en partie d'estimer l'intégration des sources dans les réseaux trophiques. Alors que les réservoirs de MO semblent être des sources de bonne qualité nutritive (ratio C/N < 10), celles des macrophytes sont beaucoup plus variables. La qualité nutritive de certains est plutôt bonne (turf algal et macroalgues calcaires du genre *Halimeda*), tandis qu'elle l'est beaucoup moins chez d'autres sources *a priori* peu utilisables pour la grande majorité des macroorganismes consommateurs (les Magnoliophytes marines, les Rhodophytes et les Ochrophytes notamment). L'hypothèse d'une utilisation différentielle des sources de MO par les consommateurs en fonction de leur qualité nutritive a donc été proposée et sera rediscutée par la suite (*cf.* VI-1.2).

Peu de travaux portant sur la structure trophique des écosystèmes récifaux ont tenté de caractériser leurs sources de matières organiques (Hsieh *et al.* 2000 ; Cocheret de la Morinière *et al.* 2003 ; Mercader 2013 ; Letourneur *et al.* 2013). La seule étude à s'être intéressée aux récifs lagonaires de Nouvelle-Calédonie s'est plutôt focalisée sur les communautés de poissons (Carassou *et al.* 2008). Par conséquent, assez peu de sources ont été considérées (MOP, turf, algues rouges calcaires, *Halimeda* spp. et *Lobophora* sp.), et les informations les concernant restent très générales. Par comparaison, une très grande variété de sources a été prise en compte dans cette étude, et différents aspects de leur rôle dans les écosystèmes ont été examinés (caractérisation isotopique, variabilité spatio-temporelle, qualité nutritive). L'acquisition d'informations sur certaines sources, dont l'implication dans les écosystèmes est encore peu connue en milieu récifal, telles que les réservoirs de stockage (MOP et MOS), est par ailleurs particulièrement importante. En ce sens, ce travail de thèse offre une vision très fournie et détaillée du rôle des sources de MO récifales dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens. Mais cette vision n'est évidemment pas complète puisque d'autres types de sources potentielles de MO récifales, qui alimentent probablement de façon non négligeable les réseaux trophiques récifo-lagonaires, n'ont pas été pris en compte. Citons par exemple les algues encroûtantes, les dinoflagellés symbiotiques des coraux Scléractinaires ou encore le microphytobenthos et le biofilm bactérien recouvrant le substrat. De plus, le nombre d'espèces de macrophytes récoltées lors de ce travail reste faible au regard de la diversité des macrophytes de Nouvelle-Calédonie.

Les signatures isotopiques des différentes sources caractérisées concordent, à l'exception du turf, avec celles obtenues par Carassou *et al.* (2008) (Tab. 6.1). Cela confirme à la fois leur spécificité isotopique et leur stabilité dans le temps. Mais les signatures caractéristiques de ces sources se retrouvent également d'une région tropicale à l'autre, puisque les valeurs mesurées en Nouvelle-Calédonie sont globalement comparables à celles obtenues par ailleurs (Tab. 6.1). Des disparités régionales sont observées pour certaines sources, comme le turf ou la MOS. Ces différences peuvent être imputées à la grande variabilité de leur composition d'une région tropicale à l'autre. Enfin, même si les spécificités des différentes sources se retrouvent dans les écosystèmes tropicaux et tempérés, la valeur propre de leurs signatures en carbone n'est souvent pas équivalente. Les valeurs de $\delta^{13}C$ moyennes des espèces tropicales sont supérieures à celles des autres régions (Jennings *et al.* 1997 ; Pinnegar et Polunin 2000 ; Raven *et al.* 2002a ; Mercado *et al.* 2009, Marconi *et al.* 2011).

Les consommateurs récifaux

Aux niveaux trophiques supérieurs se placent les consommateurs, primaires, secondaires et tertiaires. Ce sont principalement des invertébrés et des poissons récifaux d'origines phylogénétiques très diversifiées et dépendant directement ou non des sources décrites précédemment. Leur large gamme de signatures en carbone et en azote (*cf.* IV-3) met en évidence la variété de leurs profils alimentaires que ce soit en termes de ressources nutritives ou de niveaux trophiques. Les caractéristiques isotopiques de chaque consommateur résultent par ailleurs davantage de leurs mode et habitudes alimentaires que de leur origine phylogénétique, qui joue finalement un rôle assez mineur (*cf.* IV-4.1). Ces divers rôles trophiques s'érigent sur plusieurs niveaux, partant des « bas » (herbivores, détritivores) aux plus « hauts » niveaux (carnivores, piscivores). Ainsi, les invertébrés ont été classés selon trois grandes catégories trophiques distinguant les herbivores (strombes, trocas, planaxides, turbos), des omnivores-détritivores (pagures, crabes, ophiures, nasses), des carnivores (cônes, murex, astéries). De même, les poissons ont été séparés en différents groupes trophiques que sont les herbivores (Scaridae, Acanthuridae et Blenniidae) et les carnivores, eux-mêmes

Tableau 6.1 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO récifales dans différentes régions biogéographiques.

Source	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	Région bio-géographique		Environnement		Référence
MOP	**-17,96 à -21,30**	**3,52 à 5,20**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
	-19,80 à -20,80	3,50 à 4,30	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*(2)*
	-20,32 à -14,43	3,65 à 4,65	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frangeants	récifs coralliens	*(3)*
	-23,21 à -20,58	6,76 à 7,25		Moorea	baie	récifs coralliens	*(4)*
	-28,20 à -21,70	/		Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(5)*
MOS	**-15,94 à -12,44**	**2,16 à 3,96**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
	-13,50 à -11,44	3,05 à 3,49	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frangeants	récifs coralliens	*(3)*
	-22,55 à -15,75	4,22 à 5,42		Moorea	baie	récifs coralliens	*(4)*
	-20,80 à -23,10	/		Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(5)*
Halimeda macroloba	**-13,87 à -13,40**	**0,05 à 1,33**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Halimeda opuntia	**-18,77 à -17,07**	**1,13 à 2,30**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Halimeda sp.	-18,50	3,20	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*(2)*
Halimeda macroloba	-21,20	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(6)*
Halimeda opuntia	-19,70	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(6)*
Padina australis	**-7,94 à -7,04**	**1,82 à 2,29**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Padina australis	-7,28 à -6,81	3,29 à 5,36	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*(3)*
Padina spp.	-11,70	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frageants	récifs coralliens	*(6)*
Acanthophora spicifera	**-11,71**	**2,09**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Acanthophora spicifera	-14,60	0,80	Caraïbes	Guadeloupe	récifs	récifs coralliens	*(7)*
Acanthophora spicifera	-13,90	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(6)*
Acanthophora sp.	-14,20	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*(5)*
***Cymodocea* spp.**	**-7,24 à -8,92**	**0,64 à 2,84**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Halodule uninervis	**-8,79 à -8,01**	**1,06 à 2,58**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Syringodium isoetifolium	-5,41 à -4,40	1,75 à 3,33	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*(3)*
Turf algal	**-18,75 à -18,23**	**1,51 à 2,67**	**Pacifique Ouest**	**Nouvelle-Calédonie**	**récifs lagonaires**	**récifs coralliens**	*(1)*
Turf algal	-13,00 à -4,00	3,00 à 3,10	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*(2)*
Turf algal	-13,95 à -12,11	2,91 à 3,04	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*(3)*
Turf algal	-18,29 à -13,49	3,47 à 5,65	Pacifique Central	Moorea	baie	récifs coralliens	*(4)*
Turf algal	-16,75 à -19,00	1,10 à 1,70	Caraïbes	Guadeloupe	île et passe	récifs coralliens	*(7)*

Note : (1) cette étude ; (2) Carassou et al. 2008 ; (3) Mercader 2013 ; (4) Letourneur et al. 2013 ; (5) Hsieh et al. 2000 ; (6) Wang et Yeh 2003 ; (7) Dromard 2013.

déclinés en sous-catégories selon leurs spécificités telles que les micro- et macrocarnivores (Pinguipedidae, Labridae, Scorpaenidae), les corallivores (Chaetodontidae et Monacanthidae), les zooplanctonophages (certains Apogonidae et Pomacentridae) et les piscivores (Cirrhitidae). Cependant, les données isotopiques obtenues ont surtout permis de confirmer l'exploitation par ces consommateurs d'une gamme de sources alimentaires plus diversifiée que suspectée par les études traditionnelles des contenus stomacaux. L'importance de la détritivorie et de l'omnivorie chez un grand nombre de ces consommateurs a été mise en évidence dans cette étude, comme dans d'autres (Choat *et al.* 2002 ; Carassou *et al.* 2008 ; Cresson 2013). Le clivage des organismes en groupes trophiques nets est également largement critiqué, puisque ceux-ci se répartissent vraisemblablement selon un gradient de profils alimentaires. Dans la lignée d'autres travaux, l'importance majeure de l'opportunisme alimentaire chez la plupart des consommateurs récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie est donc soulignée, ne réduisant probablement qu'à une minorité les organismes de régimes alimentaires spécialisés. En effet, la multiplicité des sources offre une possibilité de plasticité alimentaire et donc un avantage sélectif face à la forte compétitivité opérant dans ces écosystèmes.

A la grande variété de niveaux trophiques, s'ajoute l'exploitation de ressources nutritives d'origines très diverses par les consommateurs récifaux. Sur la base des organismes collectés lors de ce travail, les sources de MO les plus enrichies en ^{13}C (phanérogames, padines et *Turbinaria*) alimentent principalement des invertébrés, alors que de nombreuses espèces de poissons dépendent majoritairement de sources plutôt appauvries en ^{13}C (MOP). Une grande partie des consommateurs de niveaux trophiques différents sont également basés sur des ressources trophiques de $\delta^{13}C$ « intermédiaires ». Une partie de la structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens est donc dévoilée par l'examen du statut trophique de ces consommateurs, qui suggère l'existence de plusieurs voies de transfert de MO.

Ces résultats mettent donc en évidence la grande diversité de régimes alimentaires de ces organismes, qui dépendent de multiples sources de MO, comme cela a déjà été observé par ailleurs dans le Pacifique ou en Méditerranée (Pinnegar et Polunin 2000 ; Darnaude 2003 ; Carassou *et al.* 2008 ; Mercader 2013 ; Cresson 2013 ; Letourneur *et al.* 2013). De plus, en prenant en compte l'importante diversité spécifique des invertébrés, ce travail répond, en partie, au manque d'informations sur ces organismes en milieu récifal. Néanmoins, de

nombreux autres invertébrés « manquent à l'appel », tels que les céphalopodes, les stomatopodes, les grosses crevettes, ou encore les bivalves, dont la place et le rôle trophique sont sans doute aussi importants dans ces écosystèmes. De futurs travaux devront donc s'orienter en priorité vers la caractérisation isotopique de ces organismes. La grande variabilité du statut trophique des microinvertébrés (annélides polychètes et microcrustacés) est également un point sensible auquel les projets ultérieurs devront apporter une réponse. L'amélioration du niveau d'identification de ces groupes taxonomiques devrait permettre de caractériser de manière plus approfondie leurs profils alimentaires et donc de mieux comprendre leur rôle dans le transfert de la MO au sein des réseaux trophiques récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie. Par ailleurs, il est important de rappeler que cette étude s'oriente principalement sur les poissons anguilliformes. La diversité taxonomique et fonctionnelle des poissons intégrés a été délibérément restreinte, se limitant à des espèces récifales benthiques plutôt inféodées à la matrice corallienne et supposées être des proies potentielles des poissons anguilliformes. Les informations fournies sur la communauté ichtyologique récifale sont donc limitées, bien qu'elles confirment celles obtenues dans d'autres études (Carassou *et al.* 2008 ; Greenwood *et al.* 2010).

Les poissons anguilliformes

Les consommateurs tertiaires comprennent également les poissons anguilliformes, sur lesquels cette étude est centrée. La communauté ciblée dans ce travail rassemble des espèces des trois principales familles du groupe, mais avec une grande majorité de Muraenidae (78,2 %) par rapport aux Congridae (14,3 %) et aux Ophichthidae (5,0 %). Parmi les 18 taxons étudiés, certains ont déjà fait l'objet de travaux antérieurs (*Conger* spp., *Gymnothorax eurostus*, *G. fimbriatus, G. margaritophorus, G. moluccensis*, *G. reticularis* et *G. undulatus*), servant de base bibliographique sur laquelle s'appuyer. En revanche, ce projet constitue une référence pour d'autres espèces méconnues (*Cirrimaxila formosa, G. albimarginatus, G. chilospilus*, *G. pindae*, *Scuticaria tigrina*, *Uropterygius macrocephalus* et *U. supraforatus*,). Parce qu'ils offraient un effectif important et des caractéristiques propres hypothétiquement contrastées (taxonomie, habitat, régime alimentaire), les deux taxons *G. chilospilus* et *Conger* spp. ont fait l'objet d'une attention particulière ; ils se sont imposés comme étant les deux taxons « modèles » de cette étude, pour lesquelles les résultats obtenus permettent de dégager de grandes tendances extrapolables pour les autres espèces de la communauté.

Les résultats vont être rappelés *a minima*, puisqu'une partie entière de la discussion leur est consacrée (*cf.* VI-3). Les poissons récoltés sont essentiellement des spécimens d'espèces de petite taille et de petits à moyens individus de plus grandes espèces. D'un point de vue isotopique, ces prédateurs couvrent une large gamme de valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (*cf.* V-3.2.a). Ces signatures diffèrent globalement entre les trois principales familles, puisque les Ophichthidae révèlent les valeurs moyennes en azote les plus faibles et les Congridae les valeurs moyennes en carbone généralement les plus faibles. Mais les résultats ont également mis en évidence l'intérêt de se rapporter à un niveau d'étude le plus détaillé possible, afin de souligner la forte variabilité interspécifique au sein d'une même famille ou d'un même genre (cas de Muraeninae du genre *Gymnothorax*) ou encore de déceler des différences isotopiques impossible à distinguer par la taxonomie (cas de *Conger* Ll et Ls).

La communauté des poissons anguilliformes étudiée se scinde en trois principaux groupes, dont l'alimentation semble être basée sur des ressources nutritives différentes et dont les voies de transfert de la MO utilisées divergent. Les analyses isotopiques ont montré une utilisation principale de sources riches en ^{13}C par certaines espèces (G. *fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus*), de signatures en $\delta^{13}C$ intermédiaires par la plupart des espèces (*Conger* Ls, *G. albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *Muraenichthys* sp., Ophichthidae sp1, *Uropterygius* sp1, sp2 et *U. supraforatus*,) et de ressources nutritives appauvries en ^{13}C par d'autres (*Conger* Ll, *C. formosa*, *G. eurostus*, *G. margaritophorus*, *G. moluccensis*, *G. pindae* et *S. tigrina*). Cependant, l'utilisation commune de certaines proies et l'interconnexion des différents réseaux trophiques sont fortement suspectées compte tenu de la forte variabilité intraspécifique des signatures en carbone.
Au sein de ces trois groupes isotopiques principaux, les signatures en azote couvrent également une gamme de valeurs qui suggère que les poissons anguilliformes dépendent de plus d'un niveau trophique. Cette hypothèse sera développée plus en détail par la suite.

Généralement, très peu d'études portant sur les communautés ichtyologiques récifales et tempérées ont pris en compte les poissons anguilliformes, et encore moins ont entrepris de déterminer leur statut trophique à l'aide des analyses isotopiques (Marguillier *et al.* 1997 ; Pinnegar et Polunin 2000 ; Brichoux *et al.* 2011 ; Vaslet *et al.* 2011). Un travail préliminaire de caractérisation isotopique de ces poissons a déjà été réalisé en Nouvelle-Calédonie (Brichoux *et al.* 2011). Le travail de thèse présent cible principalement les poissons anguilliformes, prenant en compte une grande diversité spécifique et examinant de manière

plus détaillée leur rôle dans les écosystèmes (régime alimentaire, caractérisation isotopique, variabilité spatio-temporelle). Avec l'apport de nouvelles données sur certaines espèces totalement méconnues (*G. chilospilus*, *S. tigrina*, *C. formosa*), ce travail constitue donc une étude de référence sur ce groupe de poissons. Celui-ci n'est toutefois pas exhaustif. Certains poissons anguilliformes couramment observés en milieu récifal, et en particulier certaines murènes de grandes tailles (*G. flavimarginatus, G. javanicus* et *G. meleagris*), n'ont pas été prises en compte puisque la stratégie de collecte utilisée ne permettait pas d'y avoir accès.

VI-1.2 Voies de transfert de la matière organique

Bien que chacun des compartiments écologiques récifaux diffèrent de par leurs caractéristiques isotopiques et fonctionnelles, ils dépendent aussi les uns des autres, structurant ainsi les réseaux trophiques. Or, l'architecture des réseaux trophiques fourni un cadre utile et nécessaire pour évaluer l'ampleur et l'importance des relations trophiques qui déterminent les flux de matière et le devenir de chaque population dans un écosystème (Link 2002), en particulier pour les niveaux trophiques supérieurs d'importance économique (May 1973 ; Pimm 1982).

L'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie aboutissant aux poissons anguilliformes a été reconstruite à partir de l'ensemble des données isotopiques obtenues (Fig 6.1). Quatre voies majeures de transfert de matière organique sont proposées (voies A à D), sur la base des quatre principales catégories de sources de MO (*cf.* III-3.2.a). Une seule source a été choisie comme « représentative » de chaque catégorie, en fonction de sa valeur moyenne et de l'étendue de sa signature en carbone : les macroalgues du genre *Turbinaria*, la MOS, le turf algal et la MOP pour les voies A à D respectivement. Les limites des « couloirs trophiques » ont été établies à partir des valeurs moyennes d'enrichissement trophique données dans la littérature (de +1 à +2 ‰ en $\delta^{13}C$ et de +2,5 à +4,5 ‰ en $\delta^{15}N$, Darnaude *et al.* 2004b).

La première voie trophique (A) est alimentée par les phanérogames et certaines macroalgues pour la plupart peu palatables (*Liagora* spp., *Padina australis, Turbinaria* spp.) de valeurs élevées en carbone. Peu des consommateurs échantillonnés dépendent manifestement de ces ressources (Fig 6.1), puisque seuls quelques pagures (pagure sp2, sp3, *Dardanus* sp., *D. scutellatus*,), cérithes (*Clypeomorus batillariaoformis*), nérites (nérite sp1,

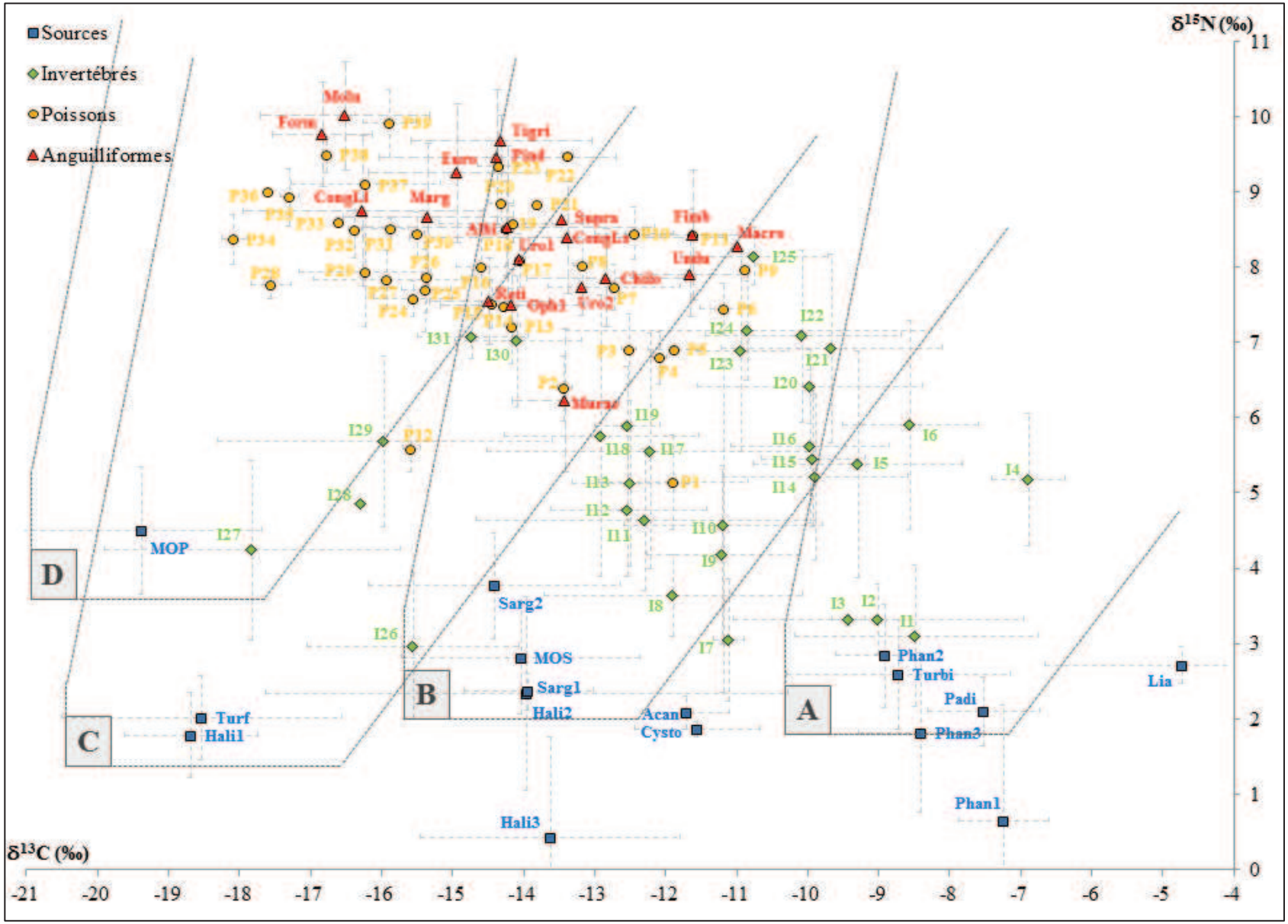


Figure 6.1 : Réseaux trophiques récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes. Les couloirs des voies de transfert de la matière organique ont été tracés ainsi : +1 ‰ en $\delta^{13}C$ et +4,5 ‰ en $\delta^{15}N$ (ligne gauche) et +2 ‰ en $\delta^{13}C$ et +2,5 ‰ en $\delta^{15}N$ (Darnaude *et al.* 2004b, *Codification en Annexe A)*.

sp3, sp6), grands crabes (*Grapsus albolineatus*, *G. tenuicrustatus*, *Eriphia sebana*) et astéries (*F. cf. milleporella*) sont inclus dans cette voie de transfert. Aucun anguilliforme, ni même aucun des poissons étudiés n'est nettement impliqué dans ce réseau trophique. Ces résultats confirment donc l'hypothèse proposée précédemment, d'une consommation très mineure de ce type de sources de mauvaise qualité nutritive, voire souvent indigestes (phanérogames, Danovaro *et al.* 2001), par les macroorganismes récifaux visés dans ce travail. Comme dans beaucoup d'autres milieux (Benner *et al.* 1988 ; Mann 1988 ; Cebrián *et al.* 1997 ; Cresson 2013), la voie principale de transfert de la matière organique des herbiers marins et des macroalgues indigestes du lagon calédonien semble donc être la voie détritique. Ces sources benthiques n'entrent pas directement dans les réseaux trophiques aboutissant aux poissons anguilliformes, mais peuvent en revanche y participer indirectement. Elles peuvent par exemple intégrer le réservoir sédimentaire, être consommées par des organismes qui font partie d'autres voies de transfert ou contribuer indirectement à travers la consommation de leurs épiphytes par les poissons herbivores et les juvéniles des herbiers (Dromard 2013 et références associées).

Les trois autres voies trophiques basées sur d'autres macroalgues, le turf et les réservoirs particulaire et sédimentaire alimentent un plus grand nombre d'organismes prélevés en milieu récifal, dont les poissons anguilliformes. Cette étude atteste donc de la prédominance du rôle des algues par rapport à celui des plantes vasculaires dans les écosystèmes marins (Fry 1984 ; Peterson *et al.* 1985 ; Dauby 1989; Sullivan et Moncreiff 1990 ; Lepoint *et al.* 2000), tout en pointant aussi la place essentielle des réservoirs de matière organique (MOP et MOS) dans ces réseaux trophiques.

La voie de transfert de matière d'un grand nombre de macroalgues (*Sargassum*, *Acanthopora*, *Cystoseira* et la plupart des *Halimeda*) et du réservoir sédimentaire (MOS) englobe toute une panoplie de consommateurs de signatures en carbone généralement intermédiaires et appartenant à des groupes trophiques variés (voie B, Fig 6.1). La plupart des invertébrés échantillonnés en dépendent, incluant des organismes à tendance herbivore (strombes, trocas, planaxides, turbos et certaines nérites de bas niveau trophique), détritivore-omnivore (la plupart des petits et des grands pagures, certains petits crabes, certaines nérites et cérithes, nasses, isopodes, annélides polychètes et ophiures) et carnivore (cônes, murex, astéries, échinides et certains petits crabes de haut rang trophique). La moitié des poissons supposés pouvant être des proies des anguilliformes font également partie de ce réseau

trophique, tels que des herbivores-détritivores (Scaridae, Blenniidae, l'Ancanthuridae *Ctenochaetus striatus*), des corallivores strict et facultatifs (le Monacanthidae *O. longirostris* et les Chaetodontidae), ainsi que des micro- et macrocarnivores (Labridae, Platycephalidae, Scorpaenidae, Pinguipedidae, Opistognathidae, le Pomacentridae *Plectroglyphidodon dickii* et la plupart des Apogonidae). Compte tenu du nombre d'organismes impliqués, cette voie de transfert de matière organique benthique est visiblement importante dans ces écosystèmes, et bon nombre de poissons anguilliformes en dépendent (Fig 6.1). Elle est probablement la voie trophique principale aboutissant aux murènes de signatures en carbone les plus élevées (*Gymnothorax fimbriatus*, *G. undulatus*, *Uropterygius macrocephalus*) et l'une des voies de transfert importante pour divers anguilliformes de signatures en carbone intermédiaires (les murènes G. *albimarginatus*, *G. chilospilus*, *G. reticularis*, *Uropterygius supraforatus*, sp1 et sp2, le congre *Conger* Ls et les poissons-serpents *Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1), mais semble également alimenter de façon plus modeste certaines murènes de plus faibles valeurs isotopiques en carbone (*G. pindae* et *Scuticaria Tigrina*).

La voie de transfert issue de la matière organique particulaire (MOP) présente dans la colonne d'eau du lagon, dite « pélagique lagonaire », se distingue de la précédente (voie D, Fig 6.1). Cette voie « pélagique » inclut de nombreux organismes récifaux planctonophages, dont les signatures beaucoup plus appauvries en ^{13}C ont été nettement discriminées dans les chapitres précédents (*cf.* IV-3.1 et IV-3.2). Il s'agit de microcrustacés zooplanctoniques (crevettes et mysidacées essentiellement) et de certaines espèces d'Apogonidae (*Archamia fucata*, *Cheilidopterus artus* et *Ostorhinchus angustatus*) et de la plupart des Pomacentridae non herbivores (*Chromis*, *Pomacentrus*, *Amphiprion, etc.*). L'information reste incomplète en ce qui concerne les invertébrés dépendant de cette voie trophique, puisque très peu de ces organismes répondant à ce profil isotopique ont été collectés lors de ce travail. Il est toutefois réaliste d'envisager que bon nombre d'organismes filtreurs et suspensivores (éponges, ascidie, bivalves, bryozoaires, polychètes, anémones) utilisent les ressources organiques « pélagiques », comme cela a été démontré dans d'autres écosystèmes (Hsieh *et al.* 2000 ; Glynn 2004 ; Cresson 2012 ; Mercader 2013). Cette hypothèse est par ailleurs appuyée par la présence dans cette voie « pélagique lagonaire » de certains poissons à tendances omnivores réputés pour consommer au moins occasionnellement des invertébrés sessiles filtreurs, tels que les Pomacanthidae et certains Pomacentridae (*Stegastes* spp.). De nombreux poissons micro-, macrocarnivores et piscivores (Cirrhitidae, Labridae, Pseudochromidae, Tetraodonti-

dae, certains Apogonidae) sont eux aussi en partie impliqués dans cette voie de transfert « pélagique », parmi lesquels s'ajoutent les poissons anguilliformes aux signatures en carbone les plus faibles (Fig 6.1). Plusieurs de ces prédateurs (*Cirrimaxilla formosa*, *Gymnothorax eurostus, G. margaritophorus, G. moluccensis*, *G. pindae*, *Scuticaria Tigrina* et *Conger* Ll,) en dépendent *a priori* grandement, tandis que d'autres pourraient n'y être rattachés que plus occasionnellement (*G. albimarginauts, G. reticularis*, *Uropterygius supraforatus* et sp1).

Finalement, la dernière voie de transfert de MO proposée est basée sur le turf algal et quelques macroalgues du genre *Halimeda* (*H. opuntia* et *H. heteromorpha*), mais englobe également la MOP et forme un réseau benthique rassemblant des organismes des deux voies précédentes (voie C, Fig 6.1). Ce réseau benthique implique assez peu d'invertébrés étudiés mais comprend quasiment tous les poissons « proies », et aboutit à toutes les espèces de poissons anguilliformes ciblées dans cette étude. C'est donc la voie majeure de transfert de MO commune à l'ensemble des prédateurs de ce groupe.

En résumé, cette étude a identifié trois voies de transfert de MO benthiques et une voie dite « pélagique lagonaire » qui caractérisent les réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens (Fig 6.1) :

- voie benthique « détritique » (A) : **herbiers et macroalgues associées -> invertébrés herbivores benthiques -> invertébrés omnivores-détritivores benthiques ;**
- voie benthique « sédimentaire » (B) : **MOS et macroalgues associées -> invertébrés et poissons herbivores-détritivores benthiques -> invertébrés et poissons omnivores-détritivores benthiques -> invertébrés et poissons carnivores benthiques ;**
- voie benthique « récifale » (C) : **Turf et macroalgues associées -> invertébrés herbivores benthiques et planctonophages -> poissons omnivore benthiques et planctonophages -> invertébrés et poissons carnivores benthiques et planctonophages -> poissons piscivores ;**
- voie « pélagique lagonaire » (D) : **MOP -> invertébrés zooplanctoniques -> poissons zooplanctonophages -> poissons piscivores.**

Ces quatre voies se « recouvrent » largement ce qui souligne leur forte interconnexion. Les croisements d'interactions trophiques entre réseaux semblent d'autant plus importants que de nombreux organismes impliqués restent encore à identifier.

Toutes les espèces de poissons anguilliformes ciblées dépendent majoritairement du réseau trophique provenant du transfert de sources de MO typiques de substrat dur des platiers coralliens, et en particulier du turf algal. Le fait qu'un grand nombre de consommateurs récifaux exploitent la MO de cette origine s'explique d'abord par la grande qualité nutritive de cette source par rapport aux autres macrophytes benthiques moins digestes, mais également par son abondance dans les habitats récifaux peu profonds (Dahl 1972, 1973 ; Cribb 1973 ; Benayahu et Loya 1977). Le gazon algal est généralement décrit comme la ressource principale des poissons herbivores dans la Caraïbe (Bruggemann *et al.* 1994a, b ; Paddack *et al*. 2006), au Brésil (Bonaldo *et al*. 2006) ou dans le Pacifique (Bellwood et Choat 1990 ; Choat *et al*. 2002 ; Wilson *et al*. 2003 ; Bonaldo et Bellwood 2008). L'importance de ce groupe fonctionnel récifal benthique à travers le monde (McCook 2001 ; Gorgula et Conell 2004 ; Sandin *et al.* 2008a, b ; Barott *et al.* 2009 ; Haas *et al.* 2010 ; Vermeij *et al.* 2010) est donc confirmée à l'échelle des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie.

Néanmoins, une précision quant au type de turf récolté dans le cas présent doit être apportée. Le gazon algal pousse sur les substrats libres tels que les coraux morts ou les roches et est régulièrement brouté par les herbivores (Scaridae, Acanthuridae et invertébrés benthiques). Il peut aussi être présent dans des zones limitées très spécifiques, entretenues par l'activité de jardinage de Pomacentridae*,* qui éliminent les macrophytes peu digestes au sein d'un territoire qu'ils défendent agressivement contre les compétiteurs. L'hypothèse d'une composition isotopique différente du turf entre les territoires à Pomacentridae et les autres zones du récif est envisageable, et expliquerait la forte variabilité spatiale des valeurs en carbone de cette source, d'une région à l'autre ou d'une étude à l'autre pour une même région (*cf.* VI-1.1 comparaison avec Carassou *et al.* 2008). Dans le cadre de ce travail, le gazon algal provient principalement des zones à Pomacentridae. Les signatures appauvries en ^{13}C de ce type de turf ($\delta^{13}C \sim 18{,}50$ ‰) correspondent d'ailleurs assez bien avec celles des deux espèces de *Stegastes* ($\delta^{13}C \sim 15{,}50$ ‰) clairement impliquées dans cette voie de transfert benthique. Ceci explique aussi pourquoi d'autres herbivores tels que les Scaridae, les Blenniidae et certains Acanthuridae ne dépendent pas principalement de ce réseau trophique mais plutôt de celui provenant du transfert de la MOS et des macroalgues associées (*Sargassum* et les autres *Halimeda*). Si ce postulat se vérifie, il faudrait donc envisager dans les études ultérieures de prendre en compte les différents types de turf algaux présents sur le récif et dont les rôles fonctionnels divergent sans doute en partie.

Par ailleurs, bien que le gazon algal soit consommé de façon importante, il est finalement modérément assimilé par les herbivores, du fait de sa qualité nutritionnelle qui reste moyenne (Dromard *et al.* 2013). Le gazon algal est effectivement caractérisé par des concentrations élevées de glucides insolubles et de faibles concentrations en protéines : c'est pourquoi l'assimilation de gazon est souvent complétée par d'autres apports, tels que les invertébrés (*Acanthurus*), le corail (*Scarus*) ou les détritus (*Stegastes*) (Dromard *et al.* 2013). De nombreux détritus organiques de structure et de qualité nutritive plus digeste sont piégés dans le turf. La contribution de ces détritus, composés d'excréments de poissons, de petits invertébrés, de microphytobenthos ou des petits fragments d'algues, dans le régime alimentaire de certains poissons récifaux a déjà été mise en évidence (*Ctenochaetus*, *Scarus, Stegastes*, Robertson 1982 ; Choat *et al.* 2002 ; Dromard *et al.* 2013 ; Letourneur *et al.* 2013). Les fèces qui se déposent sur le fond constituent d'ailleurs une partie considérable de ces détritus (Crossman *et al*. 2001), auxquels s'ajoutent des microorganismes tels que des bactéries (Wilson et Bellwood 1997), ce qui explique leurs signatures en azote généralement plus élevées que celles des ressources algales (Dromard 2013).

L'interconnexion des réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens mise en évidence (Fig 6.1) dérive en partie du fait que les organismes récifaux améliorent leur nutrition en supplémentant leurs ressources de base par des apports d'origines diverses. Or, plus le niveau trophique du consommateur est haut et plus la MO dont il dépend est variée et son origine complexe à déterminer. Ainsi, les espèces d'anguilliformes utilisent toutes ce réseau trophique benthique commun, tout en étant aussi alimentées par deux autres voies secondaires. Certaines espèces dépendent de la voie « pélagique lagonaire » provenant du transfert de la MOP (voie D), tandis que d'autres font partie intégrante du réseau trophique benthique « sédimentaire » basé sur la MOS et les macroalgues associées (voie B). L'appartenance de chaque espèce à tel ou tel réseau trophique en fonction de ses caractéristiques propres sera discutée dans la dernière partie de ce chapitre. Dans les deux cas, l'importance des réservoirs sédimentaire et particulaire dans les flux de MO au sein des écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens est mise en évidence, comme dans d'autres milieux récifaux tropicaux (Dromard *et al.* 2013 ; Letourneur *et al.* 2013 ; Mercader 2013) ou sur le littoral rocheux Méditerranéen (Cresson 2013).

Enfin, parmi les voies trophiques récifo-lagonaires reconstruites, seule celle transférant la matière organique issue des herbiers (phanérogames marines) et des macroalgues associées (padines et sargasse du genre *Turbinaria*) n'aboutit pas directement aux poissons

anguilliformes, mais cette MO réintègre néanmoins de manière indirecte les autres voies de transfert sous la forme détritique.

VI-1.3 Niveaux trophiques et longueur des réseaux trophiques

Les réseaux trophiques reflètent la complexité des interactions trophiques au sein des écosystèmes. Toutefois, leur construction reste délicate et ils sont souvent subjectifs dans leur résolution et leur portée (Paine 1988). Ils donnent aussi généralement une importance égale à tous les liens trophiques, ce qui les rend inefficaces pour suivre correctement les flux d'énergie au travers des communautés écologiques (Paine 1988 ; Hairston et Hairston 1993 ; Polis et Strong 1996 ; Persson 1999 ; Vander Zanden et Rasmussen 1999). En conséquence, de nombreuses études utilisent plutôt les niveaux trophiques, parce qu'ils sont plus simples à définir, qu'ils caractérisent le rôle fonctionnel des organismes et qu'ils fournissent un cadre pour l'étude des interactions trophiques et l'estimation des flux d'énergie (Lindeman 1942 ; Kerr et Martin 1970 ; Carpenter *et al*. 1985 ; Wooton et Power 1993 ; Hairston et Hairston 1993). Mais le concept de niveau trophique présente lui aussi des limites, d'abord du fait de l'utilisation stricte de niveaux trophiques discrets (1, 2, 3, *etc.*), mais également par sa capacité restreinte à dévoiler des interactions complexes et l'omnivorie qui sont pourtant répandues dans de nombreux écosystèmes (Paine 1988 ; Polis et Strong 1996 ; Persson 1999 ; Vander Zanden et Rasmussen 1999).

L'un des avantages de la technique des isotopes stables est qu'elle permet justement d'estimer par une mesure continue le niveau trophique des organismes en fonction de leur $\delta^{15}N$ (Cabana et Rasmussen 1994, 1996 ; Post 2002). Cette approche du niveau trophique est analogue au concept de « structure trophique réalisée » de Kling *et al.* (1992) : elle permet de trouver un équilibre entre l'approche des réseaux trophiques, qui ne parvient pas à peser les connexions trophiques en fonction de leur importance énergique, et celle de la chaîne alimentaire linéaire, qui ignore l'omnivorie et les interactions complexes qui caractérisent les écosystèmes (Levine 1980 ; Vander Zanden et Rasmussen 1996). Ainsi, la position trophique quantifie comme une variable continue, le nombre de fois que la biomasse consommée par un organisme a été métabolisée au sein de la chaîne alimentaire (Vander Zanden *et al.* 1997).

Cependant, cette approche n'est pas non plus exempte de limites. L'importance d'utiliser une « ligne de base » appropriée pour reconstruire correctement les réseaux et déterminer des niveaux trophiques précis des consommateurs a été démontrée (Post 2002). C'est l'un des problèmes majeurs auxquels sont confrontés les écologues travaillant sur les relations alimentaires au sein de réseaux trophiques complexes ou en interaction. Théoriquement, dans le cadre des études portant sur un seul système, le traceur $\delta^{15}N$ reflète directement la position trophique d'un organisme (Hobson et Welsh 1992 ; Wainright *et al.* 1993). Mais dans le cas d'études comparatives, par exemple de plusieurs systèmes entre sites ou entre saisons, l'applicabilité de ce traceur comme mesure absolue de la position trophique est limitée. En effet, la variabilité inter- et intraspécifique du $\delta^{15}N$ des espèces de référence et du facteur de fractionnement trophique en azote peut mener à une mauvaise interprétation de la variation dans la structure trophique (Kidd *et al.* 1995 ; Wainright *et al.* 1996 ; Post 2002 ; Boecklen *et al.* 2011 ; Woodcock *et al.* 2012). Or, la signature isotopique en azote des producteurs primaires est très variable selon les systèmes (Kling *et al.* 1992 ; Kline *et al.* 1993; Cabana et Rasmussen 1996) et à travers le temps dans un même système (Toda et Wada 1990; Gu *et al.* 1994 ; Cabana et Rasmussen 1996). Les consommateurs primaires, eux, constituent une « ligne de base » plus fiable pour estimer les niveaux trophiques, car leurs signatures isotopiques sont généralement plus intégrées temporellement et spatialement que celles des sources (Cabana et Rasmussen 1996). L'utilisation préférentielle des consommateurs primaires comme référence est depuis longtemps admise dans les systèmes aquatiques d'eau douce (Cabana et Rasmussen 1996; Vander Zanden et Rasmussen 1999, 2001 ; Post 2002), et plus récemment dans les milieux marins lagonaires et côtiers (Mancinelli *et al.* 2013).

Les niveaux trophiques (NT) des organismes récifo-lagonaires calédoniens ont donc été calculés à partir de la formule proposée par Post (2002, *cf.* II-4.2.a). Cette méthode de calcul nécessite de définir deux paramètres clés : l'organisme de référence constituant la « ligne de base » et le facteur d'enrichissement trophique en azote. Compte tenu de la diversité taxonomique et fonctionnelle des consommateurs étudiés, il était impossible de déterminer un facteur d'enrichissement adéquat pour chacun d'entre eux. L'enrichissement trophique moyen en azote de 3,4 ‰, le plus souvent utilisé dans la littérature, a donc été utilisé comme valeur standard pour tous les types de consommateurs, et ce malgré son inexactitude,. Deux références ont été utilisées pour estimer le NT de chaque organisme, à

savoir un producteur primaire et un consommateur primaire. Le choix des « lignes de base » s'est fait en fonction de la voie de transfert de MO dont dépend principalement le consommateur (Annexe 6.1). De ce fait, plusieurs organismes de référence, de rôles fonctionnels différents (producteur et consommateur) et appartenant à des réseaux trophiques distincts, ont été choisis : les macroalgues *Turbinaria* spp. et les nérites *Nerita* spp. pour la voie trophique « détritique » (A), la macroalgue *Halimeda discoïdea* et le troca *Tectus niloticus* pour la voie « sédimentaire » (B) et le turf algal et les amphipodes pour le voie « récifale » (C). Ces organismes ont été préférentiellement utilisés car leurs signatures isotopiques en carbone et en azote correspondent à la valeur moyenne du groupe fonctionnel et trophique auquel ils appartiennent.
Les espèces d'invertébrés, de poissons récifaux et d'anguilliformes ayant la même position trophique ont été regroupées dans des guildes trophiques distinctes, qui servent de groupements fonctionnels analogues aux niveaux trophiques, mais proposant des valeurs de position trophique continues (Vander Zanden et Rasmussen 1996) (Tab. 6.2).

Quelle que soit la guilde trophique ou la voie de transfert de MO considérée, les niveaux trophiques obtenus à partir des producteurs primaires (NT_P) sont systématiquement inférieurs à ceux calculés à partir des consommateurs primaires (NT_C) (Tab. 6.2), ce qui est logique pour une valeur du facteur d'enrichissement constante. Globalement, les gammes de valeurs des NT_C concordent davantage avec les niveaux des grands groupes trophiques classiquement admis ; NT=2 pour les herbivores, NT=2,5 pour les organismes omnivores de régime alimentaire mixte, NT=3 pour les carnivores. L'exemple le plus probant est celui des invertébrés récifaux, présentant des NT_C variant de 1,8 à 2,4 pour les espèces herbivores, de 2,3 à 2,8 pour les omnivores-détritivores et de 2,9 à 3,3 chez les carnivores (Tab. 6.2). Avec les producteurs primaires comme « ligne de base », les niveaux trophiques sont ramenés à des valeurs ≤ 2 pour les herbivores et comprises entre 2 et 3 pour les carnivores, ce qui est moins cohérent (Tab. 6.2). Comme pour d'autres études (Mancinelli *et al.* 2013), l'utilisation des producteurs primaires comme références fournit une valeur du niveau trophique clairement sous-estimée par rapport à celles obtenues à partir de l'analyse des contenus stomacaux. Cela confirme donc que les consommateurs primaires sont généralement de meilleurs candidats pour estimer le niveau trophique des organismes récifaux.

Si le choix des consommateurs primaires comme « ligne de base » apporte une estimation plus juste des NT à l'échelle des grandes guildes trophiques, son estimation se

Tableau 6.2 : Niveaux trophiques (NT) estimés des consommateurs récifaux étudiés. Pour chaque organisme, le NT a été calculé en fonction de sa voie trophique principale (A, B ou C) et à l'aide de la formule suivante : $\mathbf{NT = \lambda + (\delta^{15}N_{cs} - \delta^{15}N_{base}) / 3,4}$, où λ est le niveau trophique de l'organisme utilisé pour estimer $\delta^{15}N_{base}$ (λ = 1 pour les producteurs primaires, λ = 2 pour les consommateurs primaires), $\delta^{15}N_{cs}$ est la signature isotopique moyenne mesurée pour le consommateur et $\delta^{15}N_{base}$ est la signature de la « ligne de base ». Dans chaque réseau, deux types d'organismes de référence ont été choisis, soit un producteur primaire (P), soit un consommateur primaire (C) ; *Turbinaria* spp. ($\delta^{15}N$ de 2,60 ‰) et les nérites *Nerita* spp. (Nérite 3, $\delta^{15}N$ de 3,10 ‰) pour la voie trophique A, *Halimeda discoïdea* (Halimeda 2, $\delta^{15}N$ de 2,33 ‰) et le troca *Tectus niloticus* ($\delta^{15}N$ de 3,64 ‰) pour la voie trophique B, le turf algal ($\delta^{15}N$ de 2,02 ‰) et les amphipodes ($\delta^{15}N$ de 2,97 ‰) pour la voie trophique C *(cf. détail des espèces dans chaque guilde trophique en Annexe 6.1).*

	Consommateurs	voie trophique « détritique » (A)			voie trophique « sédimentaire » (B)			voie trophique « récifale » (C)			NT_P moyen	NT_C moyen
		$\delta^{15}N$ (‰)	NT_{PA}	NT_{CA}	$\delta^{15}N$ (‰)	NT_{PB}	NT_{CB}	$\delta^{15}N$ (‰)	NT_{PC}	NT_{CC}		
Invertébrés	**Herbivores**										**1,45 ± 0,38**	**2,22 ± 0,40**
	sous-groupe 1	3,10 à 3,32	1,15 à 1,21	**2,00 à 2,07**	3,04 à 3,64	1,21 à 1,38	**1,82 à 2,00**	2,97	1,28	**2,00**	1,29 ± 0,22	2,04 ± 0,26
	sous-groupe 2				4,17 à 4,64	1,54 à 1,68	**2,16 à 2,29**	4,24	1,65	**2,37**	1,62 ± 0,44	2,4 ± 0,45
	omnivores-détritivores										**1,94 ± 0,36**	**2,75 ± 0,36**
	sous-groupe 1	5,18	1,76	**2,61**	4,77 à 5,13	1,72 à 1,82	**2,33 à 2,44**	4,85	1,83	**2,55**	1,79 ± 0,29	2,60 ± 0,29
	sous-groupe 2	5,39 à 5,91	1,82 à 1,97	**2,67 à 2,83**	5,21 à 6,42	1,85 à 2,20	**2,46 à 2,82**	5,68	2,08	**2,80**	2,00 ± 0,37	2,82 ± 0,37
	carnivores										**2,43 ± 0,30**	**3,20 ± 0,31**
	sous-groupe 1				6,89 à 7,15	2,34 à 2,42	**2,95 à 3,03**	7,02 à 7,07	2,47 à 2,48	**3,19 à 3,20**	2,40 ± 0,30	3,17 ± 0,30
	sous-groupe 2				8,15	2,71	**3,32**				2,71 ± 0,11	3,52 ± 0,11
poissons	**herbivores-détritivores**				5,15 à 6,80	1,83 à 2,31	**2,44 à 2,93**	5,58	2,05	**2,77**	**2,12 ± 0,19**	**2,85 ± 0,26**
	omnivores				6,91	2,35	**2,96**	7,21 à 9,00	2,53 à 3,05	**3,25 à 3,77**	**2,67 ± 0,17**	**3,21 ± 0,16**
	microcarnivores				7,45 à 8,42	2,51 à 2,79	**3,12 à 3,41**	7,49 à 8,86	2,61 à 3,01	**3,33 à 3,73**	**2,75 ± 0,20**	**3,36 ± 0,20**
	macrocarnivores				7,51	2,52	**3,14**	7,96 à 9,48	2,75 à 3,19	**3,47 à 3,91**	**2,84 ± 0,31**	**3,46 ± 0,27**
	corallivores				6,91 à 8,44	2,35 à 2,80	**2,96 à 3,41**	8,09 à 9,34	2,78 à 3,15	**3,50 à 3,87**	**2,81 ± 0,29**	**3,49 ± 0,23**
	zooplanctonophages							7,76 à 9,91	2,69 à 3,32	**3,21 à 4,04**	**3,00 ± 0,23**	**3,53 ± 0,23**
	piscivores							9,10	3,08	**3,80**	**3,08**	**3,80**
Anguilli-formes	**microcarnivores**				6,23 à 7,86	2,15 à 2,63	**2,76 à 3,24**	7,49 à 7,55	2,61 à 2,63	**3,33 à 3,35**	**2,60 ± 0,22**	**3,39 ± 0,23**
	macrocarnivores				7,89 à 8,63	2,64 à 2,85	**3,25 à 3,47**	8,11 à 9,25	3,79 à 3,13	**3,51 à 3,85**	**2,86 ± 0,30**	**3,51 ± 0,26**
	piscivores							9,46 à 10,01	3,19 à 3,35	**3,91 à 4,07**	**3,27 ± 0,21**	**3,79 ± 0,21**

complexifie à un niveau d'observation plus fin. En effet, la pertinence de l'indicateur choisi est aussi fonction de la position trophique caractéristique des espèces analysées (Mancinelli *et al.* 2013). Les niveaux trophiques des poissons récifaux calculés (NT_P et NT_C) ont été comparés à ceux de la littérature (N_{ref}, données Fishbase). Ces derniers sont obtenus à partir de la composition du régime alimentaire ou des proies individuelles de spécimens de poissons de tailles équivalentes à ceux échantillonnés lors de cette étude (Annexe 6.1). Cette comparaison souligne d'abord que la « ligne de base » offrant la valeur de niveau trophique la plus proche du N_{ref} change en fonction du groupe trophique de l'espèce. En effet, les bas niveaux trophiques des herbivores-détritivores (Blenniidae, Acanthuridae) semblent mieux estimés avec le NT_P, tandis que l'évaluation des hauts niveaux trophiques des microcarnivores (Apogonidae), macrocarnivores (Pinguipedidae) et piscivores (Cirrhitidae) est souvent meilleure avec le NT_C (Annexe 6.1). Cette adéquation entre niveaux trophiques (calculé et référence) dépend également des habitudes alimentaires de l'espèce et du réseau trophique auquel elle appartient. L'estimation du niveau trophique des espèces principalement impliquées dans la voie de transfert « sédimentaire » (voie B) est généralement plus juste avec le NT_C pour la plupart des groupes trophiques (omnivores, corallivores, micro- et macrocarnivores), à l'exception des herbivores-détritivores (Annexe 6.1). En revanche, pour les poissons dépendant essentiellement de la voie trophique « récifale » (voie C), l'estimation des niveaux trophiques est plus complexe. Les valeurs des NT calculées sont plus proches des NT_{ref} tantôt avec les producteur primaires (NT_P), tantôt avec les consommateurs primaires (NT_C). Cela dépend du régime alimentaire de l'espèce, puisque pour les poissons à tendances omnivores et zooplanctonophages le NT_P apporte très souvent une meilleure estimation, alors que l'on observe la tendance inverse pour les espèces micro- et macrocarnivores. Mais cela dépend également des spécificités propres à chaque espèce, puisqu'entre espèces d'un même groupe trophique, la référence la plus appropriée n'est pas forcément toujours la même (cas des corallivores) (Annexe 6.1).

L'ensemble de ces observations met donc en évidence la complexité à déterminer le niveau trophique d'un organisme. Au regard des disparités soulignées, il n'est pas pertinent d'appliquer les mêmes paramètres de la formule de calcul du NT (« ligne de base » et facteur d'enrichissement) à tous les consommateurs. Afin d'obtenir une valeur optimale, il apparaît clairement que le choix d'une référence ou d'un facteur d'enrichissement trophique adapté à chaque groupe trophique, voire à chaque espèce, est déterminant. Nous avons vu précédemment que l'utilisation des consommateurs primaires comme organismes de référence

est généralement préférable, limitant ainsi les variations spatiales et temporelles de la « ligne de base » (Cabana et Rasmussen 1996). C'est donc la détermination du facteur d'enrichissement trophique qui pose le plus de difficultés. En effet, ces variations de précision dans le calcul du NT suivant l'organisme de référence choisi reflètent en fait un changement du facteur d'enrichissement en azote se produisant en fonction de la position trophique de l'organisme (Mancinelli *et al.* 2013). Comme déjà mentionné dans le chapitre précédent, cet enrichissement trophique subit une importante variabilité interspécifique et intraspécifique (Barnes *et al.* 2007 ; Caut *et al.* 2009 ; Elsdon *et al.* 2010 ; Wyatt *et al.* 2010 ; Letourneur *et al.* 2013), induite par de nombreux paramètres propres au consommateur (phylogénie, groupe trophique, taille, métabolisme) ou liés directement à l'alimentation (nature, qualité nutritive, composition isotopique). La valeur standard moyenne de 3,4 ‰ n'est donc clairement pas adaptée au calcul du niveau trophique de tous les organismes récifaux étudiés ici.

Cette valeur semble par exemple trop faible pour les organismes récifo-lagonaires de bas niveaux trophiques comme les poissons herbivores. Cela conforte donc les conclusions tirées par Mill *et al.* (2007) sur un fractionnement trophique moyen nettement supérieur à 3,4 ‰ chez les herbivores (variant de 4,30 à 5,70 ‰ pour deux espèces d'Acanthuridae et une espèce de Pomacentridae). Pour les poissons récifaux de plus hauts niveaux trophiques, un enrichissement de 3,4 ‰ semble assez satisfaisant, voire même un peu élevée pour certaines espèces comme le Cirrhitidae piscivore *Paracirrhites forsteri* (Annexe 6.1). Cela conforterait de nouveau le travail de Mill *et al.* (2007) suggérant un fractionnement trophique généralement inférieur chez les carnivores par rapport aux herbivores. Ces différences de fractionnement trophique selon le régime alimentaire sont davantage prises en compte par les auteurs ; Letourneur *et al.* (2013) utilisent par exemple une valeur d'enrichissement trophique différente entre l'herbivore *Stegastes nigricans* (4,6 ‰) et le carnivore *Epinephelus merra* (2,0 ‰).

L'examen des NT des poissons anguilliformes va également dans ce sens. Les niveaux trophiques calculés à partir des consommateurs primaires et d'un enrichissement de 3,4 ‰ (NT_C) correspondent plutôt bien aux valeurs niveaux de référence (NT_{ref}) trouvés dans la littérature. Ils sont parfois légèrement sous-estimés (comme chez *Conger Ls, G. fimbriatus, G. Undulatus*), ce qui pourrait suggérer une valeur du facteur d'enrichissement de ces espèces plus faible. Toutefois, la grande majorité des individus de ces trois espèces ont des tailles plus petites que la taille moyenne généralement admise. Or, cette étude a mis en évidence

l'influence de la taille sur le $\delta^{15}N$ des poissons anguilliformes et donc sur leur niveau trophique. Le facteur taille explique donc très probablement ces écarts de niveaux trophiques observés pour ces trois espèces. Le facteur d'enrichissement trophique en azote moyen de ces prédateurs, estimé à +1,33 ‰ à partir des signatures des proies contenus dans leurs estomacs, serait donc sous-estimé. Compte tenu de l'incidence de ce paramètre sur les conclusions tirées des analyses isotopiques (modèle de mélanges, calculs du niveau trophique, *etc.*), il est primordial que les futurs travaux se concentrent sur cet aspect méthodologique.

Ce sont les organismes de régimes alimentaires mixtes (omnivores) ou spécifiques (corallivores, zooplanctonophages) qui expriment le mieux la complexité d'estimer le niveau trophique d'un organisme dans son écosystème. Non seulement le travail sur leurs NT suggère qu'un facteur d'enrichissement trophique spécifique doit être utilisé pour ces profils alimentaires, mais les comparaisons soulignent également l'importance de l'espèce en elle-même, et de l'ensemble des voies de transfert organiques dont elle dépend. Les résultats suggèrent généralement un enrichissement trophique supérieur à 3,4 ‰ ($NT_{ref} \approx NT_P$) chez les poissons zooplanctonophages, corallivores et omnivores impliquées dans la voie trophique C, tandis que la tendance inverse est observée chez les espèces omnivores et corallivores de la voie trophique B ($NT_{ref} \approx NT_C$ Annexe 6.1). Le degré de complexité dans l'estimation du niveau trophique augmente donc avec la diversité du régime alimentaire de l'espèce (omnivore) ou la multiplicité des voies de transfert de MO dont celle-ci dépend (zooplanctonophages). En effet, les zooplanctonophages récifaux font partie intégrante du réseau trophique « pélagique lagonaire » alimenté par la MOP, mais dépendent également amplement de manière directe ou indirecte de la MO issue de la voie benthique alimenté par des sources de MO appauvries en ^{13}C (turf et certaines *Halimeda*). D'autres modèles de calculs du NT permettant de prendre en compte plusieurs sources (Post 2002) peuvent être utilisés pour résoudre ce type de cas, néanmoins ils restent beaucoup plus complexes à employer.

Bien entendu, toutes ces considérations reposent sur le postulat que les valeurs des niveaux trophiques calculés à partir des contenus stomacaux (données fishbase) soient comparables à celles des calculs issus des analyses isotopiques. Seules quelques études ont tenté de comparer les valeurs obtenues par les deux méthodes et les résultats sont non univoques : une bonne concordance a été trouvée dans certains cas (Kline et Pauly 1998 ;

Mancinelli *et al.* 2013), tandis que des relations faibles ou saisonnière-dépendantes ont été observées dans d'autres travaux (Faye *et al.* 2011 ; Carscallen *et al.* 2012). Cependant, la détermination spécifique du facteur d'enrichissement trophique et une meilleur compréhension de son rôle reste une étape clé pour le calcul du niveau trophique, ainsi que pour l'application optimisée de l'outil isotopique à l'étude des réseaux trophiques en général (Martínez del Rio *et al.* 2009 ; Wolf *et al.* 2009 ; Layman *et al.* 2012).

Il serait donc illusoire de vouloir obtenir l'architecture réelle des réseaux trophiques récifaux-lagonaires de Nouvelle-Calédonie par le biais du seul calcul des niveaux trophiques. Seule une évaluation générale peut être proposée, décrivant la répartition des organismes récifaux sur trois niveaux trophiques dont les limites se chevauchent (Tab. 6.2) :

- aux plus bas niveaux trophiques, les consommateurs primaires (herbivores stricts ou à tendance détritivore) ; NT qui s'échelonnent de 1,5 à 2,2 pour les invertébrés et de 2,1 à 2,9 pour les poissons ;
- à des niveaux trophiques intermédiaires, les omnivores-détritivores ; NT variant de 1,9 à 2,8 pour les invertébrés et de 2,7 à 3,2 chez les poissons ;
- aux niveaux trophiques supérieurs, les consommateurs secondaires et tertiaires (micro- et macrocarnivores, corallivores, zooplanctonophages, piscivores) ; NT les plus étendues, allant de 2,4 à 3,2 pour les invertébrés et de 2,8 à 3,8 chez les poissons.

Deux tendances importantes se dégagent. Premièrement, les invertébrés se placent généralement à des niveaux trophiques légèrement plus bas que les poissons, et ce pour des régimes alimentaires équivalents (herbivores-détritivores, microcarnivores, *etc*.). Cet écart pourrait être expliqué par une exploitation différentielle des ressources nutritives, des différences physiologiques ou résulter de facteurs d'enrichissements trophiques inadaptés et donc de NT mal estimés. Dans les deux cas, des différences fines dans le choix des proies et du métabolisme entre ces organismes très distincts phylogénétiquement peuvent être évoquées. Deuxièmement, les valeurs obtenues pour les organismes récifaux des niveaux trophiques supérieurs chevauchent largement celles des consommateurs omnivores des niveaux intermédiaires. Cela confirme donc la part importante de l'opportunisme alimentaire chez au moins une partie de ces consommateurs.

La place des anguilliformes dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires, et leur positionnement par rapport aux NT de leurs proies, seront plus largement décrits dans la dernière partie de cette discussion (*cf.* VI-3). Mais globalement, ces prédateurs se situent à des niveaux trophiques intermédiaires à supérieurs, avec des valeurs variant de 2,6 à 3,4 pour les espèces microcarnivores, de 2,9 à 3,5 pour les macrocarnivores et atteignant un maximum de

3,3 à 3,8 pour les piscivores. L'hypothèse initiale situant les poissons anguilliformes entre les niveaux III et IV est donc validée pour une majorité des espèces étudiées. Il faudrait mieux connaître l'architecture des réseaux au-delà des poissons anguilliformes pour en estimer la longueur. Toutefois, si on part du postulat que les prédateurs des poissons anguilliformes (serpents marins, petits requins, loches) possèdent eux-mêmes des prédateurs (grands requins principalement), il est probable que ces réseaux atteignent des niveaux trophiques IV à V.
De plus, il est extrêmement difficile de tirer des conclusions précises sur la structure d'un réseau trophique, le devenir des autotrophes, les changements de niveaux trophiques et la spécialisation alimentaire d'une espèce, sans comprendre la variabilité isotopique des sources de MO et des consommateurs dépendant de ces sources (Hyndes *et al.* 2013).

VI-2 Variabilité spatiale et temporelle des réseaux trophiques

VI-2.1 Variations en fonction du site

Dans chaque compartiment

Les signatures isotopiques des compartiments abiotiques et biotiques des écosystèmes récifo-lagonaires varient plus ou moins en fonction de leur localisation dans le lagon calédonien. Ce sont les sources de MO (réservoirs et producteurs primaires) qui révèlent la plus forte variabilité spatiale de leurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. Alors que l'influence du site est relativement claire avec les réservoirs de MO, elle est plus difficile à interpréter chez les producteurs primaires pour qui les caractéristiques intrinsèques (phylogénie, besoins nutritifs) et environnementales (éléments nutritifs ou l'hydrodynamisme) entrent aussi en jeu (Hemminga et Mateo 1996 ; Vizzini et Mazzola 2006b). Cependant, les différences entre sites, marquées chez la MOP, la MOS et la plupart des macrophytes lagonaires, soulignent deux tendances générales le long du gradient côte-large. D'abord, on observe un appauvrissement en ^{13}C et un enrichissement en ^{15}N global des sources de MO situées dans les sites lagonaires les plus au large (récif-barrière). Ce patron résulte des modifications de structure des communautés phytoplanctoniques (biomasse et composition) induites par les fluctuations spatiales de concentrations en éléments nutritifs issus principalement des apports océaniques. Ensuite, les sources de MO côtières montrent aussi des signatures appauvries en ^{13}C et enrichies en ^{15}N. Ce second patron met donc en évidence l'influence des apports

terrigènes sur les signatures isotopiques des sources de MO présentes à la côte, et en particulier sur la MOP (*cf.* III-4.2.c).

L'action conjointe de nombreux facteurs intrinsèques (phylogénie, stade du cycle de vie, taille, sexe, physiologie) et extrinsèques (variations isotopiques des ressources nutritives, habitat, région) sur les préférences alimentaires des consommateurs complexifient l'interprétation des variations de leur position trophique et tend à diminuer les différences liées au site (*cf.* IV-4.3.a). Toutefois, même si les patrons spatiaux des consommateurs ne sont pas toujours directement associables à ceux des sources de MO, ils confirment indirectement les tendances générales. L'appauvrissement en ^{13}C et l'enrichissement en ^{15}N des poissons présents dans les sites côtiers confirme par exemple l'influence des apports terrigènes à la côte. Bien que les poissons anguilliformes soient des prédateurs plutôt sédentaires et donc de bons candidats potentiels pour intégrer et refléter les caractéristiques d'un site, aucune modification significative de leurs signatures en carbone et en azote n'est observé de la côte vers le large.

L'examen des différences de signatures isotopiques à plus fine échelle spatiale est également primordial pour estimer l'importance des spécificités locales dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires. Certains organismes ou compartiments sont par ailleurs plus appropriés que d'autres pour révéler les caractéristiques d'un site. Ainsi, la MOP ne permet pas de mettre en évidence de particularités liées à la zone d'étude, hormis dans le cas du site côtier du Grand Nouméa (*cf.* III-4.2.c). Ce réservoir transitoire, régulièrement renouvelé et homogénéisé par les courants, reflète plutôt les caractéristiques de la colonne d'eau de la côte vers le large à l'échelle du lagon Sud (influence terrigène à la côte *vs.* océanique au large). Au contraire, la MOS, les producteurs primaires et les consommateurs récifaux intègrent davantage les spécificités locales. Au regard des signatures isotopiques de la MOS et des macrophytes, les sites côtiers des zones d'études sont influencés de manière équivalente par les apports terrigènes. Néanmoins, ces apports terrestres semblent être plus largement dispersés dans le Grand Nouméa que dans le Grand Lagon Sud, puisque leur influence est révélée jusqu'aux sites intermédiaires (*cf.* III-4.2.c). De plus grandes quantités d'apports terrigènes dans le Grand Nouméa ou une plus large dispersion de ces apports par les courants dans cette zone lagonaire peuvent expliquer ces différences régionales. Enfin, les signatures isotopiques très différentes de la MOS et de certains organismes (producteurs primaires et invertébrés) du site récif-barrière du Grand Lagon Sud ($\delta^{15}N$ plus fort, $\delta^{13}C$ plus

faible) témoignent de la singularité de ce site du large.

L'importance des modifications des signatures isotopiques en fonction du site n'est donc pas équivalente entre les compartiments écologiques, ni même entre des organismes d'un même compartiment. Souvent, les sources de matière organique révèlent une grande variabilité spatiale de leurs signatures isotopiques, alors que celles des consommateurs récifaux (invertébrés et poissons) diffèrent moins (Hyndes *et al.* 2013). L'influence du paramètre spatial décroit donc le long des réseaux trophiques : elle est majeure sur les producteurs et autres sources de MO à la base de ces réseaux et diminue nettement chez les organismes de plus hauts niveaux trophiques.

A l'échelle des réseaux trophiques

L'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires est globalement conservée d'un site à l'autre (Fig. 6.2). Les organismes récifaux, et notamment les différentes espèces de poissons anguilliformes, restent impliqués dans les mêmes voies de transfert de la MO à l'échelle lagonaire. Cependant, même si la structure générale des réseaux n'est pas modifiée spatialement, l'origine de certains apports de MO alimentant les voies trophiques diverge néanmoins entre la côte et le récif-barrière. Ainsi, comme suspecté précédemment, les réseaux trophiques des sites côtiers sont plus fortement soumis à l'influence des apports terrigènes, tandis que les sites les plus au large sont essentiellement alimentés par des apports marins océaniques.

Les réservoirs de MO sont les compartiments dans lesquels transitent ou sont stockés une grande majorité de ces apports terrestres et marins. Ce sont donc, sans surprise, les réseaux trophiques soutenus par ces sources de MO qui montrent la variabilité spatiale la plus marquée le long du gradient côte-large (Fig. 6.2). La plus forte contribution des apports terrigènes aux sites côtiers se reflète dans les quatre voies trophiques (A à D), pour lesquelles les sources de MO et les organismes qui en dépendent révèlent des signatures généralement appauvries en ^{13}C ou enrichies en ^{15}N (MOP, Turf, Phanérogames, grands crabes, *Conger* Ll). Cette influence terrestre concerne en particulier la voie benthique « sédimentaire » alimentée en grande partie par la MOS (voie B). La position trophique du réservoir sédimentaire des sites côtiers suggère fortement que l'origine de cette MO est en majorité issue de détritus divers et d'éléments particulaires (MOP) étant potentiellement influencés par les apports terrigènes. Les organismes impliqués dans ce réseau benthique reflètent cette influence

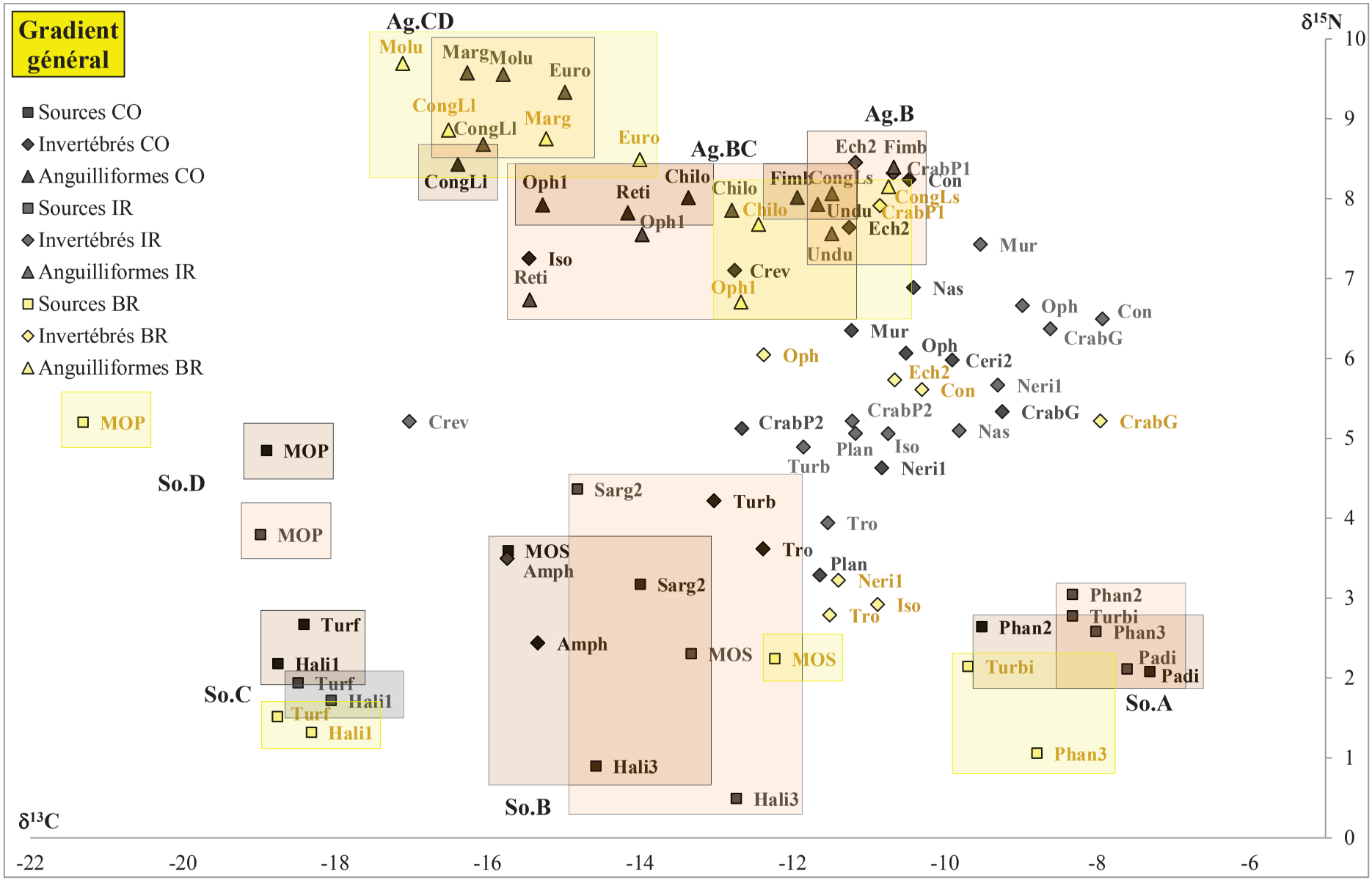


Figure 6.2 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient général côte-large (côte « CO », intermédiaire « IR », barrière « BR »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.

terrestre à la côte. C'est le cas de certains invertébrés récifaux s'alimentant directement ou non de ces ressources nutritives (trocas, turbos, petits crabes omnivores, murex). C'est aussi la tendance observée chez plusieurs espèces d'anguilliformes (*Conger* Ls, *Gymnothorax chilospilus, G. fimbriatus* et Ophichthidae sp1). Les différences spatiales de signatures isotopiques sont bien marquées pour certaines espèces, et notamment chez les Ophichthidae. Ces poissons anguilliformes sont très inféodés au sédiment, de par leur habitat (terriers dans le sédiment) et leur régime alimentaire (annélides polychètes). Ce sont donc de très bons intégrateurs des variations ayant lieu dans ces réseaux benthiques.

L'influence principale des apports marins au récif-barrière est également révélée dans les quatre voies trophiques (A à D), pour lesquelles les sources de MO et les organismes qui en dépendent montrent des signatures généralement plus appauvries en ^{13}C (MOP, turf, phanérogames, ophiures, cônes) (Fig. 6.2). L'influence océanique paraît plus directe dans le cas de la voie « pélagique lagonaire » (voie D), du fait qu'elle est alimentée essentiellement par la MOP. Les signatures isotopiques de certains anguilliformes, comme *Conger* Ll ou *G. moluccensis*, semblent sous l'influence de ces apports en nutriments venus du large au récif-barrière, ce qui suggère une utilisation importante de la voie trophique « pélagique lagonaire » par ces espèces. La voie benthique « sédimentaire » (voie B) montre aussi des apports marins au récif-barrière, dont l'origine est toutefois différente. Aux sites du large, la composition du réservoir sédimentaire paraît être caractérisée par une forte contribution de détritus issus des phanérogames (MOS enrichie en ^{13}C). Au bout de ce réseau, quelques espèces de poissons anguilliformes intègrent cette MO et révèlent cette influence des herbiers à phanérogames. Certaines de ces espèces dépendent principalement de la voie benthique basé sur la MOS (*G. chilospilus* et Ophichthidae sp1), alors que d'autres sont *a priori* plus impliquées dans les voies de transfert benthique « récifale » (voie C) et « pélagique lagonaire» (voie D) (*G. eurostus* et *G. margaritophorus*).

L'examen de la structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient général côte-large met donc en évidence l'importance du réservoir sédimentaire comme source de MO pour les consommateurs. La voie benthique transférant la MOS, elle-même recevant les particules de la MOP par sédimentation, est la principale voie d'intégration des apports terrigènes dans les systèmes récifaux côtiers. Le réservoir sédimentaire a donc un rôle majeur dans la remise en circulation de la MO issue des détritus de phanérogames marines et des particules sédimentées issues de la MOP.

Les réseaux trophiques des sites du Grand Nouméa révèlent les mêmes tendances de la côte au récif-barrière que celles mises en évidence précédemment à l'échelle globale du lagon Sud (Fig. 6.3). Leur structure globale est conservée, mais les réseaux des sites côtiers sont plus fortement alimentés en apports terrigènes que ceux du large, qui sont quant à eux principalement caractérisés par des apports marins. L'influence des apports terrestres semble aussi détectable dans certaines sources de MO et invertébrés du site lagonaire intermédiaire de cette zone. Cependant, le signal isotopique révélé par les poissons anguilliformes n'est pas suffisamment marqué pour en conclure que ces apports terrigènes influencent de manière substantielle les hauts niveaux trophiques.

Dans le Grand Lagon Sud, les mêmes conclusions ressortent de nouveau à la côte et dans le site lagonaire intermédiaire. En revanche, les signatures isotopiques des sources de MO et des invertébrés récoltés dans le site du large se démarquent nettement des autres sites du gradient (Fig. 6.4) : leurs signatures sont globalement plus enrichies en ^{13}C mais surtout beaucoup plus enrichies en ^{15}N de +2,5 à près de 4 ‰ selon la source. Le caractère singulier de ce site évoqué dans les chapitres précédents est donc confirmé. L'influence des apports océaniques y est particulièrement forte et la MO stockée dans le réservoir sédimentaire de ce site semble d'ailleurs majoritairement provenir de la colonne d'eau (MOP). La localisation géographique de ce site pourrait expliquer le fonctionnement différent des réseaux trophiques par rapport à ceux des autres sites échantillonnés. Etant à la fois très éloignée de la côte et proche d'une barrière récifale fragmentée, cette zone lagonaire est soumise à de forts apports en eau venue du large. Le renouvellement permanent de ces eaux leur confère une composition océanique caractéristique, différente des eaux lagonaires du Grand Nouméa. Enfin, la reconstruction des réseaux trophiques permet de pointer du doigt un net décalage structurel : les poissons anguilliformes récoltés à ce site présentent des signatures en azote trop faibles par rapport à leurs proies pour être impliqués dans ces voies de transfert (Fig. 6.4). L'hypothèse la plus probable est que ces poissons viennent d'autres récifs. Ceci suggère que les tricots rayés vivant sur cet îlot chassent des anguilliformes dans des zones récifales avoisinantes, mais également que le platier récifal de cet îlot n'héberge peut-être pas de population significative d'anguilliformes pour des raisons à ce stade non déterminées.

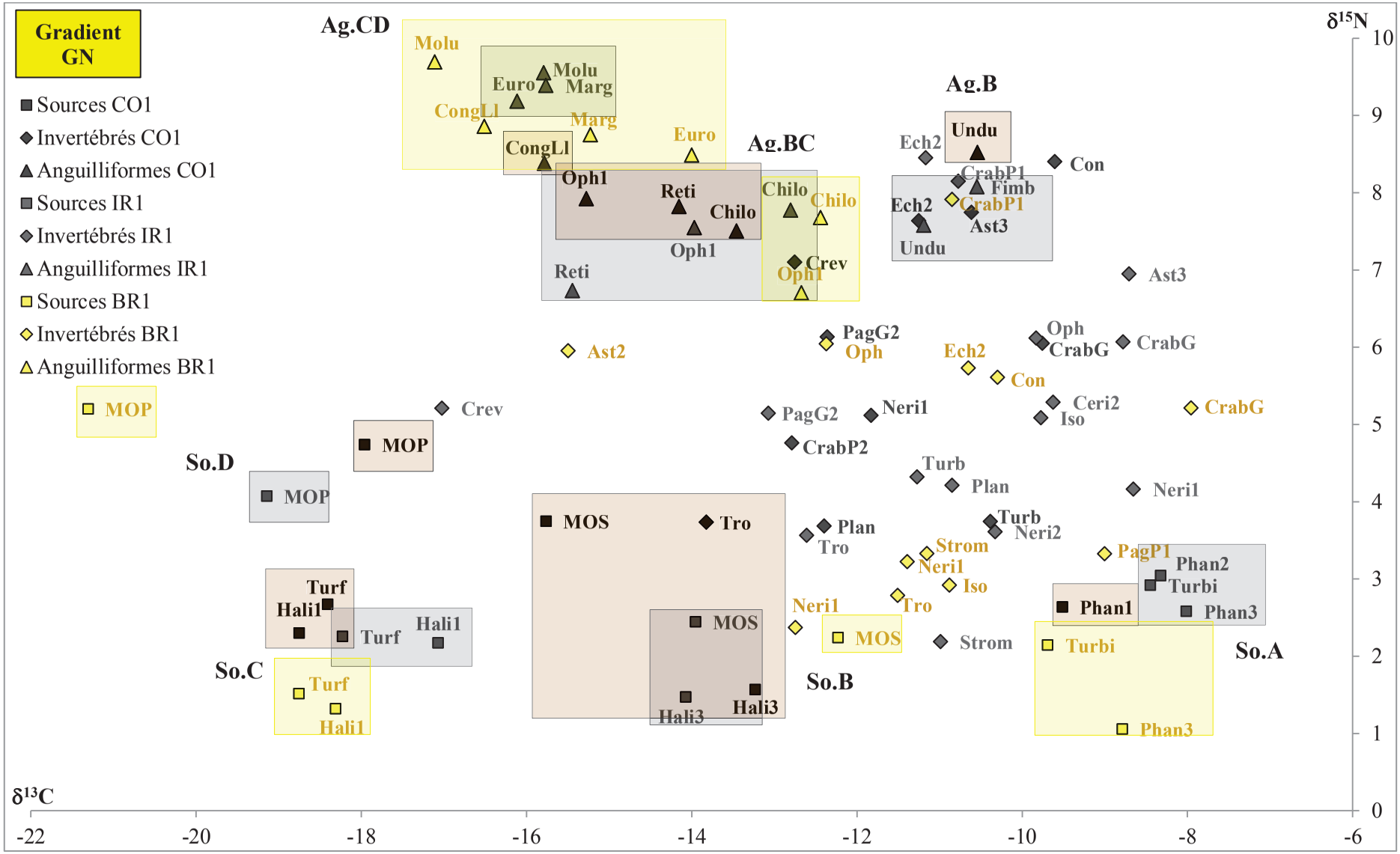


Figure 6.3 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient côte-large du Grand Nouméa (côte « CO1 », intermédiaire « IR1 », barrière « BR1 »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.

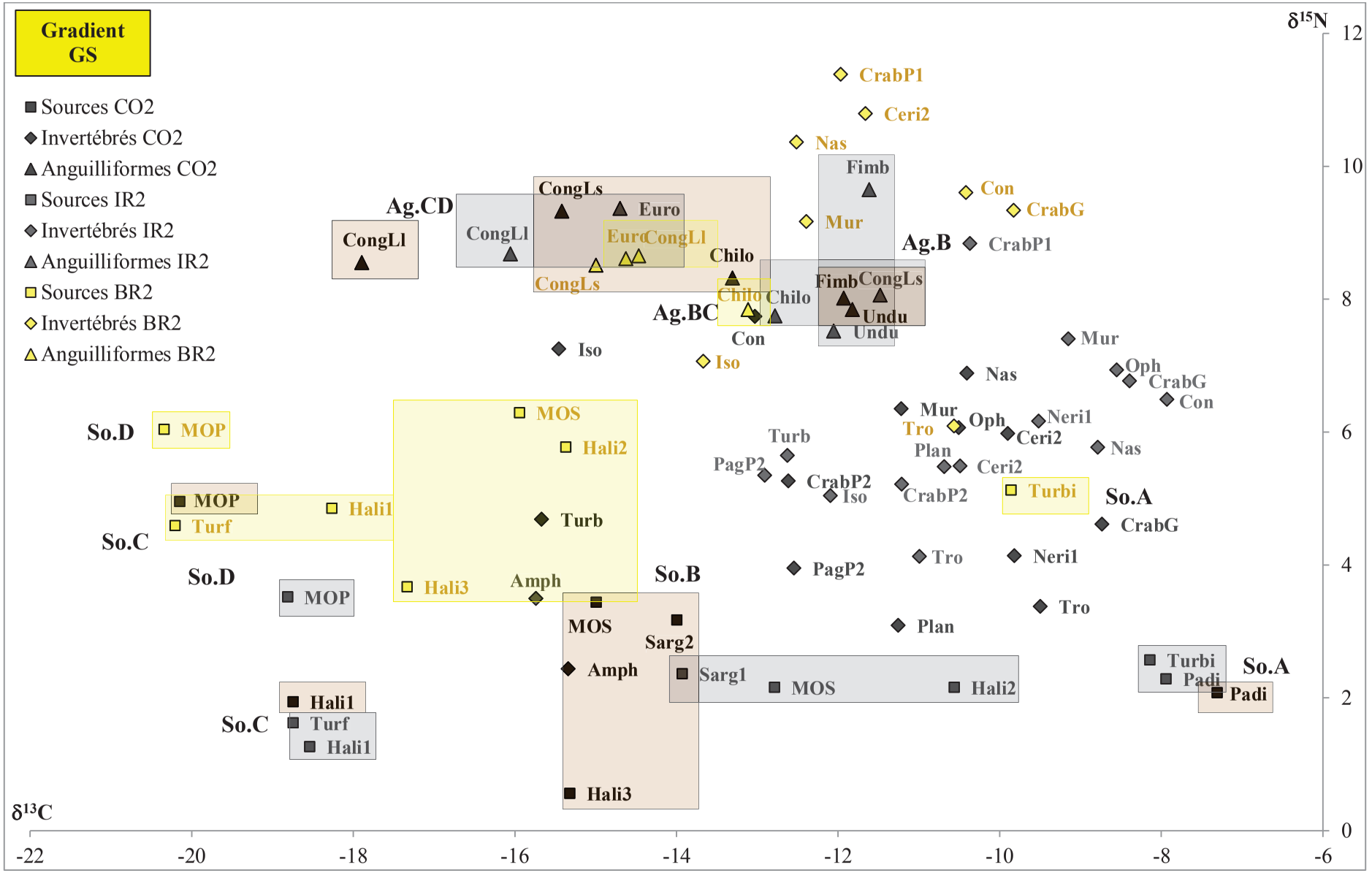


Figure 6.4 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient côte-large du Grand Lagon Sud (côte « CO2 », intermédiaire « IR2 », barrière « BR2 »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.

VI-2.2 Fluctuations en fonction de la saison

Dans chaque compartiment

La saison est un facteur qui influence peu les signatures isotopiques des compartiments des écosystèmes récifaux de Nouvelle-Calédonie. Malgré un léger appauvrissement en ^{13}C à la saison fraîche, pouvant être expliqué par les variations de concentration et de composition saisonnières du phytoplancton, la matière particulaire (MOP) lagonaire semble rester plutôt stable entre les deux saisons (*cf.* III-4.2.c). L'homogénéité caractéristique des eaux oligotrophes du lagon calédonien (Bujan *et al.* 2000), résultant de faibles apports en eaux douces et du rôle prépondérant de l'hydrodynamisme dans la dispersion de celles-ci, est donc réaffirmée à l'échelle saisonnière par les analyses isotopiques. Le réservoir sédimentaire (MOS) quant à lui, est encore plus stable d'une saison à l'autre. Le caractère intégrateur de ce compartiment, mis en évidence dans d'autres milieux (récifs tempérés, Cresson *et al.* 2012), est donc également vérifié dans le cas des récifs coralliens du lagon calédonien.

Les signatures isotopiques des producteurs primaires (Kang *et al.* 1999 ; Frederiksen 2002 ; Vizzini et Mazzola 2003, 2006b ; Fourqurean *et al.* 2007) et des consommateurs (Carlier *et al.* 2007 ; Cresson *et al.* 2012) varient généralement temporellement. Les organismes récifaux étudiés montrent un patron temporel globalement stable, contrastant avec l'hypothèse initiale d'une influence forte de la saison. Les poissons anguilliformes n'ont même révélé aucun changement dans leurs signatures en carbone et en azote entre les saisons chaude et fraîche (*cf.* V-4.2.c).

Certains organismes présentent tout de même des signatures isotopiques légèrement fluctuantes, révélant généralement un enrichissement en ^{15}N à la saison fraîche. Ces modifications saisonnières chez les producteurs primaires sont très probablement induites par des changements environnementaux à cette saison (quantités en éléments nutritifs, salinité, température de l'eau) envers lesquels certaines espèces sont plus sensibles (turf, *Halimeda discoïdea*, *Halodule uninervis*). Quant aux invertébrés, leurs variations temporelles en azote semblent suivre celles des ressources nutritives dont ils dépendent.

Les causes de la variation des signatures en carbone entre les deux saisons sont en revanche plus complexes à déceler. Les quelques producteurs primaires récifaux concernés suivent soit la tendance de la MOP comme le turf (appauvrissement en ^{13}C à la saison fraîche), soit celle de la MOS et des macrophytes (enrichissement en ^{13}C à la saison fraîche). Ce sont les sources

de même profil isotopique, et donc indirectement impliquées dans les mêmes voies trophiques, qui suivent des modifications semblables d'une saison à l'autre. Toutes les fluctuations de signatures en carbones obtenues chez les invertébrés sont en adéquation avec celles observées chez le turf algal et la MOP, même pour des consommateurs s'alimentant *a priori* de macrophytes (*Nerita plicata* et *Tectus niloticus*). Deux hypothèses ont été proposées pour expliquer ces schémas temporels, mettant en avant un changement de ressources nutritives ou la mobilisation de réserves nutritives différentes en fonction des saisons (*cf.* IV-4.3.b). Dans les deux cas, ces modifications restent liées aux facteurs intrinsèques à l'espèce.

A l'échelle des réseaux trophiques

Les facteurs environnementaux varient saisonnièrement (température, ensoleillement, chimie de l'eau, apports d'eau douce, sources de carbone et d'azote assimilables, Wada *et al.* 1975 ; Stephenson *et al.* 1984 ; Cooper et McRoy, 1988 ; Michener et Schell 1994 ; Grice *et al.* 1996 ; Hemminga et Mateo 1996), mais paraissent n'avoir qu'un impact mineur sur les organismes étudiés, et en particulier sur les consommateurs de haut rang trophique comme les poissons anguilliformes. La saison ne modifie pas l'architecture globale des réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie (Fig. 6.5 et 6.6).

Quoique faible, l'influence de la saison est néanmoins un peu plus marquée dans les sites côtiers davantage soumis aux apports terrigènes. En raison d'une plus grande influence terrestre, d'eaux moins profondes et d'un temps de renouvellement des eaux plus long à proximité du rivage, cette diminution de la variabilité temporelle de l'architecture trophique des récifs frangeants à la barrière récifale semble cohérente (Le Borgne *et al.* 2010). Les fluctuations saisonnières de ces apports induisent des modifications de composition des communautés phytoplanctoniques et de la MOP en général. Toutefois, ces fluctuations se manifestent surtout à la base des réseaux trophiques et ne se répercutent pas au niveau des organismes des niveaux trophiques supérieurs. Les réseaux trophiques des sites lagonaires plus éloignés de la côte sont très stables d'une saison à l'autre ; seules les sources de MO du site barrière du Grand Lagon Sud révèlent une grande variabilité temporelle (Fig. 6.6). La comparaison entre les saisons sur ce site n'étant pas possible dans les niveaux trophiques supérieurs (invertébrés non récoltés en saison chaude et poissons anguilliformes provenant d'autres récifs), il est difficile d'extrapoler sur l'effet des modifications des sources de MO sur les autres compartiments de ces réseaux. De par sa position dans le lagon, ce site est très fortement exposé aux variations saisonnières des masses d'eau océanique.

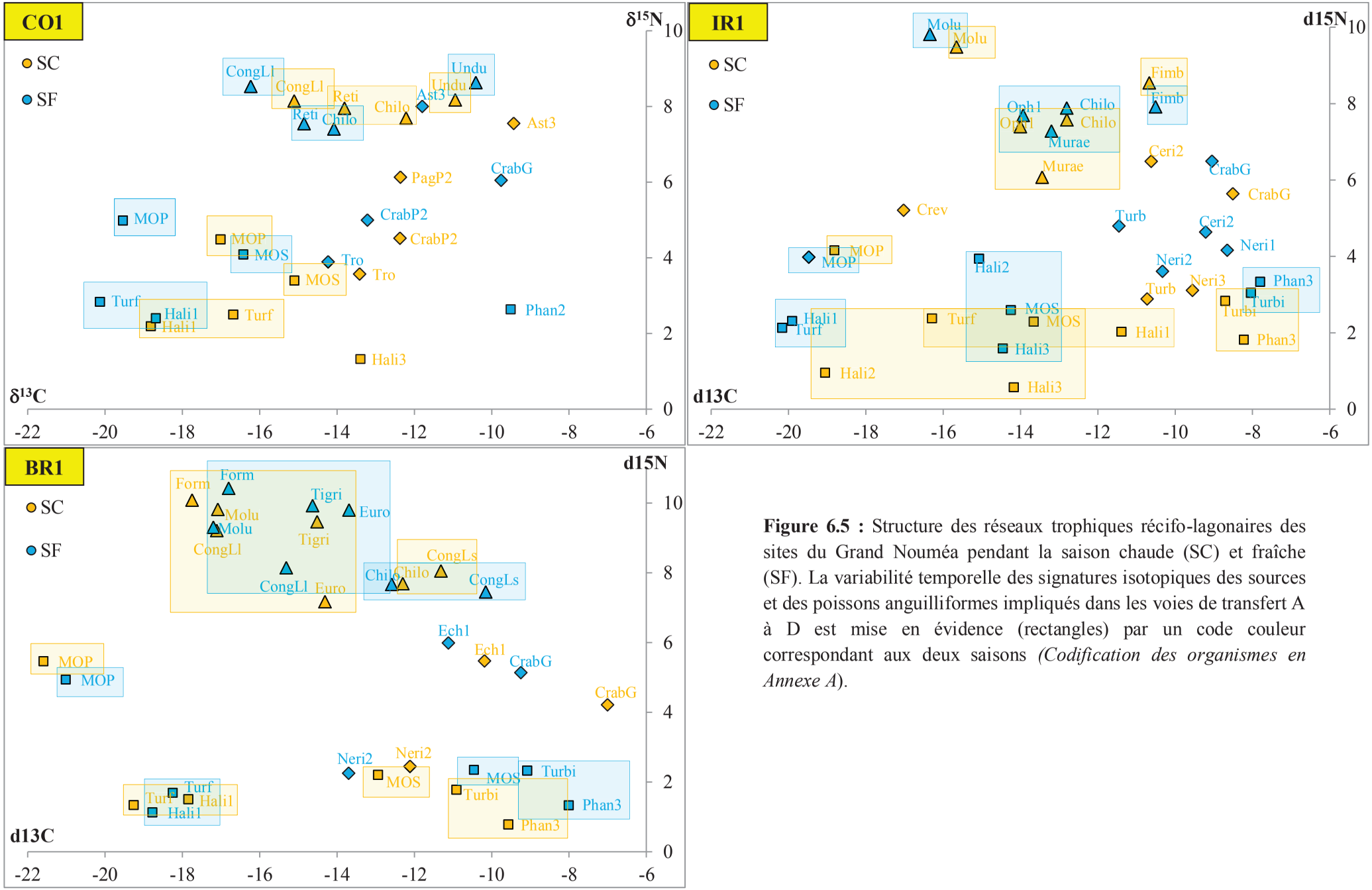


Figure 6.5 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires des sites du Grand Nouméa pendant la saison chaude (SC) et fraîche (SF). La variabilité temporelle des signatures isotopiques des sources et des poissons anguilliformes impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux deux saisons *(Codification des organismes en Annexe A)*.

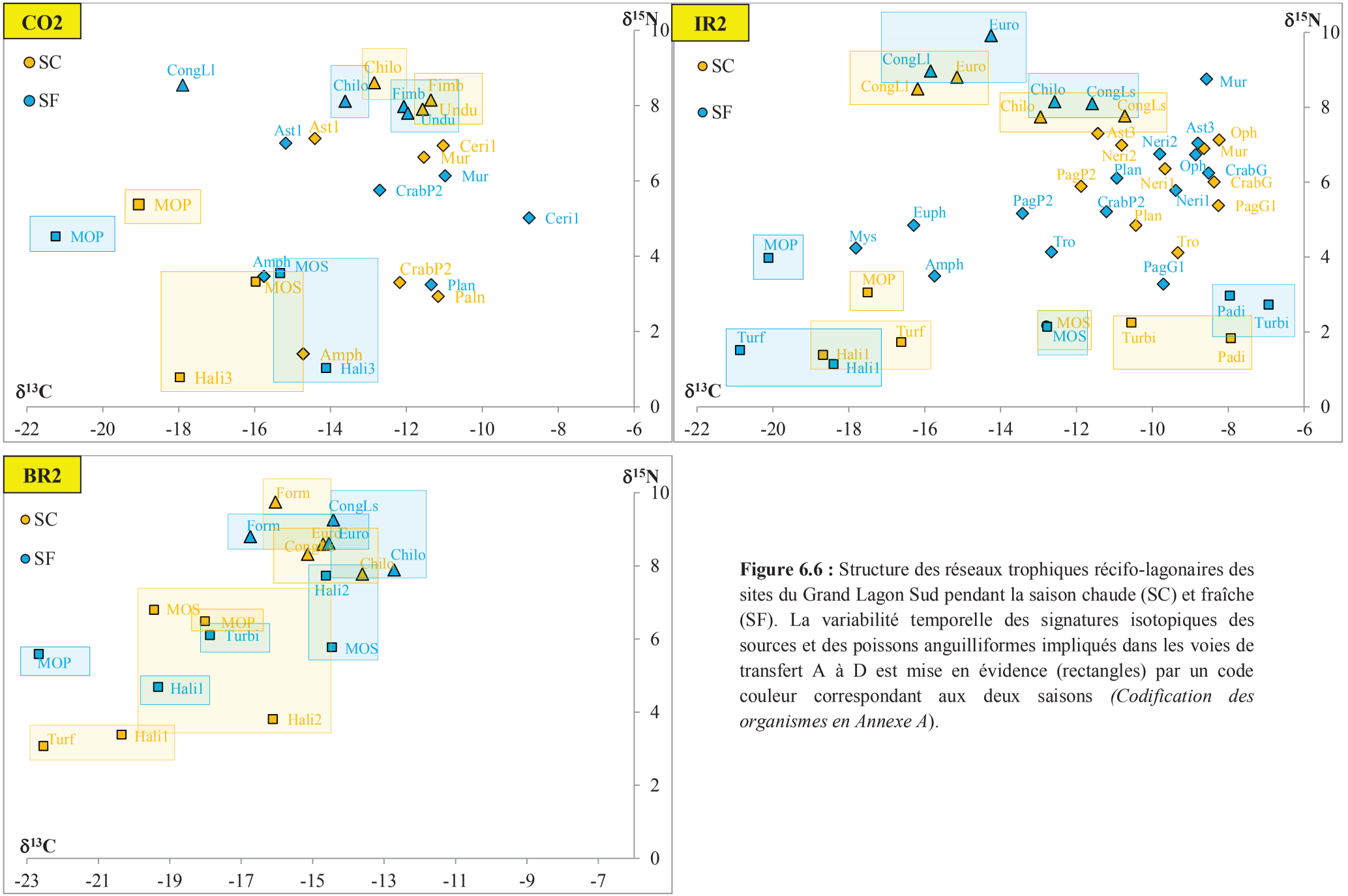


Figure 6.6 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires des sites du Grand Lagon Sud pendant la saison chaude (SC) et fraîche (SF). La variabilité temporelle des signatures isotopiques des sources et des poissons anguilliformes impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux deux saisons *(Codification des organismes en Annexe A*).

VI-3 Place des poissons anguilliformes au sein des écosystèmes récifo-lagonaires

VI-3.1 Statut trophique des différentes espèces

Ce travail conforte certaines grandes caractéristiques écologiques communes à l'ensemble des poissons anguilliformes récifaux : un mode de vie benthique, un comportement cryptique et un régime alimentaire carnivore. Mais l'examen approfondi de leur position trophique dans les réseaux révèle aussi des niveaux trophiques différents et une utilisation des ressources nutritives variable chez les différentes espèces. L'architecture de ces réseaux trophiques souligne à la fois l'implication de ces prédateurs dans des voies de transfert de MO d'origines divergentes, mais également l'interconnexion importante entre ces réseaux. Cette étude met donc surtout en évidence une plus grande complexité du statut trophique de ces poissons qu'attendue.

Des prédateurs de haut rang trophique

Selon leur profil alimentaire, plutôt microcarnivores, macrocarnivores ou à tendances piscivores, les différentes espèces d'anguilliformes occupent un rang trophique plus ou moins élevé entre les niveaux III et IV (Tab. 6.3).

Les anguilliformes microcarnivores rassemblent de petites espèces de Muraenidae (*G. chilospilus*, *G. reticularis* et *Uropterygius* sp2) et l'ensemble des Ophichthidae étudiés (*Muraenichthys* sp. et Ophichthidae sp1) (Tab. 6.3). Ils consomment des proies de petites tailles et de faibles niveaux trophiques, ce qui les place aux plus bas rangs trophiques de ce groupe de prédateurs (NT moyens estimés entre 2,6 et 3,4). Les microcarnivores présentent des régimes alimentaires très diversifiés, composés de petits invertébrés benthiques (crabes, crevettes, isopodes, amphipodes, annélides polychètes) et de petits poissons (Blenniidae, Monacanthidae, petits Acanthuridae). L'étendue de leur gamme de proies explique vraisemblablement leur position trophique dans les réseaux récifo-lagonaires. En effet, ces espèces d'anguilliformes sont impliquées dans plusieurs voies de transfert de la MO récifale que sont les voies benthiques « récifale » (voie C) et « sédimentaire » (voie B) soutenues principalement par le turf et la MOS respectivement. Cette position trophique intermédiaire leur permet donc d'utiliser une grande variété de ressources nutritives et leur confère un rôle de prédateurs plutôt opportunistes. Il existe toutefois des différences notables entre espèces.

Tableau 6.3 : Résumé des caractéristiques trophiques des différentes espèces de poissons anguilliformes.

Espèces	Régime alimentaire	Voies trophiques principales	Groupe trophique attribué	Niveau trophique estimé
Gymnothorax fimbriatus *	macrocarnivores	B	MC1	2,8 à 3,4 (0,3)
Uropterygius macrocephalus	macrocarnivores	B	MC1	2,7 à 3,4
Gymnothorax undulatus *	macrocarnivores	B	MC1	2,6 à 3,3 (0,2)
Muraenichthys sp.	microcarnivores	B & C	mC1	2,1 à 2,8 (0,3)
Gymnothorax chilospilus	microcarnivores	B & C	mC2	2,6 à 3,2 (0,2)
Gymnothorax reticularis	microcarnivores	B & C	mC2	2,6 à 3,3 (0,2)
Uropterygius sp2	microcarnivores	B & C	mC2	2,6 à 3,2
Ophichthidae sp1	microcarnivores	B & C	mC2	2,6 à 3,3 (0,1)
Conger Ls *	macrocarnivores	B & C	MC2	2,8 à 3,4 (0,2)
Gymnothorax albimarginatus *	macrocarnivores	B & C	MC2	2,9 à 3,6 (0,3)
Uropterygius sp1	macrocarnivores	B & C	MC2	2,8 à 3,5
Uropterygius supraforatus	macrocarnivores	B & C	MC2	2,9 à 3,5
Gymnothorax eurostus	macrocarnivores	C & D	MC3	3,1 à 3,8 (0,3)
Gymnothorax margaritophorus	macrocarnivores	C & D	MC3	3,0 à 3,7 (0,3)
Conger Ll *	macrocarnivores	C & D	MC3	3,0 à 3,7 (0,3)
Cirrimaxila formosa	piscivores	C & D	P	3,3 à 4,0 (0,2)
Gymnothorax moluccensis	piscivores	C & D	P	3,3 à 4,1 (0,2)
Gymnothorax pindae	piscivores	C & D	P	3,2 à 3,9 (0,3)
Scuticaria tigrina *	piscivores	C & D	P	3,3 à 4,0 (0,1)

Note : mC : microcarnivore ; MC : macrocarnivore ; P : piscivore.

Sources de MO principales des voies trophiques de transfert : MOS et macroalgues (voie « sédimentaire », B), turf et macroalgues (voie « récifale », C) et MOP (voie « pélagique lagonaire », D).

** Espèces de tailles moyennes (> 800 mm), dont les spécimens récoltés sont tous de petite taille.*

Les Ophichthidae et *G. reticularis* semblent par exemple consommer davantage de petits crabes et moins de petits poissons que *Gymnothorax chilospilus* et *Uropterygius* sp2. Le cas le plus probant est celui du poisson-serpent *Muraenichthys* sp. de niveau trophique très nettement inférieur à celui des autres espèces (NT entre 2,1 et 2,8). Comme cela a été mentionné dans le chapitre précédent, le bas niveau trophique de cette espèce reflète probablement un régime alimentaire principalement composé de petits invertébrés benthiques (crabes, isopodes, polychètes non carnivores), qui pourrait par ailleurs être supplémenté, volontairement ou non, par l'ingestion de détritus organiques lors de la capture des proies présentes à la surface ou dans le sédiment.

Cette étude confirme donc le régime alimentaire des Ophichthidae (Harmelin-Vivien 1979 ; Vaslet *et al.* 2011) et apporte de nouvelles informations sur celui de certaines espèces de Muraenidae très peu connues, telle que *Gymnothorax chilospilus*. Ce travail précise également le statut de microcarnivores des petits individus de l'espèce *G. reticularis*, qui deviennent probablement des macrocarnivores avec l'augmentation en taille. L'importance de la taille des individus et des espèces sur leur régime alimentaire est donc soulignée, puisque la taille restreinte de ces espèces conditionne la catégorie de proies qu'ils consomment.

La plupart des poissons anguilliformes étudiés s'avèrent être des prédateurs macrocarnivores ; il s'agit des Congridae (*Conger* Ll et *Conger* Ls) et d'un grand nombre de Muraenidae des sous-familles Muraeninae (*G. albimarginatus*, *G. eurostus*, *G. fimbriatus, G. margaritophorus* et *G. undulatus*) et Uropterygiinae (*U. macrocephalus*, *U. supraforatus* et *Uropterygius* sp1) (Tab. 6.3). Ils s'alimentent comme les espèces microcarnivores d'invertébrés benthiques et de poissons, mais de tailles cette fois-ci plus importantes et dans des proportions différentes, en faveur d'une plus grande consommation de poissons. Ces prédateurs se placent donc à des niveaux trophiques légèrement supérieurs à ceux des microcarnivores (NT moyens estimés entre 2,9 et 3,5). C'est au sein de ce groupe de prédateurs que les différences interspécifiques de régimes alimentaires sont les plus marquées. Elles peuvent être expliquées une nouvelle fois par l'appartenance de ces espèces à différents réseaux trophiques récifo-lagonaires. Les trois espèces *G. fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus* utilisent principalement la voie benthique « sédimentaire » basée sur la MOS (voie B). Leurs proies sont essentiellement des crabes (les petits crabes *Leptodius sanguineus*, *Pilumnus vespertilio, Thalamita coeruleipes*) et des poissons (jeunes Scaridae, Blenniidae, Monacanthidae, Platycephalidae, certains Apogonidae). Malgré la petite taille des spécimens récoltés chez ces trois espèces, leur consommation de microinvertébrés (isopodes et polychètes) est restreinte.

Certains anguilliformes macrocarnivores (*G. albimarginatus*, *U. supraforatus, Uropterygius* sp1 et *Conger* Ls) dépendent des deux mêmes voies trophiques benthiques que les espèces microcarnivores décrites précédemment (voies B et C). Elles montrent donc un régime alimentaire particulièrement diversifié, proche de celui des microcarnivores dans la nature et l'origine de leurs proies. La part des poissons (Acanthuridae, Blenniidae, Opistognathidae, Scorpaenidae) dans leur alimentation paraît toutefois supérieure, ce qui explique en partie leur niveau trophique plus élevé.

Enfin, d'autres espèces de macrocarnivores appartenant au réseau trophique benthique principal des poissons anguilliformes (voie « récifale » C) exploitent également une part importante de la matière organique issue de la voie trophique « pélagique lagonaire » (voie D). Il s'agit de *G. eurostus* et *G. margaritophorus* et de *Conger* Ll. Ces macrocarnivores semblent avoir le régime alimentaire le moins diversifié, composé essentiellement de poissons (Tetraodontidae et un grand nombre de Pomacentridae), plus rarement de crevettes, et très occasionnellement d'autres types de proies (amphipodes, isopodes, polychètes).

L'approche isotopique confirme donc le régime alimentaire macrocarnivore de *G. eurostus*, *G. fimbriatus* et *G. margaritophorus* (Hiatt et Strasburg 1960 ; Harmelin-Vivien 1979 ; Randall 1985 ; Thollot 1996), tout en précisant leurs préférences alimentaires. De nouvelles informations sur le profil alimentaire de plusieurs espèces de Muraenidae peu étudiées comme *G. albimarginatus*, *U. macrocephalus* et *U. supraforatus* sont délivrées. Par ailleurs, les résultats obtenus réajustent le statut trophique de certains anguilliformes, tels que les congres et *G. undulatus*, initialement classés parmi les piscivores (Harmelin-Vivien 1979 ; Randall 1985 ; Parrish *et al.* 1986 ; Honebrink 1990 ; Thollot 1996). Les poissons constituent en effet une proportion importante des proies de ces espèces. Néanmoins leur régime alimentaire assez diversifié (crabes, crevettes, amphipodes, isopodes) et leurs niveaux trophiques intermédiaires les placent parmi les macrocarnivores. Bien entendu, ces conclusions s'appliquent aux spécimens récoltés dans le cadre de ce travail, dont les tailles sont plutôt petites. Or cette étude a mis en évidence des variations ontogéniques de l'alimentation des poissons anguilliformes, induisant une augmentation de leur niveau trophique au cours de la croissance. Il n'est donc pas exclu que chez certaines espèces, présentant communément des tailles supérieures, les plus grands individus évoluent vers un régime alimentaire à tendance piscivore, en particulier dans le cas de *Conger* Ll et *G. albimarginatus*. Cette hypothèse est d'autant plus probable qu'il a été démontré chez plusieurs espèces de poissons carnivores un changement du régime alimentaire de crustacés vers le necton à mesure que les individus grandissent (Cardinale 2000 ; Hanson et Chouinard 2002). Le necton offre probablement la meilleure qualité nutritionnelle pour les poissons carnivores et est donc favorisé lorsque cela est possible (Kulbicki *et al.* 2005). Par ailleurs, ces changements de régime alimentaire avec la taille vont souvent de pair avec un changement de biotope (Kulbicki *et al.* 2005 ; Greenwood *et al.* 2010), comme cela semble également être le cas des poissons anguilliformes.

Quelques espèces d'anguilliformes révèlent des niveaux trophiques encore supérieurs (NT moyens estimés entre 3,3 et 3,8) : *Cirrimaxilla formosa*, *Gymnothorax moluccensis*, *G. pindae* et *Scuticaria tigrina* (Tab. 6.3). Ce groupe d'espèces présente le régime alimentaire le plus différent et le moins diversifié des anguilliformes. Il se compose essentiellement de poissons et plus faiblement de crevettes. Ces poissons pourraient être des Pomacentridae, Pomacanthidae, Tetraodontidae, Pseudochromidae, Labridae et certains Apogonidae zooplanctonophages). Ce sont donc des prédateurs à fortes tendances piscivores. Ils appartiennent aux mêmes réseaux trophiques que les macrocarnivores s'alimentant en grande proportions de poissons (*Conger* Ll, *G. eurostus* et *G. margaritophorus*), c'est-à-dire la voie de transfert benthique du turf (voie « récifale », C) et la voie « pélagique lagonaire » transférant la MOP (voie D). Il est d'ailleurs probable que ces espèces impliquées dans la voie trophique « pélagique lagonaire » consomment également des céphalopodes, puisque ces proies appartiennent *a priori* principalement à ce type de réseaux (Renones *et al.* 2002). Le facteur taille ne peut pas expliquer cette fois-ci un plus haut niveau trophique chez ces espèces, puisque, à l'exception de *Scuticaria tigrina*, elles sont toutes considérées comme étant de petites espèces. D'autres facteurs que la taille semblent inférer sur le régime alimentaire et le niveau trophique des différentes espèces de poissons anguilliformes. Puisque ces dissemblances entre espèces semblent être guidées au moins en partie par leur appartenance à des réseaux trophiques distincts, il semble pertinent d'examiner et de mieux comprendre le rôle que joue l'habitat sur leur statut trophique.

Une utilisation complexe des microhabitats récifo-lagonaires

Une étude menée par Brischoux *et al.* (2011) a séparé les poissons anguilliformes selon leur habitat, distinguant les espèces plutôt associées à des substrats durs (*G. chilospilus, G. fimbriatus* et *G. pindae*) de celles vivant davantage sur les substrats meubles (*Conger* Ll et G. *moluccensis*). A partir des analyses isotopiques réalisées sur ces différentes espèces, la valeur de $\delta^{13}C$ moyenne de -15,50 ± 1,40 ‰ a été proposée pour marquer la transition entre ces deux types d'habitats. Ainsi, l'hypothèse d'une dichotomie isotopique entre les poissons anguilliformes, induite par leur habitat, a été formulée : les espèces de fonds durs présenteraient des valeurs de $\delta^{13}C$ plus élevées que celles des fonds meubles. Mais une étude ultérieure, destinée à mieux comprendre le déterminisme de l'habitat sur la structure de ces communautés, suggère une relation beaucoup plus complexe entre les signatures en carbone de ces prédateurs et leur milieu de vie (Fauvel *et al.,* en préparation). Ce dernier travail remet en question la séparation nette des poissons anguilliformes en deux habitats distincts (substrat dur et substrat meubles).

Notre étude semble également aller dans le sens d'une utilisation complexe des micro-habitats récifo-lagonaires par les poissons anguilliformes. En effet, la correspondance entre le milieu de vie supposé du prédateur et les réseaux trophiques dont il dépend n'est pas toujours nette. Certaines espèces comme les Ophichthidae, ont des signatures en carbone caractéristiques de leur milieu de vie. Ces anguilliformes sont majoritairement dépendant de la voie de transfert de la MOS, ce qui n'est pas surprenant compte tenu de leur forte affinité pour les fonds meubles, d'où ils tirent une grande partie de leur alimentation (isopodes, polychètes, crustacés, Allen *et al.* 2003 ; Araujo *et al.* 2009) et dans lequel ils trouvent refuge (formations de terriers, Randall 2005). Or, des espèces habitant *a priori* des milieux de substrat durs tels que les platiers récifaux, et décrites comme utilisant les rochers, les décombres et les débris comme lieux de refuge (*G. chilospilus* et *G. undulatus*, Ali et Wagner 1975 ; Randall 1985 ; Kuiter et Tonozuka 2001 ; Mundy 2005), dépendent également en grande partie de ce réseau benthique. D'autres espèces, supposées vivre dans les deux types de milieux (*Conger* spp., *G. moluccensis*, *S. tigrina*, Myers 1991), appartiennent à des voies de transfert de la MO benthique « récifale » et « pélagique lagonaire » issues respectivement du turf algal et de la MOP, qui sont à première vue typiquement associées aux habitats de substrat dur (pinacles coralliens, platiers récifaux). Ceci peut impliquer que ces espèces sont moins sédentaires qu'imaginé.

Si la niche trophique des poissons anguilliformes concorde avec leur habitat, alors la nature des proies chassées par ces prédateurs peut être un élément de réponse dans la détermination de leur habitat. Comme cela a déjà été mentionné, les annélides polychètes sont généralement associées aux sédiments meubles et sont principalement consommées par des espèces de fonds meubles, comme les Ophichthidae (Kulbicki *et al.* 2005). Le necton quant à lui, constitue généralement la nourriture principale des espèces carnivores exploitant une plus large gamme d'habitats. Cette hypothèse correspond assez bien au profil de certains anguilliformes (*S. tigrina* et *Conger* spp.) consommant en grande majorité des poissons et qui semblent utiliser divers habitats (sable, rochers, terrasses coralliennes, platiers coralliens, herbiers peu profonds, estuaires). A l'inverse, les crustacés composent un élément majeur du régime alimentaire des espèces de fonds meubles ou récifaux dont l'habitat est plus restreint. La plupart des espèces microcarnivores (*G. chilospilus, G. reticularis*) ou macrocarnivores consommatrices de crustacés (*G. fimbriatus*, *U. macrocephalus*) pourraient correspondre à ce profil.

L'ensemble de ces observations souligne donc la nécessité d'identifier plus précisément les habitats des différentes espèces de poissons anguilliformes. Dans le cas présent, il est très probable que certaines espèces utilisent des milieux distincts abritant des proies différentes et que d'autres exploitent des milieux communs tout en ciblant des proies différentes afin de limiter la compétition interspécifique. Les anguilliformes supposés vivre dans la matrice corallienne ou trouver refuge sous les rochers, les décombres et les débris (*G. chilospilus*), dépendant des mêmes réseaux trophiques que des espèces vivant dans le sédiment (Ophichthidae), il apparaît donc nettement que les micro-habitats récifaux sont fortement interconnectés. Ce constat est d'autant plus applicable aux poissons anguilliformes dont le mode de vie benthique induit une importante dépendance aux sources de MO issues des matrices sédimentaire et corallienne.

L'étude des niches trophiques revêt une importance considérable pour évaluer les redondances et les complémentarités alimentaires entre espèces (Burkepile et Hay 2008, 2011). L'examen des niches isotopiques, intégrant à la fois une dimension relative à l'alimentation et une dimension relative à l'habitat, peut apporter des éléments de réponse concernant cette adéquation habitat/alimentation (Newsome *et al*. 2007). Il convient tout de même de rester prudent quant à l'utilisation des niches isotopiques comme une approximation de la niche trophique, voire même de la niche écologique, telle qu'elle a été proposée (Bearhop *et al.* 2004 ; Newsome *et al.* 2007 ; Rodriguez et Herrera 2013).
Deux indices ont été utilisés pour estimer les niches isotopiques des poissons anguilliformes (*cf.* II-5.2.c). L'aire de l'ellipse standard (SEAc) apporte une mesure plus globale de la largeur des niches (*cf.* II-5.2.c), prenant en compte l'effectif de la population, et informe sur le fonctionnement moyen de chaque groupe. L'aire totale (AT) quant à elle apporte une indication quantitative sur la diversité trophique à l'échelle d'une communauté et entre groupes trophiques (Layman *et al.* 2007) et informe sur l'étendue de la diversité trophique individuelle des organismes (Layman *et al.* 2012).

Les niches isotopiques des six groupes trophiques déterminés à partir de leurs régimes alimentaires et de leurs voies trophiques principales (*cf.* Tab. 6.3) ont été comparées (Annexe 6.2). Toute d'abord, l'analyse des ellipses standards révèle que leurs surfaces diffèrent entre les groupes trophiques ; les aires des ellipses des anguilliformes microcarnivores 1 (2,5 ‰²), des microcarnivores 2 (2,3 ‰²) et des macrocarnivores 1 (2,2 ‰²) sont inférieures à celles des

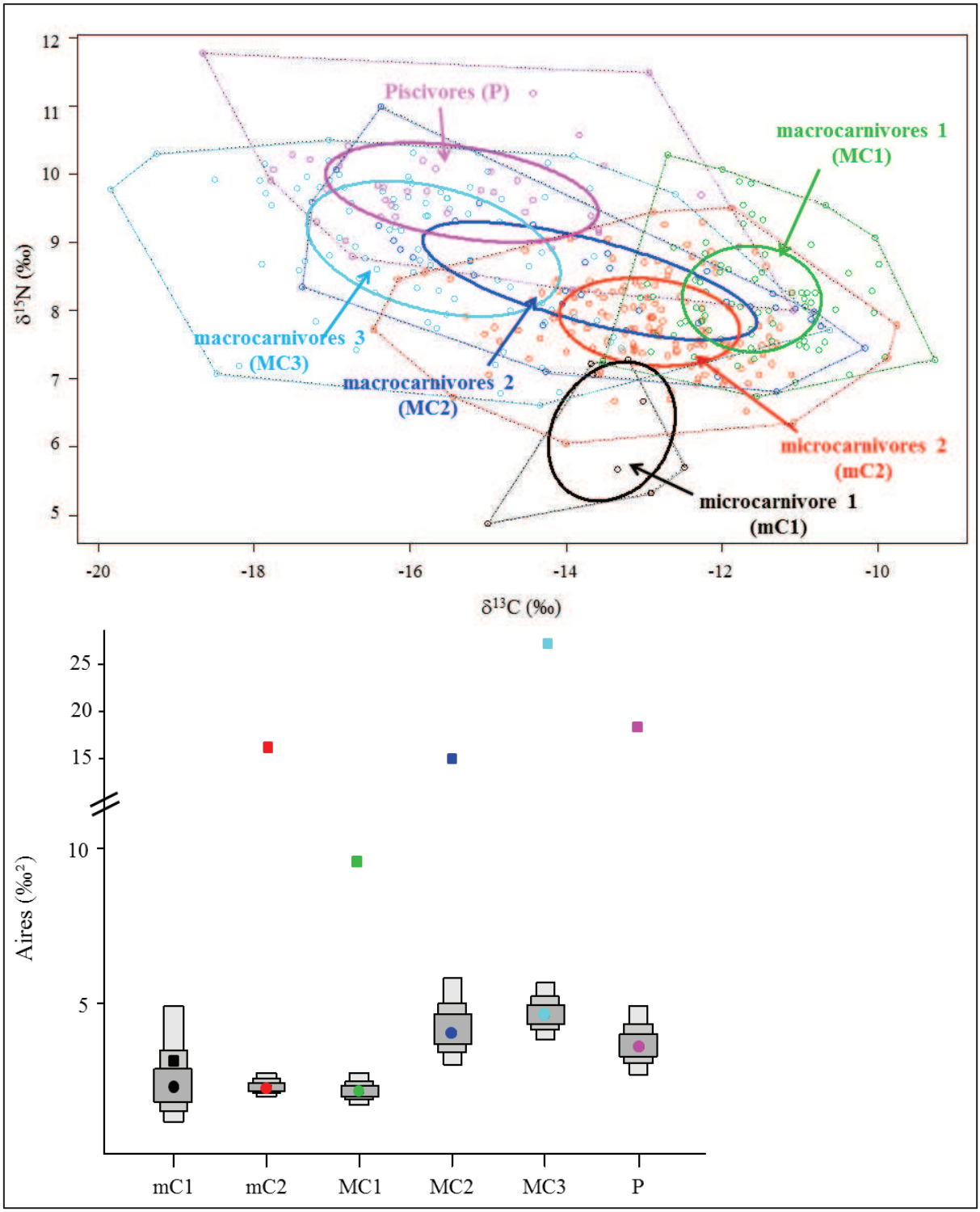


Figure 6.7 : Représentation des différents groupes trophiques dans l'espace isotopique $\delta^{13}C - \delta^{15}N$ (en haut) et des aires associées à chaque surface (en bas). Dans le graphique du haut sont représentées les surfaces totales (AT, trait pointillé) couvertes par chaque groupe et l'ellipse standard (SEAc, trait plein). Dans le graphique du bas sont représentés l'aire totale (AT) associée à chaque groupe (carrés) et les intervalles de crédibilité des probabilités à 95, 75 et 50 % associés à l'aire de l'ellipse standard (points et boxplot).

espèces macrocarnivores 2 (4,2 ‰²), des macrocarnivores 3 (4,7 ‰²) et des piscivores (3,7 ‰²) (Fig. 6.7). Ces observations suggèrent une niche trophique globale plus large chez les anguilliformes macrocarnivores 2 et 3 (*Conger* spp., *G. albimarginatus* et *U. supraforatus*) et piscivores (*C. formosa, G. moluccensis* et *S. tigrina*), et peut-être une utilisation d'habitats plus diversifiés. A l'inverse, les microcarnivores (*G. chilospilus*, *G. reticularis, Muraenichthys* sp.) et macrocarnivores 1 (*G. fimbriatus*, *G. undulatus*, *U. macrocephalus*) couvrent une niche trophique plus restreinte, et utilisent peut-être des habitats récifo-lagonaires plus limités. Ces résultats semblent donc suivre les hypothèses formulées précédemment, proposant une plus large exploitation des habitats récifaux par les espèces consommant principalement des poissons et à l'inverse une utilisation plus restreinte des milieux par les espèces se nourrissant préférentiellement de crustacés et autres microinvertébrés.

La comparaison de l'aire totale (AT) et de l'ellipse standard (SEAc) des groupes trophiques (rapport SEAc/TA, Annexe 6.2) soutient la proposition d'une niche isotopique restreinte de l'Ophichthidae *Muraenichthys* sp. (microcarnivore 1), dont la surface de l'aire totale (3,1 ‰²) est très proche de celle de son ellipse standard (2,5 ‰², Fig. 6.7). Les autres groupes trophiques, composés chacun de plusieurs espèces différentes, présentent au regard de la surface de leurs aires totales une plus grande diversité trophique. Ainsi, la surface de l'aire totale d'occupation des macrocarnivores 1 (9,8 ‰²) représente environ 4,5 fois la surface de leur ellipse standard. Bien qu'une alimentation globale semble être plutôt commune à ces anguilliformes, une variabilité interspécifique ou intraspécifique de la niche trophique et probablement de l'habitat est aussi soulignée au sein de cette communauté. Cette variabilité est encore plus prononcée dans les autres groupes trophiques, avec des surfaces de l'aire totale d'occupation représentant de 3,5 à près de 7 fois la surface de leurs ellipses (Annexe 6.2). Compte tenu de la diversité importante de leurs niches isotopiques, les différents groupes trophiques de poissons anguilliformes occupent très probablement des niches trophiques ou des espaces communs.

Les pourcentages de recouvrement des niches isotopiques (*cf.* II-5.2.c) obtenus mettent en évidence la compétition entre les différents groupes trophiques, mais également la singularité de certains anguilliformes (Annexe 6.3). La niche isotopique de l'Ophichthidae *Muraenichthys* sp. (microcarnivore 1) est clairement à part, ne recouvrant aucune autre niche isotopique (Annexe 6.3). Ce résultat confirme définitivement la particularité du régime

alimentaire de cette espèce qui cible très probablement d'autres proies que celles chassées par les autres microcarnivores vivant dans le même milieu. De même, les niches isotopiques des microcarnivores 2 et des macrocarnivores 1 ne recoupent pas celles des macrocarnivores 3 et des piscivores. Ces communautés, n'occupant globalement pas les mêmes niches trophiques, et vivant peut-être dans des micro-habitats récifaux différents, n'entrent donc *a priori* que très rarement en compétition.

En revanche, les niches isotopiques des microcarnivores 2 et macrocarnivores 1 se recouvrent respectivement de 19 % et 18 % (Annexe 6.3) ; une part non négligeable de leurs niches trophiques est donc partagée et certains de leurs habitats sont probablement communs. Les niches isotopiques des macrocarnivores 3 et des piscivores se recouvrent davantage (36 et 29 % respectivement, Annexe 6.3), ce qui suggère une compétition assez forte entre ces anguilliformes. Ces espèces ont sans doute une quantité importante de proies en commun et exploitent également vraisemblablement les mêmes milieux récifaux. Enfin, les macrocarnivores 2 sont le groupe trophique présentant les plus importants recouvrements. Sa niche trophique moyenne plutôt large recouvre celles de tous les autres groupes trophiques, à l'exception du microcarnivore *Muraenichthys* sp. (pourcentages en Annexe 6.3). La grande diversité trophique au sein de cette communauté, à relier très probablement à l'exploitation d'une vaste gamme d'habitats et à un comportement très opportuniste de la majorité de ces espèces, suggère une forte compétition avec les autres groupes de poissons anguilliformes. L'ensemble de ces résultats, à prendre avec précautions, reste bien évidemment trop général pour tirer des conclusions précises sur la niche écologique de chaque espèce étudiée. Il serait donc intéressant à l'avenir de détailler les niches isotopiques respectives de chaque espèce, afin d'estimer la largeur et la variabilité intraspécifique de leur niche trophique. Cela permettrait également d'évaluer le degré de compétition potentielle entre les différentes espèces, ainsi qu'avec d'autres espèces dominantes des récifs coralliens (*G. javanicus*, *G. meleagris*, *G. flavimarginatus*).

VI-3.2 Rôle des anguilliformes dans les écosystèmes coralliens

Comportement et rôle de ces prédateurs

Les poissons anguilliformes sont des prédateurs cryptiques. Cachés dans les anfractuosités du corail ou dans le sédiment, ils sont le plus souvent très difficiles à observer dans leur milieu naturel. Leurs habitudes et leur comportement de chasse restent donc encore peu connus.

Leurs caractéristiques propres (morphologie, mode de vie, *etc.*) les rendent parfaitement adaptés pour chasser la cryptofaune évoluant à l'intérieur même du réseau cavitaire (Harmelin-Vivien 1979). Ces prédateurs chassent probablement à l'affût, attendant qu'une proie appropriée passe à leur portée pour s'en saisir (Vivien 1973 ; Hobson 1974 ; Harmelin-Vivien 1979), ou cherchent activement de jour comme de nuit des proies sorties de leur abri (Abrams et Schein 1986).

Kulbicki *et al.* (2005) ont testé l'influence de divers paramètres, dont le mode de vie cryptique, sur l'alimentation des poissons carnivores de Nouvelle-Calédonie. Les auteurs soulignent tout d'abord l'importance du necton dans l'alimentation des espèces cryptiques par rapports aux autres poissons carnivores. Ces prédateurs, utilisant une technique de chasse par embuscade, semblent plus efficaces ou plus spécialisées dans l'obtention de ce type de proies mobiles (Kulbicki *et al.* 2005). En effet, la vitesse initiale induite par une telle méthode peut s'avérer plus importante qu'une vitesse soutenue lors d'une poursuite, ce qui s'avère bénéfique en termes d'énergie pour capturer ce genre de proies (Domenci et Blake 1997). Mais cette étude souligne également que les préférences alimentaires des espèces cryptiques dépendent de leur discrétion et de leur habitat. Ainsi, plus les espèces sont cryptiques, plus elles se spécialisent dans la capture de crustacés. De même, la consommation de proies difficiles d'accès tels que les annélides polychètes augmente significativement chez les petites espèces carnivores, qui vivent généralement sur des habitats restreints de fonds meubles et sont plutôt actives de nuit (Kulbicki *et al.* 2005). Ces informations faisant le parallèle entre le régime alimentaire, le mode de vie et l'habitat des poissons carnivores concorde avec les hypothèses développées précédemment sur la niche écologique des poissons anguilliformes. Un mode de vie très cryptique pourrait expliquer la niche isotopique moyenne plus réduite chez les microcarnivores (Ophichthidae et *G. chilospilus*) et certains macrocarnivores consommateurs de crustacés (*G. fimbriatus*, *G. undulatus* et *U. macrocephalus*) utilisant à la fois fonds meubles et durs. A l'inverse, un comportement moins discret pourrait expliquer la forte consommation de necton et l'utilisation d'habitats récifo-lagonaires plus diversifiés par les espèces piscivores (*G. moluccensis*, *C. formosa*, *S. tigrina*) et macrocarnivores (*Conger* spp., *G. albimarginatus, G. eurostus*).

Une étude réalisée sur des poissons anguilliformes de Méditerranée (*Conger conger* et *Muraena helena*) qualifiait déjà ces poissons de macrocarnivores à tendances piscivores

(Pinnegar et Polunin 2000). Ces auteurs plaçaient donc ces prédateurs à un niveau trophique légèrement inférieur au niveau IV. Notre travail confirme le statut de prédateur de haut rang trophique des poissons anguilliformes, tout en soulignant une gamme de niveaux trophiques couverte plus large qu'attendue. Que leur niche écologique soit large ou restreinte, ces poissons présentent des régimes alimentaires assez opportunistes, composés de types de proies très variés (microcarnivores) ou de quelques catégories de proies très diversifiées (les piscivores).

Une étude récente présente les murènes (notamment la murène géante, *Gymnothorax javanicus*) comme des espèces rares des récifs coralliens, d'une importance fonctionnelle majeure pour la conservation de la biodiversité (Mouillot *et al.* 2013). Ces grands prédateurs benthiques nocturnes et sédentaires, joueraient selon cette étude le rôle de charognards des mers et faciliteraient ainsi le recyclage de la matière organique. Ils assureraient des fonctions écologiques très vulnérables de par leurs traits biologiques, que peu d'autres prédateurs marins peuvent assumer. Au regard des informations récoltées dans la littérature et surtout des résultats obtenus dans notre étude, certaines des hypothèses sur le rôle des poissons anguilliformes semble devoir être reconsidérées. Tout d'abord, ces poissons ne font manifestement pas partie des espèces rares des récifs coralliens, bien que leur mode de vie cryptique induise encore aujourd'hui une nette sous-estimation de leur abondance et de leur diversité. De plus, ces prédateurs semblent plutôt avoir un comportement de chasse à l'affut qui induit la capture de proies vivantes et non de cadavres, ou en de rares occasions. En revanche, les poissons anguilliformes pourraient être, au même titre que d'autres prédateurs, des organismes « nettoyeurs » des écosystèmes, en chassant en particulier les organismes blessées ou malades (Hobson 1968). Ceci rejoint finalement l'hypothèse d'un rôle fonctionnel majeur proposée par Mouillot *et al. (*2013).

Par ailleurs, plusieurs travaux ont récemment souligné la vulnérabilité des espèces cryptiques face à la perte continue des habitats complexes dans lesquels elles trouvent refuge (Alvarez-Filip *et al.* 2009, 2011a, b, c ; Graham *et al.* 2011). Ce constat appuie donc également les conclusions tirées par Mouillot *et al. (*2013) sur la nécessité d'envisager autrement la biodiversité en général et les stratégies de conservation employées en particulier ; la protection doit être déplacée au-delà de la biodiversité en soi et au-delà des espèces emblématiques, charismatiques ou phylogénétiquement distinctes, en mettant l'accent sur la protection des espèces tel que les poissons anguilliformes qui supportent les rôles fonctionnels irremplaçables et les services associés.

Prédation des poissons anguilliformes

Les poissons anguilliformes sont eux-mêmes les proies de prédateurs de très hauts rangs trophiques, appelés top- ou apex-prédateurs. En Nouvelle-Calédonie, ces poissons sont assurément consommés par plusieurs espèces de serpents marins, comme *Aipysurus duboisii*, *Hydrophis coggeri*, *H. spiralis*, et surtout les deux tricots rayés *Laticauda saintgironsi* et *L. laticaudata* (Wall 1921 ; Ineich et Laboute 2002). Certains grands poissons carnivores tels que les Serranidae, Lutjanidae, Lethrinidae et plus occasionnellement les requins (Carcharhinidae), sont probablement également à ajouter à la liste de leurs prédateurs potentiels. L'examen des signatures isotopiques de ces prédateurs confirment leur intégration dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires incluant les poissons anguilliformes (Fig. 6.8).

Les deux espèces de tricots rayés présentent des valeurs moyennes de $\delta^{15}N$ comparables (~ 10,35 ‰, Brischoux *et al.* 2011), ce qui les place à un niveau trophique estimé entre 3,4 et 4,1, légèrement supérieur à celui des poissons anguilliformes piscivores. En revanche, *L. laticaudata* montre une valeur de $\delta^{13}C$ moyenne plus faible que *L. saintgironsi* (LL : -14,78 ± 1,55 ‰, LS : -12,60 ± 1,18 ‰, Brischoux *et al.* 2011 - Fig. 6.8). *L. saintgironsi* est un prédateur relativement « spécialisé », dont le régime alimentaire est composé à 46 % de *G. chilospilus* (Brischoux *et al.* 2007b). Ses signatures isotopiques, le positionnant dans les mêmes réseaux trophiques que *G. chilospilus* ou *Conger* Ls concordent donc avec les analyses de contenus stomacaux. En comparaison, *L. laticaudata* est plus « généraliste », puisqu'il consomme plusieurs espèces d'anguilliformes majeures et qu'aucune n'est vraiment dominante (Brischoux *et al.* 2007b). Les signatures isotopiques obtenues confirment également les analyses des contenus stomacaux, en impliquant ce prédateur dans les mêmes réseaux trophiques que deux des anguilliformes principaux de son alimentation (*G. albimarginatus* et *Conger Ll,* Brischoux *et al.* 2007b).

Parmi les poissons carnivores ciblés, certains sont des prédateurs potentiels des poissons anguilliformes (Fig. 6.8). Des espèces de Serranidae (*Cephalopholis sonnerati*, *Plectropomus maculatus, P. leopardus*), et de grands individus de Lethrinidae (*Lethrinus lentjan* et *L. miniatus*) et de Lutjanidae (*Lutjanus vitta*), aux niveaux trophiques équivalents à ceux des tricots rayés, consomment peut-être des anguilliformes macrocarnivores ou piscivores tels que *G. eurostus*, *G. moluccensis* ou encore *Conger* Ll. De même, quelques Serranidae (*Epinephelus howlandi* et *E. merra*) et Lethrinidae (*Lethrinus atkinsoni* et *L.*

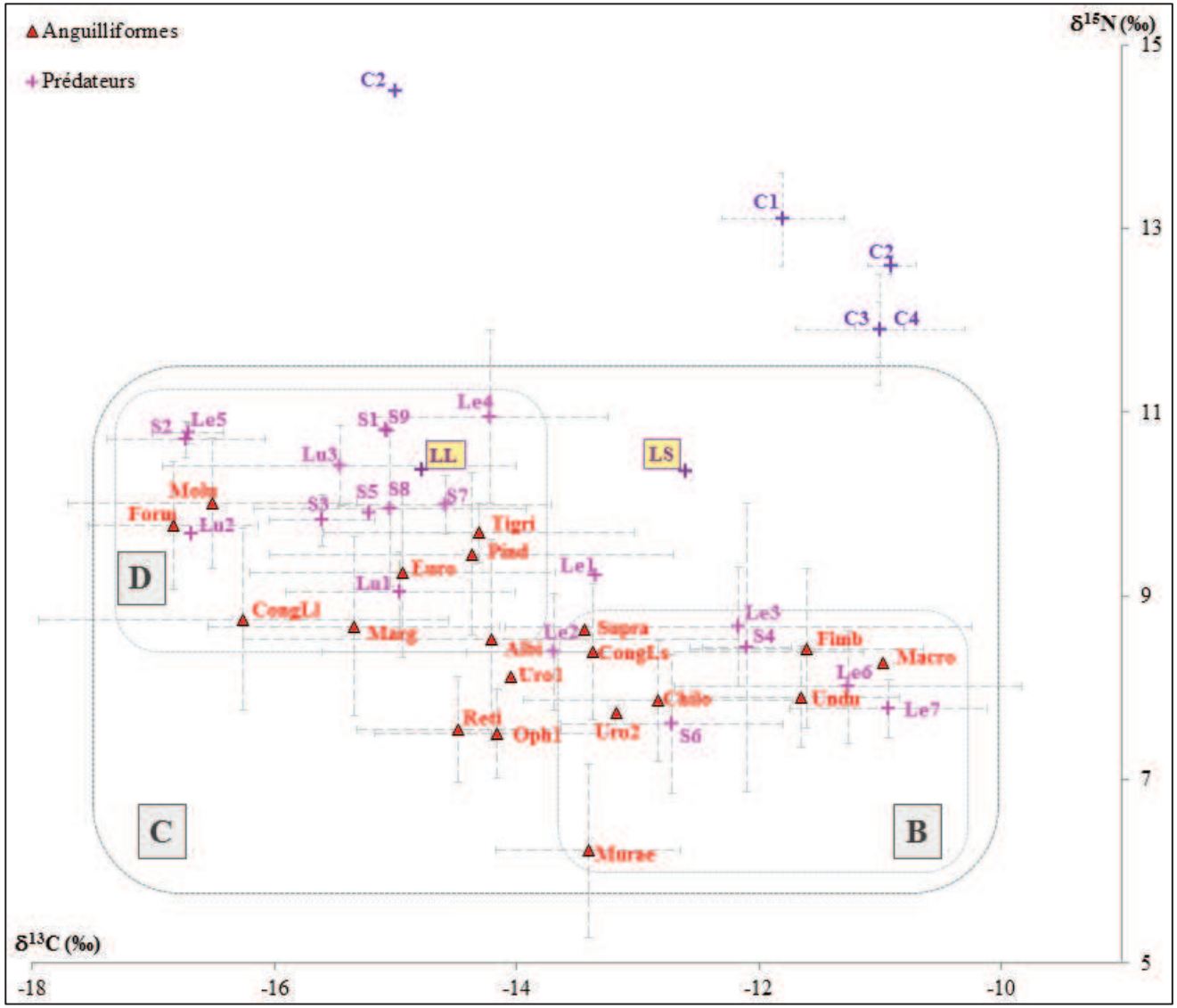


Figure 6.8 : Signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des poissons anguilliformes et de certains de leurs prédateurs avérés et potentiels. Les réseaux trophiques auxquels appartiennent ces poissons ont été replacés sur la figure (voies B, C et D). Toutes les données isotopiques sont issues de prédateurs échantillonnés en Nouvelle-Calédonie (données non publiées de Letourneur *et al.* et Kulbicki *et al.*, Brischoux *et al.* 2011), à l'exception des requins (C1à C4) dont les prélèvements ont été réalisés sur la côte ouest australienne (Speed *et al.* 2012) *(Codification en Annexe A)*.

harak) de grande taille, aux niveaux trophiques plus faibles, pourraient s'alimenter occasionnellement d'anguilliformes micro- et macrocarnivores tels que *G. chilospilus*, *G. reticularis* ou encore les Ophichthidae.

Enfin, les signatures isotopiques de plusieurs espèces de requins prélevés dans une région proche de la Nouvelle-Calédonie (Australie, côte ouest, Speed *et al.* 2012) ont également été positionnées dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens à titre indicatif (Fig. 6.8) ; *Carcharhinus amblyrhynchos* (C1 : $\delta^{13}C$ de -11,8 ± 0,5 ‰ et $\delta^{15}N$ de 13,1±0,5 ‰), *C. melanopterus* (C2 : $\delta^{13}C$ de -10,9 ± 0,2 ‰ et $\delta^{15}N$ de 12,6 ± 0,1 ‰), *Negaprion acutidens* (C3 : $\delta^{13}C$ de -11 ± 0,7 ‰ et $\delta^{15}N$ de 11,9 ± 0,6 ‰) et *Triaenodon obesus* (C4 : $\delta^{13}C$ de -11 ± 0,2 et $\delta^{15}N$ de 11,9 ± 0,3 ‰). Leurs positions trophiques suggèrent une implication dans les mêmes réseaux trophiques que ceux incluant les poissons anguilliformes (Fig. 6.8), et des niveaux trophiques qui pourraient varier entre 3,9 et 5,0. Bien que les poissons anguilliformes soient rarement observés dans leurs contenus stomacaux (Olin *et al.* 2013), il est envisageable que ces grands prédateurs les capturent occasionnellement en sondant les fonds marins. Les grandes espèces d'anguilliformes qui sortent régulièrement pour chasser (*G. javanicus*, *G. meleagris*) sont *a priori* des proies plus accessibles pour les requins que la plupart des petites espèces très cryptiques ciblées dans cette étude. Néanmoins, ces dernières peuvent aussi constituer des proies secondaires de ces top-prédateurs lorsque ceux-ci consomment serpents marins et poissons carnivores (Serranidae, Lethrinidae et Lutjanidae) (Fig. 6.8).

CHAPITRE VII

Contamination des écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens

(Photos : Jean-Paul Mugnier)

Ce second chapitre de discussion est dédié à l'étude de la contamination à laquelle sont soumis les écosystèmes récifo-lagonaires. Il répondra aux sept questions posées (*cf.* I-3), en résumant les niveaux de contamination en éléments traces des principaux maillons des réseaux trophiques, ainsi qu'en proposant une description des voix d'intégration et de cheminement des contaminants au sein de ces réseaux. Les hypothèses associées à ces questions seront donc validées ou réfutées au fil de la discussion.

VII-1 Niveaux de contamination des différents compartiments composant les réseaux trophiques

Le niveau des concentrations des éléments traces des trois principaux compartiments écologiques impliqués dans les réseaux trophiques a été examiné. Compte tenu du grand nombre d'éléments détectés et de la diversité des organismes ciblés, ce travail représente une étape importante dans le suivi de la contamination du lagon calédonien par cette catégorie de contaminants. Le réservoir sédimentaire et les organismes composant ces réseaux trophiques accumulent des éléments traces d'origines et de concentrations différentes. De multiples facteurs sont donc déterminants dans les processus d'accumulation et d'intégration des contaminants dans les réseaux trophiques ; à la fois les propriétés physiques et chimiques des contaminants eux-mêmes, mais également et surtout les caractéristiques de chaque organisme (phylogénie, physiologie, position trophique). La détermination des niveaux de contamination des différents compartiments et organismes est primordiale pour évaluer au mieux le degré de contamination des réseaux trophiques dans leur ensemble et en connaître les processus sous-jacents.

VII-1.1 Le réservoir sédimentaire

L'analyse du réservoir sédimentaire permet une évaluation directe et localisée des taux de contaminants du milieu (Phillips 1990, 1994 ; Coteur *et al.* 2003 ; Danis *et al.* 2004). L'accumulation de Cr, Fe, Mn et Ni dans les sédiments des sites lagonaires calédoniens indique une contamination d'origine « minière » de ce compartiment récifal, et en particulier à la côte (*cf.* III-4.2). Le stockage d'importantes quantités en éléments « miniers » dans les sédiments lagonaires n'est pas surprenant, en raison de la nature géologique de plus d'un tiers des roches de la Grand Terre (roches ultramafiques caractérisées par des sols latéritiques

enrichis en Cr, Fe et Ni, Becquer *et al.* 2003) et de l'intensification de l'activité minière par l'exploitation de mines à ciel ouvert sur le territoire. *A contrario*, les sédiments lagonaires présentent de faibles concentrations en Ag, Cd et Zn, et ce malgré un développement important de l'urbanisation ces dernières années en Nouvelle-Calédonie, en particulier dans la région de Nouméa. L'influence d'une contamination « urbaine » est donc beaucoup moins marquée dans ce compartiment abiotique, mais reste tout de même suggérée par la détection de Cu et de fortes concentrations en As.

Par comparaison avec d'autres zones côtières dans le monde, les sites récifaux du lagon Sud néo-calédonien restent soumis à des apports en éléments traces plutôt modérés (Tab. 7.1). Les profils des contaminations « urbaine » et surtout « minière » mis en évidence en Nouvelle-Calédonie ressortent nettement lorsque la comparaison est faite avec une île du Pacifique comme Wallis. Cette dernière présente un contexte géologique tout à fait différent et est surtout peu industrialisée et urbanisée. Les concentrations en éléments détectées dans le sud de la Nouvelle-Calédonie sont donc systématiquement supérieures à celles mesurées dans les sédiments du lagon wallisien (Mercader 2013). En revanche, la contamination des récifs du lagon calédonien semble finalement plutôt modérée au regard des taux en éléments traces détectés dans certaines régions soumises à de fortes pressions anthropiques, comme dans le Pacifique est (Hawaï), en Mer Caribéenne, en Méditerranée ou encore en Mer Adriatique (Tab. 7.1). Le sédiment des sites côtiers de Corse, en Méditerranée (Lafabrie *et al.* 2007), présente par exemple des concentrations en Co, Cr, et Ni 10 à 50 fois plus élevées que celles mesurées dans le sédiment des sites récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. De même, les sédiments côtiers prélevés en Mer Caspienne révèlent des concentrations en Mn 5 fois supérieures (de Mora *et al.* 2004). Néanmoins, c'est en Nouvelle-Calédonie que les concentrations en Fe les plus fortes sont observées (Tab. 7.1). Cela suggère donc bien de forts apports de cet élément jusqu'au lagon, provenant des couches superficielles des sols ultramafiques.

En ce qui concerne les autres éléments traces, les comparaisons entre régions mènent au même constat (Tab. 7.1). Les sédiments côtiers en Mer Adriatique du Nord (Moschino *et al.* 2012) révèlent par exemple des concentrations en Cu, Hg et Zn respectivement 10 à 50 fois plus élevées que celles mesurées dans notre étude. De même, les sédiments de certaines zones côtières accumulent jusqu'à 7,00 $\mu g.g^{-1}$ poids sec de Cd (Panama, Mer des Caraïbes, Guzman

Tableau 7.1 : Comparaison des concentrations moyennes (en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les sédiments côtiers de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune). Les recommandations pour la qualité des sédiments préconisées par le NOAA (Long *et al.* 1995) et Environnement Canada (ISQG 1995) sont également mentionnées.

a) Eléments traces « miniers »

	Co	Cr	Fe	Mn	Ni	Localisation	Références
	5,11 (4,49)	26,75 (22,18)	**84823 (7870)**	97,42 (68,76)	25,38 (14,57)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
	0,43 (0,19)	4,70 (2,40)	1051 (615)	15,78 (10,82)	3,93 (1,29)	Pacifique central (Wallis)	(2)
	-	10,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	(3)
	-	19,10 (1,90)	4869 (719)	303,80 (31,10)	100,50 (3,70)	Mer des Caraïbes (Costa Rica)	(4)
	-	9,20 (0,30)	1706 (103)	171,00 (12,90)	93,10 (1,30)	Mer des Caraïbes (Panama)	(4)
MOS	-	11,70 (0,70)	2531 (239)	205,60 (13,60)	95,00 (1,40)	Mer des Caraïbes (Amerique centrale)	(4)
	55,33 (14,19)	**1194 (282)**	-	-	**1325 (5)**	Méditerranée (Corse)	(5)
	7,00 (1,00)	85,00 (17,00)	-	-	40,00 (6,00)	Méditerranée (Toscane)	(5)
	2,50 (0,00)	9,00 (4,00)	-	-	4,00 (1,00)	Méditerranée (Sardaigne)	(5)
	8,80 (6,60)	56,10 (31,40)	20000 (15500)	**482,00 (338,00)**	29,80 (21,90)	Mer caspienne	(6)
	-	41,67 (13,90)	-	-	19,96 (6,75)	Mer Adriatique du Nord	(7)
ERL		81			21		(8)
ERM		370			52		(8)
ISQG		52,3					(9)
PEL		160					(9)

b) Eléments traces « urbains » et autres

	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn	Localisation	Références
	< dl	10,94 (9,39)	*< dl*	6,59 (7,25)	0,013 (0,018)	0,42 (0,28)	0,15 (0,06)	25,33 (24,49)	9,12 (5,58)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
	< dl	1,28 (0,43)	*< dl*	0,66 (0,45)	0,003 (0,000)	0,21 (0,09)	0,10 (0,04)	5,18 (4,36)	4,38 (0,83)	Pacifique central (Wallis)	(2)
	-	**25,00**	0,75	22,00	-	23,00	**21,00**	-	18,00	Pacifique est (Hawaï)	(3)
	-	-	5,90 (0,20)	8,70 (0,90)	-	28,60 (1,20)	-	**153,70 (14,90)**	19,60 (2,40)	Mer des Caraïbes (Costa Rica)	(4)
	-	-	**7,00 (0,00)**	4,10 (0,20)	-	33,20 (0,80)	-	66,00 (3,10)	15,80 (1,40)	Mer des Caraïbes (Panama)	(4)
MOS	-	-	6,70 (0,00)	5,30 (0,30)	-	32,10 (0,60)	-	88,90 (5,80)	16,80 (1,20)	Mer des Caraïbes (Amerique centrale)	(4)
	-	-	0,03 (0,00)	-	0,020 (0,010)	4,67 (0,67)	-	-	-	Méditerranée (Corse)	(5)
	-	-	0,40 (0,10)	-	0,560 (0,140)	**44,50 (4,50)**	-	-	-	Méditerranée (Toscane)	(5)
	-	-	0,07 (0,03)	-	0,070 (0,040)	18,67 (2,19)	-	-	-	Méditerranée (Sardaigne)	(5)
	0,04 (0,03)	8,12 (5,79)	0,10 (0,06)	19,50 (16,00)	0,050 (0,070)	11,30 (7,45)	-	-	46,00 (37,90)	Mer caspienne	(6)
	-	12,54 (6,37)	1,07 (1,05)	**31,17 (20,78)**	**0,830 (0,600)**	30,50 (17,99)	-	-	**151,17 (133,68)**	Mer Adriatique du Nord	(7)
ERL	1	8,2	1,2	34	0,15	47					(8)
ERM	3,7	70	9,6	270	0,71	220					(8)
ISQG		7,24	0,7	18,7	0,13	30,2			124		(9)
PEL		41,6	4,2	108	0,7	112			271		(9)

Note : (1) cette étude, sites récifo-lagonaires côtiers ; (2) Mercader 2013, sites récifo-lagonaires côtiers ; (3) Miao et al. 2001, sites récifaux côtiers ; (4) Guzman et Jimenez 1992, sites côtiers ; (5) Lafabrie et al. 2007, sites côtiers ; (6) de Mora et al. 2004, sites côtiers ; (7) Moschino et al. 2012, sites lagonaires côtiers ; (8) NOAA Long et al. 1995 ; (9) Environment Canada (ISQG 1995).

[a] ERL : gamme d'effet faible (NOAA), [b] ERM : gamme d'effet modéré (NOAA), [c] ISQG : niveau provisoire de qualité du sédiment (Environnement Canada), [d] PEL : niveau d'effets probables (Environnement Canada).

< dl : sous la limite de détection.

et Jimenez 1992), alors que les valeurs obtenues pour la Nouvelle-Calédonie sont sous la limite de détection. Toutefois, une concentration moyenne généralement comparable ou supérieure aux autres régions est observée dans le cas de l'As, à l'exception d'Hawaï qui révèle des concentrations particulièrement élevées. Ceci souligne donc l'apport provenant des rejets urbains, industriels ou agricoles dans le lagon calédonien.

Les récifs lagonaires de Nouvelle-Calédonie semblent donc être soumis à des apports relativement modérés en éléments traces. Les concentrations de plusieurs éléments traces accumulées dans les sédiments récifaux (As, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb et Zn) sont d'ailleurs toutes inférieures aux seuils des gammes de faibles effets recommandées par le NOAA (Long *et al.* 1995) et Environment Canada (ISQG 1995) (Tab. 7.1). Cependant, les niveaux de contamination détectés dans les sédiments des sites récifo-lagonaires ne reflètent pas nécessairement les quantités réelles en contaminants introduites dans le lagon. En effet, plus de 80 % de la côte ouest de l'île est bordée par de vastes mangroves, qui, de par leur position à l'interface entre la terre et la mer, reçoivent des quantités importantes de particules émanant de rivières par les estuaires. Ces écosystèmes s'avèrent très efficaces pour piéger le matériel suspendu de la colonne d'eau (Furukawa *et al.* 1997) et les métaux dans la MO, pour laquelle ces éléments ont une grande affinité (Nissenbaum et Swaine 1976). Suivant leur localisation sur la côte, les mangroves peuvent donc stocker dans leur sédiments de très fortes concertations en éléments traces ; Fe de 18 517 à 111 432 $g.g^{-1}$ poids sec, Ni de 65 à 2 595 $g.g^{-1}$ poids sec, Cr de 63 à 1 659 $g.g^{-1}$ poids sec, Mn de 159 à 483 $g.g^{-1}$ poids sec, Cu 13 $g.g^{-1}$ poids sec, Co 8,25, Zn 88 $g.g^{-1}$ poids sec (Marchand *et al.* 2011, 2012). Ainsi, ces concentrations sont 1,5 fois (Fe) à 100 fois (Ni) plus importantes que celles mesurées dans les sédiments des sites récifaux côtiers. Elles sont de plus nettement supérieures aux valeurs moyennes mesurées dans d'autres mangroves de par le monde, en particulier dans le cas des mangroves placées en aval de bassins versants composés de roches ultramafiques (mangrove de Dumbéa, Marchand *et al.* 2012). Les quantités d'éléments traces déversées dans le lagon calédonien sont sans doute très importantes, mais les mangroves agissent comme un filtre ou un réacteur naturel, stockant ou transformant les différentes formes de métaux lors de leur transfert du bassin versant vers les eaux lagonaires côtières (Marchand *et al.* 2012).

Par ailleurs, les analyses ont été effectuées sur la fraction sédimentaire totale, sans distinction des différentes fractions géochimiques qui constituent le sédiment (fraction carbonatée, organique, oxydes de fer et de manganèse, résiduelle). Or, certaines fractions sont

plus mobilisables et donc plus assimilables par les organismes vivants que d'autres (Tessier *et al.* 1979). La présence d'un métal donné dans une fraction géochimique spécifique peut permettre d'identifier sa source de façon plus précise (érosive, urbaine, industrielle) et de comprendre sa distribution dans l'environnement superficiel. Il serait donc pertinent de distinguer à l'avenir la localisation des éléments traces dans les différentes fractions géochimiques qui constituent le sédiment, afin d'améliorer le suivi des apports et l'identification des sources de contamination dans le lagon calédonien.

VII-1.2 Les producteurs primaires

Les producteurs primaires récifo-lagonaires accumulent également des éléments traces. Les concentrations mesurées les plus élevées sont cette fois-ci celles du Co, Cu, Hg et Se, alors que ces sources de MO ne concentrent que très peu voire pas d'As, Fe, Ni, et Zn. La signature d'une contamination « minière » est donc beaucoup moins évidente que dans le cas du sédiment, néanmoins celle d'une contamination « urbaine » semble plus marquée. L'accumulation des éléments dans les tissus des producteurs primaires est généralement directement proportionnelle aux concentrations présentes dans l'eau de mer environnante (Farías *et al.* 2002 ; Gray 2002 ; Metian *et al.* 2008b). En effet, rappelons que certains éléments montrent une grande affinité pour les macromolécules des parois cellulaires des macroalgues lorsqu'ils sont en solution dans l'eau (Cd, Cr, Co, Mn, Zn chez *Lobophora variagata*), contrairement à d'autres qui créent peu de liaisons (Ni chez *L. variagata* ; Ragan et Jensen 1979 ; Phillips 1994 ; Morris *et al.* 1999 ; Cobbett et Goldsbrough 2002 ; Davis *et al.* 2003 ; Metian *et al.* 2008b).

Les producteurs récifaux étudiés ne montrent que très peu de différences de concentrations pour la plupart des éléments traces (Ag, Cd, Cr, Fe, Pb, Se et V, *cf.* III-3.3.a). Le turf se démarquant toutefois de certaines macrophytes par des concentrations plus élevées en Hg, Pb, Se et V. L'influence de plusieurs facteurs susceptibles d'affecter les processus d'adsorption ou d'absorption des métaux (de Ruyter van Steveninck *et al.* 1988), tels que la structure de la paroi cellulaire, le ratio surface/volume, ou encore la composition multispécifique de cette source (cyanobactéries, micro et macrophytes), a été proposée pour expliquer ces niveaux de contamination supérieurs chez le turf.

Les éléments traces « miniers » sont plutôt modestement accumulés par les producteurs primaires étudiés que par ceux d'autres localisations (Tab. 7.2). Suivant les producteurs considérés, les concentrations en Ni mesurées en Nouvelle-Calédonie peuvent par exemple être jusqu'à 170 fois plus faibles que celles détectées dans des zones soumises à de fortes pressions anthropiques telle que la Méditerranée (Italie, Lafabrie *et al.* 2007), mais également environ 20 fois inférieures à celles des régions du Pacifique peu industrialisées du Pacifique ouest (île de Wallis, Mercader 2013). De même, étonnamment, les producteurs primaires du lagon de Wallis accumulent des concentrations en Fe et Mn nettement supérieures à celles obtenues en Nouvelle-Calédonie. Les niveaux de contamination des producteurs primaires du lagon Sud calédonien sont néanmoins légèrement inférieurs ou équivalents en Cr et nettement supérieurs en Co (7 à 35 fois plus élevées) à ceux des autres régions (Tab. 7.2).

La contamination par les éléments traces pouvant provenir d'autres sources industrielles ou urbaines est quant à elle plus marquée chez les producteurs primaires récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Ceux-ci révèlent par exemple des concentrations en Ag, Cd, Cu, Hg, Se et V comparables ou bien supérieures à celles mesurées dans d'autres régions (Tab. 7.2). L'accumulation du Cu est par ailleurs particulièrement importante, puisqu'elle est entre 30 et 225 fois plus forte que celle mesurée en Méditerranée (Campanella *et al.* 2001), ou encore 170 à 1000 fois supérieure à celle obtenue à Wallis (Mercader 2013) pour des producteurs primaires identiques ou proches. En revanche, la contamination des producteurs primaires du lagon calédonien par les éléments tels que As, Pb et Zn est très faible.

VII-1.3 Les invertébrés récifaux

Les concentrations mesurées chez les invertébrés récifaux varient de manière beaucoup plus importante entre les différentes espèces que dans le cas des macrophytes. En effet, plusieurs facteurs sont déterminants dans le processus de bioaccumulation d'un consommateur, tels que son origine phylogénétique, sa physiologie, sa taille ou encore son régime alimentaire. La variabilité de ces caractéristiques peut induire de grandes différences de niveaux de contamination entre espèces, mais également au niveau intraspécifique (*cf.* IV-4.4.a). L'action conjointe de ces facteurs tend donc à complexifier l'interprétation des sché-

Tableau 7.2 : Comparaison des concentrations moyennes (en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les producteurs primaires de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune).

a) Eléments traces « miniers »

Espèces	Co	Cr	Fe	Mn	Ni	Localisation	Références
Turf	**18,53 (6,86)**	2,70 (0,48)	99,3 (14,50)	**48,55 (20,60)**	2,36 (0,46)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
Turf	0,54 (0,06)	**6,52 (1,22)**	**977,05 (189,61)**	27,19 (3,40)	**9,79 (1,01)**	Pacifique central (Wallis)	(2)
Chlorophytes							
Halimeda spp.	**19,26 (25,38)**	1,03 (0,87)	22,95 (22,58)	20,17 (25,80)	0,16 (0,09)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
Halimeda kanaloana	1,13 (0,56)	6,78 (2,80)	**452,50 (114,75)**	11,33 (1,60)	2,89 (1,58)	Pacifique est (Hawaï)	(3)
Halimeda discoidea			45,37	6,94		Pacifique (Australia)	(4)
Halimeda opuntia	0,14	0,49			0,64	Mer Rouge (Arabie Saoudite)	(5)
Halimeda tuna	14,50 (1,40)	**13,40 (3,30)**		**27,70 (1,70)**	**16,70 (2,90)**	Mer Rouge (Suez)	(6)
Ulva lactuca	-	1,63 (0,60)	-	-	-	Mediterranée (Italie)	(7)
Ulva fasciata	-	1,10 (0,30)	-	-	-	Atlantique ouest (Brésil)	(8)
Ochrophytes							
Padina australis	**8,62 (6,46)**	0,95 (0,72)	15,62 (7,05)	12,43 (8,27)	0,21 (0,12)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
Padina australis	1,28 (0,11)	**6,14 (0,82)**	**1827 (116)**	**104,46 (10,70)**	**4,71 (0,46)**	Pacifique central (Wallis)	(2)
Padina pavonica	-	2,86‹ (0,55)	-	-	-	Mediterranée (Sicile)	(9)
Padina pavonica	-	3,45 (0,70)	-	-	-	Mediterranée (Italie)	(7)
Padina gymnospora	-	3,30 (0,70)	-	-	-	Atlantique ouest (Brésil)	(8)
Magnoliophytes							
Halodule uninervis	**18,90 (30,78)**	0,57 (0,22)	18,79 (23,29)	18,00 (26,00)	0,36 (0,33)	Pacifique sud-ouest (Nouvelle-Calédonie)	(1)
Syringodium isoetifolium	0,64 (0,08)	0,78 (0,15)	**188,64 (46,22)**	**50,52 (2,40)**	0,71 (0,32)	Pacifique central (Wallis)	(2)
Posidonia oceanica	-	0,50‹ (0,21)	-	-	-	Mediterranée (Sicile)	(9)
Posidonia oceanica	12,07 (0,52)	**1,27 (0,23)**	-	-	**60,30 (3,67)**	Méditerranée (Corse)	(10)
Posidonia oceanica	5,73 (0,03)	0,27 (0,07)	-	-	28,90 (0,65)	Méditerranée (Toscane)	(10)
Posidonia oceanica	1,70 (0,06)	0,20 (0,06)	-	-	27,47 (1,10)	Méditerranée (Sardaigne)	(10)

b) Eléments traces « urbains » et autres

Espèces	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn	Localisation	Références
Turf	**7,02 (1,25)**	< *dl*	**3,67 (0,52)**	**1766 (748)**	**0,030 (0,020)**	0,40 (0,08)	**9,6 (1,89)**	**30,76 (7,27)**	< *dl*	Pacifique sud-ouest (NC)	(1)
Turf	0,31 (0,11)	**5,43 (0,66)**	0,23 (0,05)	1,73 (0,31)	0,014 (0,003)	**0,52 (0,12)**	0,55 (0,14)	10,03 (4,49)	**12,76 (5,43)**	Pacifique central (Wallis)	(2)
Chlorophytes											
Halimeda spp.	8,47 (5,60)	< *dl*	**2,47 (2,69)**	**1301 (1963)**	0,002 (0,001)	0,16 (0,15)	12,73 (24,36)	7,39 (4,02)	< *dl*	Pacifique sud-ouest (NC)	(1)
Halimeda kanaloana	**15,90 (6,55)**			4,49 (1,88)		8,63 (4,16)		**23,30 (9,20)**	2,86 (1,28)	Pacifique est (Hawaï)	(3)
Halimeda discoidea				3,01		3,01			10,88	Pacifique (Australia)	(4)
Halimeda opuntia						2,52		0,54		Mer Rouge (Arabie Saoudite)	(5)
Halimeda tuna				7,40 (1,70)		**49,80 (4,10)**			37,30 (3,70)	Mer Rouge (Suez)	(6)
Ulva lactuca	-	-	0,18 (0,06)	5,80 (1,10)	-	1,94 (0,38)	-	-	**45 (12)**	Mediterranée (Italie)	(7)
Ulva fasciata	-	-	0,40 (0,02)	4,00 (0,10)	-	3,60 (0,80)	-	-	42,7 (4,20)	Atlantique ouest (Brésil)	(8)
Ochrophytes											
Padina australis	**6,17 (2,43)**	0,30 (0,18)	0,86 (0,28)	**344 (250)**	**0,007 (0,006)**	0,32 (0,19)	**6,50 (4,27)**	**11,79 (7,69)**	< *dl*	Pacifique sud-ouest (NC)	(1)
Padina australis	0,14 (0,01)	**17,16 (1,36)**	0,16 (0,01)	2,03 (0,18)	0,004 (0,001)	0,53 (0,11)	1,19 (0,25)	4,86 (0,60)	10,99 (2,67)	Pacifique central (Wallis)	(2)
Padina pavonica	-	-	1,00 (‹0,39)	11,00 (‹0,70)	-	**6,36 (‹1,05)**	4,86 (0,60)	-	**53‹12**	Mediterranée (Sicile)	(9)
Padina pavonica	-	-	0,50 (0,07)	12,30 (1,80)	-	3,98 (0,67)	-	-	51 (11)	Mediterranée (Italie)	(7)
Padina gymnospora	-	-	**1,32 (0,46)**	3,20 (0,90)	-	4,20 (0,90)	-		307 (63)	Atlantique ouest (Brésil)	(8)
Magnoliophytes											
Halodule uninervis	**11,50 (12,44)**	< *dl*	1,35 (1,77)	**1091 (1668)**	0,004 (0,001)	0,14 (0,10)	**4,94 (5,29)**	**13,52 (4,66)**	< *dl*	Pacifique sud-ouest (NC)	(1)
Syringodium isoetifolium	0,25 (0,09)	**0,74 (0,27)**	0,02 (0,01)	1,51 (0,13)	0,004	0,21 (0,09)	0,07 (0,03)	0,24 (0,06)	12,77 (1,18)	Pacifique central (Wallis)	(2)
Posidonia oceanica	-	-	2,22 (‹0,75)	11,60 (‹6,10)		0,91‹ (0,23)	-	-	**112‹5**	Mediterranée (Sicile)	(9)
Posidonia oceanica	-	-	**5,38 (0,14)**	-	0,050	1,47 (0,03)	-	-	-	Méditerranée (Corse)	(10)
Posidonia oceanica	-	-	3,39 (0,12)	-	**0,130**	1,40 (0,25)	-	-	-	Méditerranée (Toscane)	(10)
Posidonia oceanica	-	-	2,10 (0,10)	-	0,060	**1,80 (0,00)**	-	-	-	Méditerranée (Sardaigne)	(10)

Note : (1) cette étude ; (2) Mercader 2013 ; (3) Hédouin et al. 2011b ; (4) Khristoforova et Bogdanova 1980 ; (5) El-Naggar et Al-Amoudi 1989 ; (6) Abdallah et al. 2005 ; (7) Conti et Cecchetti 2003 ; (8) Karez et al. 1994 ; (9) Campanella et al. 2001 ; (10) Lafabrie et al. 2007. < dl : sous la limite de détection.

mas de contamination obtenus chez les invertébrés, et chez les consommateurs en général. Plus généralement, le contrôle sous-jacent de l'accumulation en éléments traces par les tissus des organismes marins résulte de l'équilibre entre accumulation et élimination, les deux variant en fonction des stratégies métaboliques des organismes, et de l'effet de dilution lors de la croissance (Rainbow *et al.* 1990). Les stratégies de stockage, les habitudes alimentaires, la morphologie et l'écologie entrent donc en compte (Blackmore 2001).

Ainsi, les invertébrés récifaux du lagon calédonien présentent des concentrations en éléments variables selon le groupe taxonomique auquel ils appartiennent (*cf.* IV-4.4.a). Certaines de ces différences semblent aussi pouvoir être reliées à l'influence du statut trophique (origine des ressources nutritives et niveau trophique) et de la taille de l'organisme sur son processus de bioaccumulation (exemple des crabes et des pagures, *cf.* IV-4.4.a). L'effet combiné de plusieurs de ces facteurs a d'ailleurs été proposé pour expliquer l'accumulation différentielle de certains éléments traces entre plusieurs espèces (exemple des échinides, *cf.* IV-4.4.a). Plus généralement, cette étude confirme que l'assimilation des métaux est plus forte chez les invertébrés carnivores (Ag, Cd, Co, Hg, Ni, Se et Zn) et omnivores (Cu et Mn) qui se nourrissent de tissus animaux, que chez les invertébrés herbivores qui se nourrissent de végétaux (Fowler et Tessie 1997 ; Wang et Ke 2002). Le régime alimentaire des invertébrés semble donc être un paramètre primordial à considérer pour interpréter au mieux les niveaux de contamination des consommateurs. Ces résultats tendent à souligner par ailleurs que l'alimentation reste la voie majeure de contamination des consommateurs par les éléments traces (Hall *et al.* 1997 ; Wang et Fisher 1999 ; Koyama *et al.* 2000 ; Wang 2002 ; Bustamante *et al.* 2002, 2004). Une relation entre le niveau trophique des invertébrés et leurs concentrations a été même mise en évidence (*cf.* IV-4.4.b), suggérant le potentiel de bioamplification de quelques éléments traces. Elle est forte dans le cas de Hg et plus modeste pour les éléments Zn, Ag et Cd. Cette relation nécessite toutefois d'être confirmée à l'échelle des réseaux trophiques, point qui sera plus largement discuté dans la partie suivante.

Par comparaison avec d'autres espèces taxonomiquement proches dans d'autres zones géographiques, les invertébrés récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie présentent des concentrations en éléments traces « miniers » plutôt élevées (Tab. 7.3). Le Co et le Cr sont accumulés de façon modérée, avec par exemple des taux plus forts que ceux mesurés à Wallis

Tableau 7.3 : Comparaison des concentrations moyennes (en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les invertébrés de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune).

a) Eléments traces « miniers »

Espèces	Co	Cr	Fe	Mn	Ni	Localisation	Références
Crustacés							
Grapus albolineatus	0,10 (0,07)	2,64 (4,32)	19,96 (14,11)	2,98 (5,54)	1,41 (1,79)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
crabes spp.	0,58 (1,96)	5,48 (16,88)	**603 (1960)**	**11,85 (32,37)**	**4,63 (14,19)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
crevettes	0,15 (0,03)	0,21 (0,14)	27,37 (9,04)	2,76 (0,42)	1,25 (0,21)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Litopenaeus stylirostris	0,42 (0,23)	0,30 (0,20)	41,00 (22,00)	1,40 (0,80)	0,70 (0,20)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(3)*
Grapsus tenuicrustatus	-	19,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(4)*
Panulirus marginatus	-	5,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(4)*
Penaeus vannamei	**1,18 (0,51)**	0,80 (0,10)	54,00 (9,00)	4,50 (3,80)	0,80 (0,10)	Pacifique est (Mexique)	*(5)*
Penaeus semisulcatus	-	60,38 (23,33)	18,69 (5,72)	-	-	Méditerranée (Turquie)	*(6)*
Charybdis longicollis	-	**76,55 (16,82)**	32,77 (7,31)	-	-	Méditerranée (Turquie)	*(6)*
Mollusques gastéropodes							
N. albicilla	**1,19 (3,52)**	11,43 (33,65)	81,32 (54,90)	**31,62 (55,45)**	8,75 (29,04)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Conus spp.	0,84 (2,26)	**76,14 (193,21)**	**331,29 (654,96)**	9,01 (12,69)	**40,26 (103,02)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Conus sp.	0,33 (0,01)	0,45 (0,19)	134,08 (32,23)	2,38 (0,29)	10,14 (14,44)	Pacifique central (Wallis)	*(8)*
Cyprea tigris	0,33 (0,02)	0,68 (0,32)	74,28 (41,77)	1,82 (0,29)	0,80 (0,46)	Pacifique central (Wallis)	*(8)*
Echinodermes							
Echinometra mathaei	0,43 (0,32)	0,55 (0,46)	21,46 (11,78)	**6,55 (11,40)**	1,95 (0,78)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Parasalenia gratiosa	0,41	**62,17**	**225,38**	3,33	**26,60**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Tripneustes gratilla	**0,95 (0,32)**	4,87 (1,61)	27,72 (10,08)	3,42 (1,25)	1,19 (0,60)	Pacifique est (Hawaï)	*(10)*
Diadema setosum	-	1,11 (0,95)	81,00 (46,00)	-	-	Pacifique central (Malaisie)	*(11)*
Paracentrotus lividus	-	2,05 (0,15)	17,90 (14,30)	-	-	Méditerranée	*(12)*

b) Eléments traces « urbains » et autres

Espèces	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn	Localisation	Références
Crustacés										
Grapsus albolineatus	0,24 (0,16)	24,81 (14,31)	< 0,09 (0,17)	35,69 (25,89)	0,072 (0,071)	< 0,22 (0,53)	1,48 (0,75)	85,06 (27,56)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
crevettes	0,17 (0,02)	21,79 (7,51)	1,62 (0,09)	14,89 (3,44)	0,041 (0,010)	< 0,28 (0,22)	2,57 (0,61)	77,66 (3,48)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
crabes spp.	0,26 (0,32)	59,01 (177,04)	1,77 (4,23)	38,44 (30,97)	0,081 (0,105)	23,39 (133,39)	1,35 (0,71)	123,86 (77,40)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Litopenaeus stylirostris	-	-	0,61 (0,40)	37,00 (18,00)	**0,201 (0,062)**	-	-	75,00 (26,00)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2), (3)*
Grapsus tenuicrustatus	-	52,00	2,70	245	-	**33,00**	21,00	**232**	Pacifique est (Hawaï)	*(4)*
Panulirus marginatus	-	**116**	6,00	110	-	11,00	**27,00**	129	Pacifique est (Hawaï)	*(4)*
Penaeus vannamei	-	-	0,77 (0,01)	28,00 (2,00)	-	-	-	70,00 (5,00)	Pacifique est (Mexique)	*(5)*
Penaeus semisulcatus	-	-	16,72 (5,71)	34,24 (11,99)	-	-	-	27,75 (5,36)	Méditerranée (Turquie)	*(6)*
Charybdis longicollis	-	-	25,44 (7,84)	**77,55 (12,00)**	-	-	-	32,53 (7,03)	Méditerranée (Turquie)	*(6)*
Carcinus maenas	-	-	**30,2**	0,87	-	-	-	96,60	Mer du Nord (Angleterre)	*(7)*
Mollusques gastéropodes										
N. albicilla	0,36 (0,49)	36,39 (13,84)	1,31 (1,07)	76,71 (72,60)	0,026 (0,018)	< 0,11 (0,23)	1,88 (0,61)	76,91 (11,72)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Conus spp.	**1,67 (2,95)**	161,16 (101,67)	2,05 (5,33)	27,28 (16,04)	**0,053 (0,060)**	**0,43 (0,88)**	2,60 (1,31)	67,85 (41,60)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Cyprea tigris	0,85 (0,84)	**273,68 (58,53)**	0,12 (0,14)	13,22 (3,29)	0,026 (0,027)	0,04 (0,01)	**7,98 (0,59)**	53,97 (10,97)	Pacifique central (Wallis)	*(8)*
Conus sp.	0,76 (0,70)	-	0,16 (0,08)	55,25 (42,44)	0,034 (0,025)	0,09 (0,05)	2,51 (1,30)	43,44 (2,10)	Pacifique central (Wallis)	*(8)*
Nerita albicilla	-	-	**2,26**	**158**	-	-	-	**117**	Mer de Chine (Hong kong)	*(9)*
Echinodermes										
E. mathaei	< 0,06 (0,05)	**41,54 (94,86)**	4,34 (3,07)	**3,75 (6,67)**	0,037 (0,036)	< 0,76 (1,64)	1,72 (1,82)	**50,84 (15,49)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
P. gratiosa	< 0,06	< 0,62	0,29	1,32	0,085	**7,90**	< 0,31	< 12,44	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Tripneustes gratilla	-	15,00 (2,90)	-	3,49 (1,66)	-	**7,91 (3,68)**	-	2,79 (0,73)	Pacifique est (Hawaï)	*(10)*
Diadema setosum	-	-	-	1,65 (1,28)	-	4,24 (1,30)	-	15,14 (2,18)	Pacifique central (Malaisie)	*(11)*
Paracentrotus lividus	-	-	-	0,86 (0,12)	-	7,76 (0,83)	-	6,28 (1,45)	Méditerranée	*(12)*

Note : (1) cette étude ;(2) Chouvelon et al. 2009 ; (3) Metian et al. 2010 ; (4) Miao et al. 2001 ; (5) Paez-Osuna et Ruiz-Fernandez 1995b ; (6) Firat et al. 2008 ; (7) Rainbow 1985 ; (8) Mercader 2013 ; (9) Blackmore 2001 ; (10) Hédouin et al. 2011b ; (11) Flammang et al. 1997 ; (12) Warnau et al. 1995. < dl : sous la limite de détection.

(Mercader 2013) et plus faibles que ceux obtenus dans le Pacifique Est (Paez-Osuna et Ruiz-Fernandez 1995 ; Hédouin *et al.* 2011b) et en Méditerranée (Firat *et al.* 2008). Le Fe, Mn et Ni sont quant à eux fortement accumulés par les invertébrés récifaux du lagon calédonien d'origines phylogénétiques et de régimes alimentaire divers. Ces concentrations peuvent être 17 fois à 50 fois plus élevées que celles détectées chez des invertébrés des autres régions. En ce qui concerne les autres éléments traces (industriels et urbains), les invertébrés de Nouvelle-Calédonie accumulent des concentrations globalement comparables à celles indiquées pour les autres zones géographiques (Tab. 7.3). Au regard de ces comparaisons, la contamination des invertébrés du lagon Sud calédonien par les éléments traces « miniers » et « urbains » semble donc respectivement forte et modérée.

VII-1.4 Les poissons anguilliformes

Les poissons anguilliformes concentrent eux aussi des éléments traces d'origines variées (*cf.* V-3.2.a) et peu de différences de concentrations moyennes sont globalement observées entre les deux espèces « de référence », *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp. Des concentrations plus fortes en Ag, Hg et Se sont tout de même mesurées chez *Conger* spp., tandis que *G. chilospilus* révèle des concentrations plus élevées en Cd et Zn. Une variabilité intraspécifique des niveaux de ces contaminants liée à la taille des individus est également soulignée chez ces poissons ; les concentrations peuvent soit augmenter (As, Cd et Hg chez *G. chilospilus*) soit diminuer (Co, Cr, Cu, Fe, Ni, Pb, Se et Zn chez *Conger* spp.) au cours de leur croissance. Ce facteur influence donc de manière évidente le processus de bioaccumulation chez les anguilliformes, en induisant une assimilation continue dans le muscle au cours de la vie de l'organisme (Braune 1987 ; Bloom 1992 ; Burger et Gochfeld 2007) ou au contraire en facilitant l'élimination ou la dilution de ces éléments (Braune 1987 ; Swaileh et Adelung 1995 ; Warnau *et al.* 1995). Alors que l'effet de la taille sur le processus de bioaccumulation de ces prédateurs est indéniable, celui d'autres facteurs tel que le niveau trophique n'est pas confirmée, à l'exception des éléments As et Hg chez *Conger* spp. (*cf.* V-4.3.c).

Ces poissons benthiques sédentaires accumulent davantage les éléments traces que les poissons plus mobiles de Nouvelle-Calédonie (*cf.* V-4.3.a). Une comparaison avec des poissons benthiques et néritiques d'autres zones tropicales et tempérées, plus détaillée que celle proposée dans le chapitre V, est de nouveau présentée dans cette discussion (Tab. 7.4).

Tableau 7.4 : Comparaison des concentrations moyennes (en µg.g-1 de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les poissons de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune). Les poissons anguilliformes échantillonnés dans cette étude et à Hawaï (Miao *et al.* 2001) sont soulignés.

a) Eléments traces « miniers »

Espèces	Co	Cr	Fe	Mn	Ni	Localisation	Références
G. chilospilus	**0,10 (0,10)**	4,50 (7,10)	**40,20 (36,90)**	**2,30 (1,40)**	**1,90 (3,20)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Conger spp.	**0,10 (0,10)**	4,00 (5,40)	**34,30 (31,10)**	**2,70 (2,30)**	**1,40 (1,80)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Lethrinus laticaudis	< 0,03	< 0,79	9,19 (1,42)	< 0,79	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Priacanthus hamrur	< 0,03	1,39	10,40 (3,56)	< 0,83	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Lutjanus argentimaculatus	< 0,03	< 0,82	11,50 (2,60)	< 0,82	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Cymbacephalus beauforti	< 0,02	< 0,60	7,30	< 0,60	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Plectropomus leopardus	< 0,03	< 0,88	9,50 (3,90)	< 0,83	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
mélange d'espèce*	<0,10 - 1,10	<0,10 - 5,70	4,00- 211	<0,03 - 3,30	<0,06 - 1,35	Pacifique central (NC)	*(4)*
Pomacentrus pavo	0,03 (0,03)	0,17	6,36 (1,86)	1,21 (0,52)	0,18 (0,09)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Halichoeres trimaculatus	0,04 (0,01)	0,26 (0,11)	6,49 (1,69)	0,77 (0,56)	0,18 (0,14)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Thalassoma hardwickii	*< dl*	0,15 (0,05)	9,25 (0,54)	0,36 (0,05)	0,12 (0,04)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Chaetodon vagabundus	0,08 (0,06)	0,16 (0,08)	12,47 (4,50)	0,91 (0,53)	0,40 (0,03)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Scorpaenodes sp.	*< dl*	0,38 (0,35)	*< dl*	0,52 (0,25)	0,10 (0,02)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Sargocentron diadema	*< dl*	0,73 (0,46)	17,14 (9,51)	0,74 (0,46)	0,35 (0,21)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Neoniphon sammara	*< dl*	0,30 (0,01)	8,56 (0,18)	0,36 (0,02)	0,12 (0,04)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Epinephelus howlandi	*< dl*	0,29 (0,01)	*< dl*	0,33 (0,06)	*< dl*	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Epinephelus polyphekadion	*< dl*	0,52 (0,18)	7,23 (0,79)	0,24 (0,03)	0,06	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Acanthurus triostegus	-	8,20	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Neoniphon sammara	-	**12,00**	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Mulloidichthys vanicolensis	-	7,50	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Conger cinereus	-	5,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax undulatus	-	3,70	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax meleagris	-	6,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax flavimarginatus	-	5,00	-	-	-	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Galeorhinus galeus	-	-	14,50 (3,40)	-	-	Mer Baltique	*(10)*
Mustelus asterias	-	-	12,00 (4,10)	-	-	Mer Baltique	*(10)*
Scyliorhinus canicula	-	-	20,10 (6,50)	-	-	Mer Baltique	*(10)*

*Note : (1) cette étude ;(2) Metian et al. 2010 ; (3) Chouvelon et al. 2009 ; (4) Fernandez et Breau 2011 ; (5) Mercader 2013 ; (6) Miao et al. 2001 ; (7) Magalhaes et al. 2007 ; (8) Harmelin-Vivien et al. 2009 ; (9) Baeyens et al. 2003 ; (10) Domi et al. 2005. < dl : sous la limite de détection. * mélange d'espèces : 27 espèces appartenant aux familles Acanthuridae, Carangidae, Haemulidae, Labridae, Lethrinidae, Lutjanidae, Mugilidae, Scaridae, Serranidae et Siganidae.*

b) Eléments traces « urbains » et autres

Espèces	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn	Localisation	Références
G. chilospilus	11,00 (7,40)	0,40 (0,50)	1,60 (0,70)	0,050 (0,100)	0,05 (0,04)	1,20 (0,40)	56,50 (16,40)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Conger spp.	25,70 (25,60)	0,04 (0,04)	1,90 (0,90)	0,100 (0,400)	0,10 (0,10)	1,80 (0,80)	45,40 (23,80)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(1)*
Lethrinus laticaudis	13,70 (7,57)	-	< 0,79	0,2	<0,08	-	11,80 (0,23)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2), (3)*
Priacanthus hamrur	9,47 (1,47)	-	< 0,83	-	0,1	-	**282 (143)**	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Lutjanus argentimaculatus	< 8,25	-	-	0,43	< 0,08 - 0,11	-	12,20 (0,50)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2), (3)*
Cymbacephalus beauforti	< 6,01-7,77	-	< 0,53-0,64	-	< 0,05-0,07	-	11,80-14,11	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Plectropomus leopardus	< 8,26	-	< 0,83	-	< 0,06-0,15	-	12,80 (1,70)	Pacifique sud-ouest (NC)	*(2)*
Plectorhinchus chaetodonoides	-	-	-	1,20	-	-	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(3)*
Diagramma pictum	-	-	-	0,330	-	-	-	Pacifique sud-ouest (NC)	*(3)*
mélange d'espèce*	1,20 - 52,50	<0,06	0,25 - 3,00	-	-	-	11,20 - 49,70	Pacifique sud-ouest (NC)	*(4)*
Pomacentrus pavo	6,85 (1,13)	0,03 (0,03)	0,39 (0,07)	0,038 (0,008)	< *dl*	0,93 (0,03)	15,78 (2,98)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Halichoeres trimaculatus	20,56 (4,45)	< *dl*	0,47 (0,05)	0,070 (0,011)	< *dl*	1,76 (0,08)	20,82 (7,80)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Thalassoma hardwickii	21,17 (10,40)	< *dl*	0,60 (0,18)	0,053 (0,014)	< *dl*	1,03 (0,54)	31,53 (13,60)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Chaetodon vagabundus	29,37 (4,68)	0,10 (0,08)	1,28 (0,70)	0,052 (0,004)	< *dl*	1,38 (0,35)	23,00 (0,17)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
***Scorpaenodes* sp.**	14,22 (7,47)	< *dl*	0,48 (0,15)	0,215 (0,161)	< *dl*	2,12 (0,36)	20,16 (6,22)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Sargocentron diadema	7,03 (3,57)	< *dl*	0,67 (0,42)	0,063 (0,010)	< *dl*	1,88 (0,11)	12,30 (1,31)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Neoniphon sammara	14,44 (2,34)	< *dl*	0,79 (0,02)	0,090 (0,018)	< *dl*	1,34 (0,34)	12,79 (0,61)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Epinephelus howlandi	3,64 (2,00)	< *dl*	0,30 (0,04)	0,131 (0,069)	< *dl*	2,64 (0,96)	21,54 (4,38)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Epinephelus polyphekadion	92,37 (5,28)	< *dl*	0,33 (0,04)	0,191 (0,193)	< *dl*	2,15 (0,11)	18,66 (2,09)	Pacifique central (Wallis)	*(5)*
Acanthurus triostegus	24,00	2,70	**81,00**	-	13,50	21,50	118	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Neoniphon sammara	33,00	2,60	63,00	-	12,00	25,00	204	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Mulloidichthys vanicolensis	121,00	6,30	30,00	-	**20,00**	**28,00**	273	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Conger cinereus	56,00	3,00	22,00	-	6,00	22,00	92	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax undulatus	**249,00**	**13,00**	23,00	-	6,20	21,00	106	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax meleagris	32,00	1,60	28,00	-	7,00	24,00	118	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Gymnothorax flavimarginatus	56,00	3,00	36,00	-	8,20	24,00	132	Pacifique est (Hawaï)	*(6)*
Conger conger	-	-	-	1,86 (0,190)	-	-	-	Atlantique est (Açores)	*(7)*
Mullus barbatus	-	-	-	1,11	-	-	-	Méditerranée (France)	*(8)*
Mullus barbatus	-	-	-	0,16	-	-	-	Mer Noire	*(8)*
Solea solea	-	-	-	0,4	-	-	-	Mer du Nord	*(9)*
Galeorhinus galeus	-	0,40 (0,20)	1,10 (0,30)	1,10 (0,60)	-	2,20 (0,50)	16,50 (2,40)	Mer Baltique	*(10)*
Mustelus asterias	-	<0,17	0,40 (0,40)	**2,20 (0,50)**	-	3,00 (1,00)	13,90 (1,80)	Mer Baltique	*(10)*
Scyliorhinus canicula	-	1,00 (0,40)	3,30 (5,20)	1,90 (0,80)	-	1,70 (0,80)	49,00 (26,00)	Mer Baltique	*(10)*

Elle confirme la signature « minière » élevée détectée chez les poissons anguilliformes du territoire (Bonnet *et al.* 2014), dont les concentrations en Co, Fe, Mn et Ni peuvent être à 5 à 32 fois supérieures à celles mesurées dans les poissons néritiques du lagon calédonien ou du lagon de Wallis (Metian *et al.* 2013 ; Mercader 2013). L'accumulation en Cr est plus modérée, avec des concentrations supérieures à celles obtenues à Wallis par exemple, mais équivalentes à celles mesurées dans la chair de poissons anguilliformes de l'archipel Hawaïen (Miao *et al.* 2001). La contamination des poissons anguilliformes de Nouvelle-Calédonie par les éléments traces « urbains » et autres est en revanche plutôt faible (As, Hg, Pb et Se) à modérée (Cd, Cu et Zn) (Tab. 7.4). Les concentrations obtenues sont globalement équivalentes à celles détectées dans des zones peu urbanisées et industrialisées du Pacifique central (Wallis, Mercader 2013) ou encore à celles mesurées chez des requins de Mer Baltique (Domi *et al.* 2005). Elles restent toutefois nettement inférieures (23 à 400 fois plus faibles) aux niveaux de contamination révélés chez les poissons récifaux, dont des poissons anguilliformes d'Hawaï très impactée par ce type de contaminants (Miao *et al.* 2001).

Chez les poissons, les organes de stockage (foie, reins ou glande digestive) accumulent généralement des concentrations plus élevées que le muscle (Neff 2002 ; Bustamante *et al.* 2003a ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Metian *et al.* 2013 ; Eisler 2010). Le foie en particulier, n'est pas directement impliqué dans la digestion, mais assimile les nutriments, produit la bile, et détoxifie les toxines provenant de sources endogènes (métabolisme) et exogènes (contaminations, Bone et Moore 2008). Des analyses sur les foies de spécimens de plusieurs espèces de poissons anguilliformes ont donc été réalisées. Les concentrations obtenues ont été comparées à celles mesurées dans le muscle de ces mêmes spécimens, et celles-ci s'avèrent en effet significativement plus élevées pour la majorité des éléments traces (Cd, Co, Cu, Fe, Hg, Se et Zn, $p < 0,05$ – Tab. 7.5).

Selon les espèces et les éléments considérés, ces différences de concentrations entre tissus sont plus ou moins fortes (Annexe 7.1). Ainsi, le Cu peut être par exemple 7 fois plus concentré dans le foie que dans le muscle chez *G. chilospilus*, tandis que ce rapport augmente jusqu'à 13 chez *G. undulatus*. Avec un enrichissement variant de 12 à 162 (Annexe 7.1), le Fe révèle par ailleurs la plus grande différence de concentration entre les deux tissus, ce qui suggère une hyper-accumulation de cet élément dans le foie des poissons anguilliformes. Cependant, pour d'autres éléments traces, tel que As, Cr, Mn et Ni, les concentrations entre les deux tissus ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$ – Tab. 7.5). Les tendances varient en faveur d'une accumulation légèrement plus forte dans le foie ou dans le muscle

Tableau 7.5 : Comparaison des concentrations moyennes (± écart-type, en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans le muscle et le foie des poissons de Nouvelle-Calédonie Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences de concentration entre tissus (*p*) et leur significativité (*) sont indiqués (ANOVA).

a) Eléments traces « miniers »

Espèce	*N*	Tissue	Co	Cr	Fe	Mn	Ni
		Muscle	0,09 (0,05)	0,71 (0,65)	23,86 (12,59)	0,90 (0,54)	0,28 (0,25)
***Conger* spp.**	*6*	Foie	**0,36 (0,24)**	0,38 (0,28)	**481,28 (560,16)**	1,58 (0,88)	0,39 (0,35)
		p	**	**ns**	***	**ns**	**ns**
		Muscle	0,07 (0,05)	**3,09 (6,07)**	38,49 (35,18)	1,59 (0,80)	1,35 (2,40)
Gymnothorax chilospilus	*37*	Foie	**0,26 (0,17)**	1,31 (1,54)	**460,68 (310,81)**	1,53 (0,49)	0,94(0,96)
		p	***	*	***	**ns**	**ns**
		Muscle	0,05 (0,01)	0,56 (0,09)	7,22 (0,53)	**3,69 (0,76)**	0,34 (0,06)
Gymnothorax undulatus	*3*	Foie	**0,15 (0,06)**	0,38 (0,10)	**1149,09 (567,53)**	2,06 (0,31)	0,22 (0,04)
		p	**	**ns**	***	*	**ns**
Gymnothorax eurostus	*2*	Muscle	0,23 (0,18)	0,5 (0,01)	15,69 (10,53)	2,15 (0,96)	0,17 (0,01)
		Foie	0,54 (0,39)	0,54 (0,27)	821,54 (250,70)	2,49 (0,34)	0,25 (0,02)
Gymnothorax fimbriatus	*1*	Muscle	0,07	0,87	18,94	4,99	0,47
		Foie	0,23	0,50	1530,56	2,04	0,39
***Uropterygius* sp.**	*1*	Muscle	0,08	0,46	17,69	4,46	0,53
		Foie	0,15	0,41	215,09	2,12	0,29

b) Eléments traces « urbains » et autres

Espèce	*N*	Tissue	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn
		Muscle	0,46 (0,89)	22,86 (12,65)	0,05 (0,05)	1,78 (0,91)	0,08 (0,032)	0,03 (0,01)	2,02 (0,51)	34,90 (11,74)
***Conger* spp.**	*6*	Foie	0,31 (0,25)	24,431 (14,36)	**0,40 (0,26)**	**14,40 (7,28)**	0,071 (0,027)	-	**7,96 (3,39)**	**78,08 (22,21)**
		p	**ns**	**ns**	***	***	**ns**	/	***	***
		Muscle	0,46 (0,87)	12,47 (10,28)	0,53 (0,50)	1,80 (0,85)	0,060 (0,034)	0,04 (0,02)	1,39 (0,35)	51,45 (12,20)
Gymnothorax chilospilus	*37*	Foie	**2,37 (2,45)**	10,80 (6,63)	**2,64 (1,59)**	**12,35 (7,71)**	**0,173 (0,117)**	**0,37 (1,34)**	**5,22 (1,50)**	**114,38 (23,31)**
		p	***	**ns**	***	***	***	***	***	***
		Muscle	0,29 (0,20)	23,72 (12,21)	-	1,02 (0,48)	0,161 (0,019)	0,04 (0,003)	1,95 (0,01)	58,03 (5,34)
Gymnothorax undulatus	*3*	Foie	0,61 (0,20)	15,54 (6,14)	0,04 (0,01)	**13,52 (7,07)**	**0,253 (0,039)**	-	**4,68 (0,98)**	**78,46 (6,45)**
		p	**ns**	**ns**	/	**	*	/	**	*
Gymnothorax eurostus	*2*	Muscle	0,53 (0,40)	2,22 (0,19)	1,17 (0,27)	0,88 (0,39)	0,143 (0,017)	0,17 (0,20)	1,38 (0,25)	37,26 (3,34)
		Foie	5,28 (5,26)	5,02 (0,56)	3,82(0,72)	9,18 (0,48)	0,459 (0,199)	0,03 (0,01)	7,11 (2,13)	103,04 (19,80)
Gymnothorax fimbriatus	*1*	Muscle	0,30	33,28	0,07	0,80	0,386	0,03	1,36	44,09
		Foie	1,18	14,67	0,49	8,04	2,603	-	3,50	56,82
***Uropterygius* sp.**	*1*	Muscle	0,03	46,95	0,36	1,47	0,083	0,05	1,84	77,18
		Foie	0,39	39,63	5,27	13,75	0,207	0,08	5,88	116,95

*Note : ns = non significatif $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.*

d'une espèce à l'autre, avec des rapports qui restent relativement faibles (entre 0,4 et 7,3, Annexe 7.1). Enfin, il est difficile de conclure sur la répartition préférentielle de Ag et de Pb entre les tissus. Les concentrations en Ag paraissent plus fortes dans le foie que dans le muscle pour la plupart des espèces, mais cette différence n'est confirmée statistiquement que dans le cas de *G. chilospilus* (Tab. 7.5 et Annexe 7.1). La distribution du Pb n'est pas claire, puisqu'une plus forte accumulation est révélée tantôt dans le foie (*G. chilospilus*), tantôt dans le muscle (*G. eurostus*). Des comparaisons statistiques ultérieures devront donc être réalisées sur un plus grand nombre d'espèces et de spécimens d'anguilliformes pour pouvoir en déduire une tendance plus nette.

Ces résultats soutiennent en partie ceux obtenues par Metian *et al.* (2013) sur d'autres poissons lagonaires de hauts niveaux trophiques présents en Nouvelle-Calédonie (Serranidae, Letjanidae, Lethrinidae). Ils confirment la plus forte accumulation des éléments Cu, Fe, Hg et Zn dans le foie, ainsi que le très fort facteur d'enrichissement du Fe (rapport de 742 chez le Platycephalidae *Cymbacephalus beauforti*), et y incluent également le Cd, Co et Se par opposition aux conclusions de l'étude comparative. Le processus de détoxication se produisant dans le foie pour faire face à la toxicité potentielle de ces éléments (Metian *et al.* 2013) est donc très fortement suggéré chez les anguilliformes. Cette hypothèse est d'autant plus probable que les concentrations en Cd, Co, Cu et Hg mesurées dans le foie sont significativement corrélées à celles détectées dans le muscle (Annexe 7.2). En revanche, puisqu'aucune relation significative n'est soulignée dans les cas du Fe, Se et Zn, il est possible que leurs plus fortes concentrations dans le foie soient davantage liées à une plus grande affinité pour cet organe riche en lipides que pour le muscle riche en protéines.
Par ailleurs, comme la répartition de l'As ne semble de nouveau pas différer entre le muscle et le foie des anguilliformes (Metian *et al.* 2013), tout comme celle du Cr, du Mn et du Ni, le processus de détoxication de ces éléments-ci pourrait être très limité ou avoir lieu dans un autre organe de stockage et d'élimination (reins, glande digestive). Le niveau d'accumulation de la majorité de ces éléments dans le foie n'est d'ailleurs pas corrélé à celui détecté dans le muscle (Annexe 7.2). Seul le cas de l'As pose question, puisqu'une forte relation significative entre les concentrations obtenues dans le foie et dans le muscle est mise en évidence chez les deux espèces de poissons anguilliformes (Annexe 7.2). Deux hypothèses sont envisageables ; soit cet élément est en effet éliminé *via* le foie, mais les concentrations sont trop faibles pour qu'une différence notable soit visible entre les deux tissus, soit l'As présente une affinité équivalente pour les deux tissus ; auquel cas leurs concentrations varient de la même manière.

VII-2 Intégration et cheminement des contaminants au sein des réseaux trophiques

Tous les compartiments écologiques, des sources de MO aux prédateurs, accumulent des éléments traces dont l'origine et les concentrations peuvent différer. Au cours de leur transport, les contaminants rejetés dans le milieu à partir de sources naturelles ou anthropiques sont inégalement répartis entre les différents maillons de l'écosystème (Moore 1984 ; Felipe-Sotelo *et al*. 2007). Certains éléments métalliques dissous dans l'eau n'y restent pas et sont principalement accumulés dans le sédiment et par diverses macrophytes (Tsakovski *et al.* 2012). Ces derniers constituent pour les contaminants présents dans l'environnement à la fois des réservoirs de stockage et des sources (Tsakovski *et al.* 2012), soit en les libérant de nouveau dans la colonne d'eau, soit en étant directement consommés par des organismes des niveaux trophiques supérieurs. La comparaison entre les compartiments abiotiques et biotiques permet donc d'évaluer la fraction métallique réellement accessible ou biodisponible et accumulée par les organismes récifaux (Phillips 1990, 1994 ; Coteur *et al.* 2003 ; Danis *et al.* 2004). L'estimation de cette fraction biodisponible, qui est la seule à être potentiellement toxique, est par ailleurs particulièrement pertinente dans les travaux d'écotoxicologie (Rainbow 1995).

VII-2.1 Profil de contamination des éléments traces « miniers »

Les éléments traces « miniers » présentent quasiment tous la même répartition dans les différents compartiments trophiques, des sources de MO aux poissons anguilliformes, avec des concentrations en Cr, Fe, Mn et Ni significativement reliées entre elles (Fig. 7.1 et Annexe 7.3). Le Cr, le Fe et le Ni sont les trois éléments révélant la plus forte inter-corrélation ($r > 0,70$), tandis que leur lien avec le Mn est légèrement plus faible ($0,40 < r < 0,56$). Bonnet *et al.* (2014) ont précédemment mis en évidence de telles associations entre ces éléments à partir de concentrations mesurées uniquement chez les poissons anguilliformes. Les résultats de notre étude confirment donc le schéma de contamination commun à ces éléments traces provenant de la même source de pollution, et l'étend à l'ensemble des compartiments composant les réseaux trophiques récifo-lagonaires.

Ces éléments traces sont accumulés dans tous les maillons trophiques mais présentent généralement des concentrations plus élevées dans le sédiment que chez les organismes récifaux (Tab. 7.6). Le Fe par exemple est jusqu'à 85 et 270 fois plus concentré dans la MOS que chez *G. chilospilus* ou dans les macroalgues calcaires respectivement. De même, les

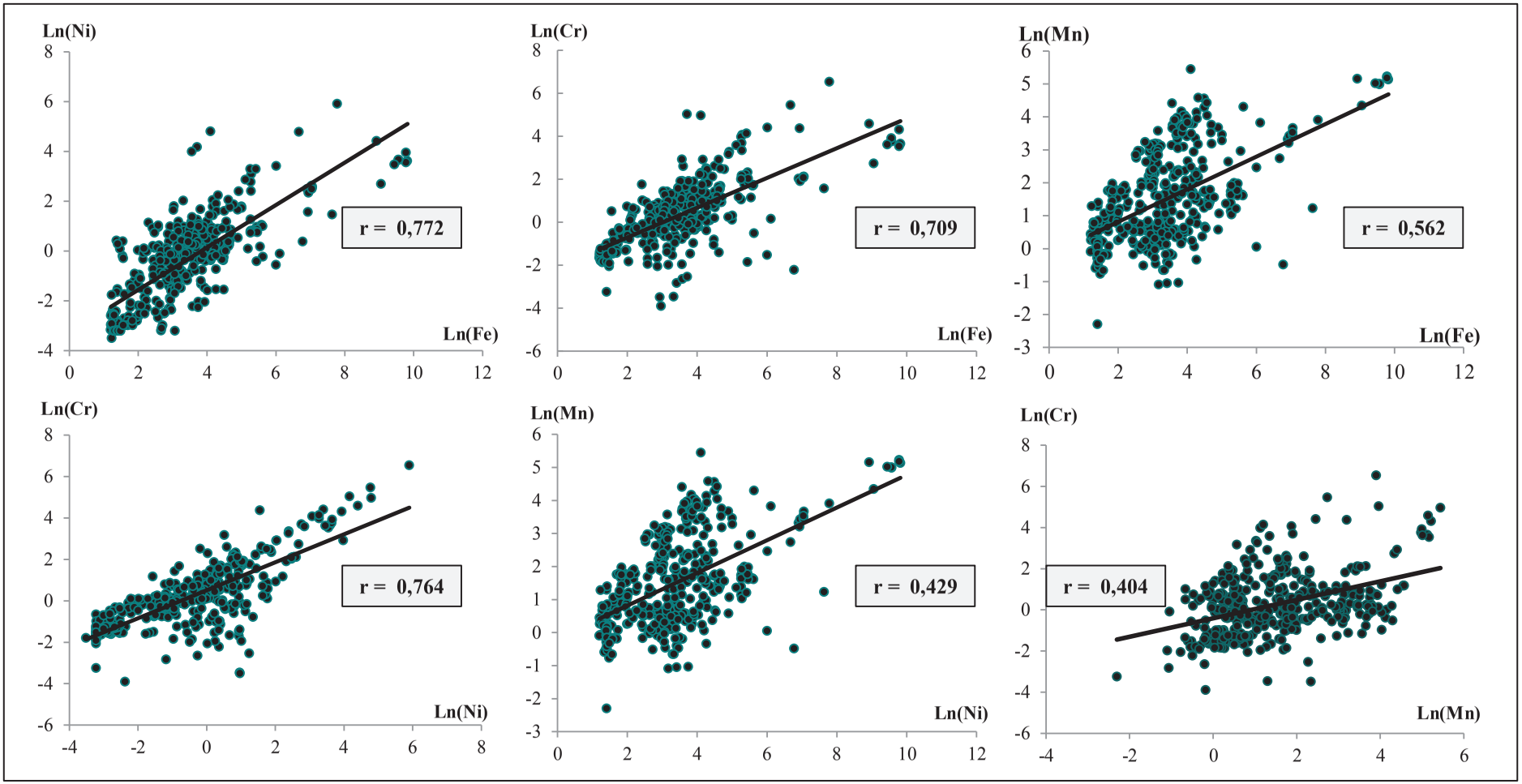


Figure 7.1 : Relations de corrélation entre les éléments traces d'origine minière (Cr, Fe, Mn et Ni), tous compartiments confondus. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

Tableau 7.6 : Concentrations moyennes (en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « miniers » mesurées dans les différents compartiments des réseaux trophiques des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Les concentrations moyennes les plus élevées (rouge) et les plus faibles (jaune) sont indiquées par un code couleur.

	Eléments traces "miniers"	Co	Cr	Fe	Mn	Ni	*N*
Sources de MO	**MOS**	1,99 (3,37)	12,44 (16,24)	2923 (5947,18)	35,33 (58,91)	9,66 (13,93)	*36*
	Turf	9,72 (8,18)	1,11 (1,01)	30 (36,48)	17,76 (19,55)	1,18 (1,96)	*30*
	Macroalgues calcaires	6,88 (14,61)	0,54 (0,55)	10,77 (13,63)	7,97 (14,95)	0,13 (0,19)	*48*
	Macroalgues non calcaires	4,25 (5,39)	0,60 (0,52)	11,7 (12,4)	6,81 (7,63)	0,22 (0,34)	*45*
	Phanérogames	18,9 (30,78)	0,57 (0,22)	18,8 (23,29)	18 (26,00)	0,36 (0,33)	*12*
invertébrés récifaux	**Pagures**	0,36 (0,28)	7,66 (21,03)	100,68 (190,24)	13,27 (20,21)	4,35 (6,48)	*32*
	Crabes	0,58 (1,96)	5,48 (16,88)	603,10 (1960,26)	11,85 (32,37)	4,63 (14,19)	*33*
	Isopodes	0,28 (0,21)	1,71 (1,26)	124,19 (60,24)	3,82 (1,80)	2,27 (1,45)	*3*
	Crevettes	0,15 (0,03)	0,21 (0,14)	27,37 (9,04)	2,76 (0,42)	1,25 (0,21)	*3*
	Trocas	0,15 (0,14)	1,27 (1,04)	40,27 (22,92)	2,20 (3,34)	0,76 (0,62)	*11*
	Nérites	0,59 (2,04)	9,4 (28,71)	77,11 (81,17)	27,79 (34,68)	6,30 (19,75)	*53*
	Cônes	0,84 (2,26)	76,14 (193,21)	331,29 (654,96)	9,01 (12,69)	40,26 (103,02)	*13*
	Echinides	0,42 (0,31)	5,68 (17,79)	38,45 (59,93)	6,28 (10,91)	4,00 (7,15)	*12*
AG	***G. chilospilus***	0,11 (0,08)	4,53 (7,15)	40,2 (36,9)	2,3 (1,4)	1,95 (3,19)	*48*
	***Conger* spp.**	0,13 (0,15)	4,03 (5,36)	34,3 (31,1)	2,7 (2,3)	1,44 (1,77)	*37*

Note : < dl : sous la limite de détection.

concentrations en Ni sont 7 et 75 fois plus élevées dans la MOS que chez *Conger* spp. ou dans les macroalgues calcaires respectivement. Néanmoins, certains invertébrés benthiques accumulent des concentrations moyennes de ces éléments particulièrement fortes, qui sont parfois même supérieures à celles mesurées dans le sédiment (Tab. 7.6). Les cônes notamment, se distinguent des autres consommateurs récifaux (invertébrés et poissons) par l'accumulation de concentrations moyennes en Cr et en Ni plus élevées que celles de la MOS. Les crabes et les nérites présentent également des niveaux de contamination importants en Fe et Mn respectivement, bien supérieurs à ceux des autres organismes récifaux et assez proches des niveaux du réservoir sédimentaire.

Le Co quant à lui se distingue par sa répartition différente dans les compartiments trophiques. Les taux d'accumulation mesurés décroissent le long des réseaux trophiques (Tab. 7.6) ; les concentrations en Co sont plus élevées chez les producteurs primaires, et en particulier chez le turf algal et les phanérogames, intermédiaires dans la MOS et plus faibles chez les consommateurs (39 à 170 fois inférieure à celle des producteurs primaires). Contrairement aux autres éléments « miniers », le Co n'est pas majoritairement présent dans le réservoir sédimentaire, mais plutôt chez les producteurs primaires, ce qui suggère son assimilation rapide par les macrophytes. Il y a donc un « décalage » entre les concentrations en Co et celles des autres éléments traces si l'on considère l'ensemble des compartiments trophiques. Ceci explique donc qu'aucune relation de corrélation significative ne soit observée entre le Co et les autres éléments « miniers », à l'exception du Mn ($r = 0,56$, Fig. 7.2 et Annexe 7.3).

Ces résultats s'opposent aux conclusions tirées par Bonnet *et al.* (2014) suggérant un lien entre les concentrations de Co et celles de Ni chez les poissons anguilliformes. La prise en compte de tous les compartiments dans ces analyses de corrélation explique en fait cette absence de lien entre ces éléments traces dont la distribution diffère. Des corrélations réalisées indépendamment au sein de chaque compartiment (les producteurs primaires, la MOS, les consommateurs) confirment bien la relation forte qui relie le Co au Cr, Fe et Ni ($p < 0.001$, $0,37 < r < 0,92$, résultats non présentés), comme suggérée par Bonnet *et al.* (2014).

Les distributions disparates des concentrations entre les différents compartiments observées pour l'ensemble de ces éléments suggèrent plusieurs hypothèses. Tout d'abord, le sédiment semble montrer une forte affinité pour la plupart des éléments métalliques d'origine minière véhiculés par la colonne d'eau (Cr, Fe, Mn et Ni), se constituant ainsi le réservoir de

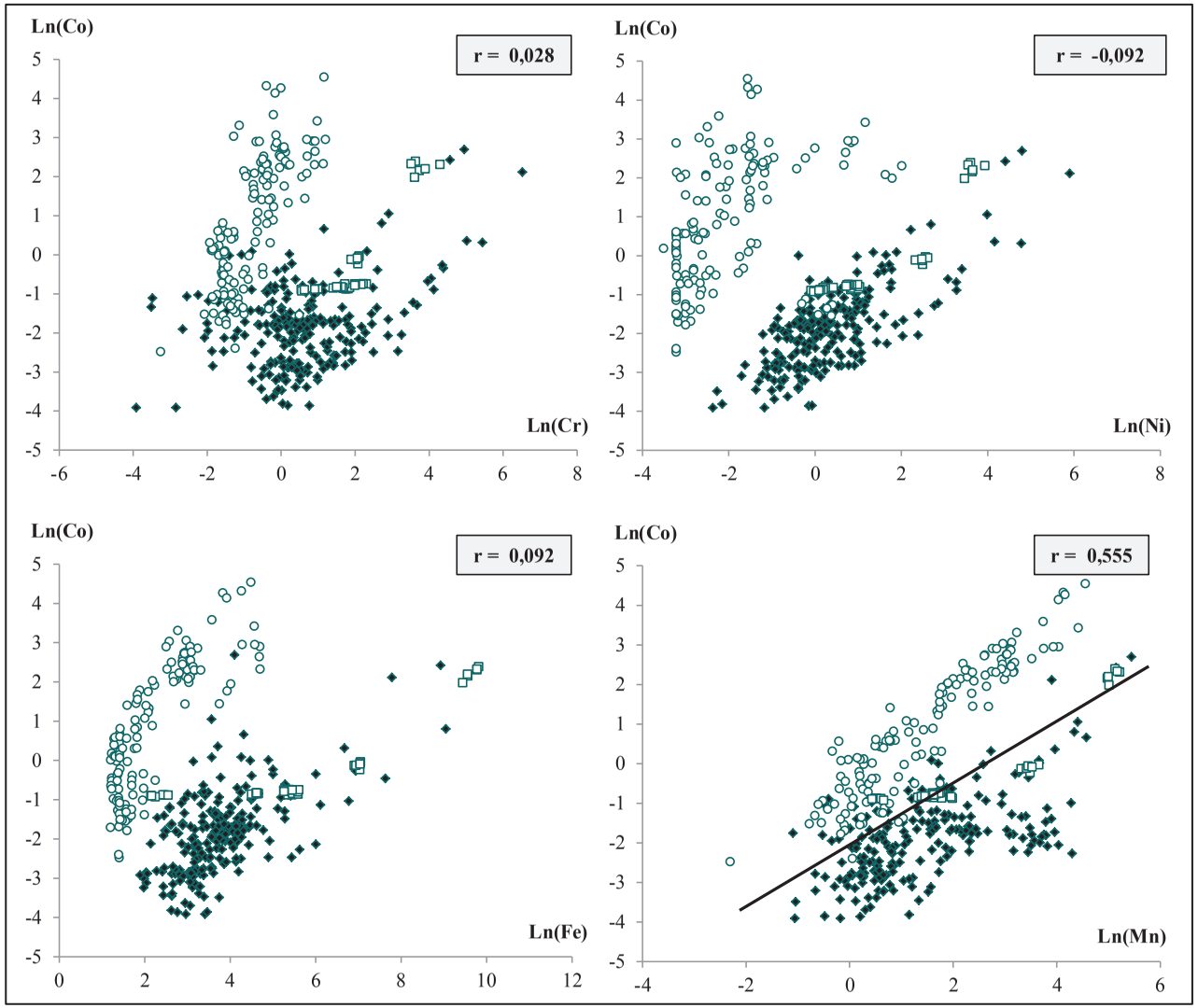


Figure 7.2 : Relations de corrélation entre le Co et les autres éléments traces d'origine minière (Cr, Fe, Mn et Ni), tous compartiments confondus. Les concentrations mesurées dans les producteurs primaires (ronds vides), la MOS (carrés vides) et les consommateurs (rond pleins) sont graphiquement différenciées. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

stockage principal de cette catégorie de contaminants. Seul le Co est préférentiellement directement accumulé par les producteurs primaires.

Les concentrations mesurées chez les consommateurs étant généralement inférieures à celle observées dans les sources de MO, il apparaît pertinent de suggérer que les éléments « miniers », sont probablement assez peu biodisponibles. Si ces contaminants le sont, les organismes récifaux en accumulent en tous cas de faibles concentrations ou les éliminent très efficacement. Cette dernière proposition semble plausible pour expliquer les faibles concentrations en Co et Fe mesurées chez les consommateurs, puisque ces deux éléments sont *a priori* éliminés par le foie, chez les poissons anguilliformes en tous cas (voir précédemment). En revanche, pour le Cr, Mn et Ni, pour lesquels le processus de détoxication dans le foie n'a pas été mis en évidence chez les poissons, l'hypothèse d'une faible biodisponibilité est plus probable.

Seuls certains organismes benthiques étroitement liés à la MOS à travers leurs habitats ou leurs ressources nutritives (nérites, cônes, crabes) révèlent des niveaux de contamination plus élevés en éléments « miniers ». Le réservoir sédimentaire semble donc jouer un rôle indirect, en libérant les contaminants dans la colonne d'eau, plutôt que celui de voie de contamination directe pour les organismes. Enfin, les niveaux de contamination n'augmentent pas fortement en fonction du niveau trophique des consommateurs. Il est donc probable que les éléments traces « miniers » ne soient pas bioamplifiés le long des réseaux trophiques. Toutes ces hypothèses seront plus largement discutées ultérieurement dans cette discussion *(cf.* VII-2.3).

VII-2.1 Profil de contamination des autres éléments traces

Les autres éléments traces sont répartis dans les compartiments trophiques tout à fait différemment par rapport à la plupart des éléments « miniers ». Plusieurs configurations sont possibles (Tab. 7.7) ; certains éléments sont détectés dans tous les compartiments trophiques (Cu, Hg, Pb, Se), d'autres révèlent des concentrations sous la limite de détection chez les producteurs primaires, faibles dans sédiment et plus fortes chez les consommateurs (As et Zn), certains encore sont présents dans les organismes mais très peu dans le compartiment sédimentaire (Ag, Cd) et enfin le V n'est détecté en concentrations suffisantes que dans les sources de MO.

Deux profils généraux de contamination des réseaux trophiques récifo-lagonaires ressortent lorsque les concentrations de ces éléments traces sont mises en relation, tous compartiments confondus (Fig. 7.3 et Annexe 7.3). D'un côté, les éléments As, Hg et Zn révèlent des

Tableau 7.7 : Concentrations moyennes (en µg.g^{-1} de poids sec) en éléments traces « urbains » et autres mesurées dans les différents compartiments des réseaux tropiques des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Les concentrations moyennes les plus élevées (rouge) et les plus faibles (jaune) sont indiquées par un code couleur.

	Eléments traces "urbains" et autres	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn	*N*
Sources de MO	**MOS**	*< dl*	4,43 (7,06)	*< dl*	2,29 (5,10)	0,005 (0,012)	0,28 (0,32)	0,12 (0,05)	9,07 (18,02)	5,5 (4,14)	*36*
	Turf	7,49 (6,39)	*< dl*	1,44 (1,26)	654,2 (720,83)	0,014 (0,013)	0,24 (0,19)	6,88 (6,74)	14,77 (13,99)	*< dl*	*30*
	Macroalgues calcaires	8,98 (7,90)	*< dl*	1,14 (1,55)	415,78 (1091,68)	0,002 (0,001)	0,12 (0,13)	5,76 (13,17)	7,18 (3,92)	*< dl*	*48*
	Macroalgues non calcaires	12,17 (10,89)	0,25 (0,11)	0,69 (0,29)	183,3 (224,26)	0,006 (0,003)	0,16 (0,16)	4,13 (4,77)	11,05 (8,83)	*< dl*	*45*
	Phanérogames	11,5 (12,44)	*< dl*	1,35 (1,77)	1091,62 (1667,79)	0,004 (0,001)	0,14 (0,10)	4,94 (5,29)	13,52 (4,66)	*< dl*	*12*
invertébrés récifaux	**Pagures**	0,12 (0,28)	17,23 (18,82)	1,10 (4,52)	19,99 (19,10)	0,014 (0,013)	0,49 (1,63)	1,11 (1,90)	*< dl*	101,15 (74,02)	*32*
	Crabes	0,26 (0,32)	59,01 (177,04)	1,77 (4,23)	38,44 (30,97)	0,081 (0,105)	23,39 (133,39)	1,35 (0,71)	*< dl*	123,86 (77,40)	*33*
	Isopodes	0,23 (0,09)	78,86 (131,66)	1,15 (0,14)	19,92 (6,70)	0,400 (0,347)	74,01 (101,1)	1,55 (1,37)	*< dl*	71,85 (10,47)	*3*
	Crevettes	0,17 (0,02)	21,79 (7,51)	1,62 (0,09)	14,89 (3,44)	0,041 (0,010)	0,28 (0,22)	2,57 (0,61)	*< dl*	77,66 (3,48)	*3*
	Trocas	0,12 (0,16)	19,3 (13,27)	0,32 (0,79)	8,42 (7,48)	0,019 (0,011)	0,05 (0,06)	0,76 (0,19)	*< dl*	38,53 (9,99)	*11*
	Nérites	0,24 (0,36)	36,56 (17,48)	0,54 (0,85)	55,39 (86,33)	0,022 (0,015)	1,02 (4,02)	1,90 (0,94)	*< dl*	73,39 (20,61)	*53*
	Cônes	1,67 (2,95)	161,16 (101,67)	2,05 (5,33)	27,28 (16,04)	0,053 (0,060)	0,43 (0,88)	2,60 (1,31)	*< dl*	67,85 (41,60)	*13*
	Echinides	0,06 (0,05)	38,13 (91,21)	4,00 (3,15)	3,55 (6,40)	0,041 (0,037)	1,35 (2,59)	1,60 (1,78)	*< dl*	47,64 (18,47)	*12*
AG	***G. chilospilus***	*< dl*	11,0 (7,4)	0,41 (0,47)	1,6 (0,7)	0,049 (0,028)	0,05 (0,04)	1,2 (0,4)	*< dl*	56,5 (16,4)	*48*
	***Conger* spp.**	*< dl*	25,7 (25,6)	0,04 (0,04)	1,9 (0,9)	0,117 (0,112)	0,04 (0,09)	1,8 (0,8)	*< dl*	45,4 (23,8)	*37*

Note : < dl : sous la limite de détection.

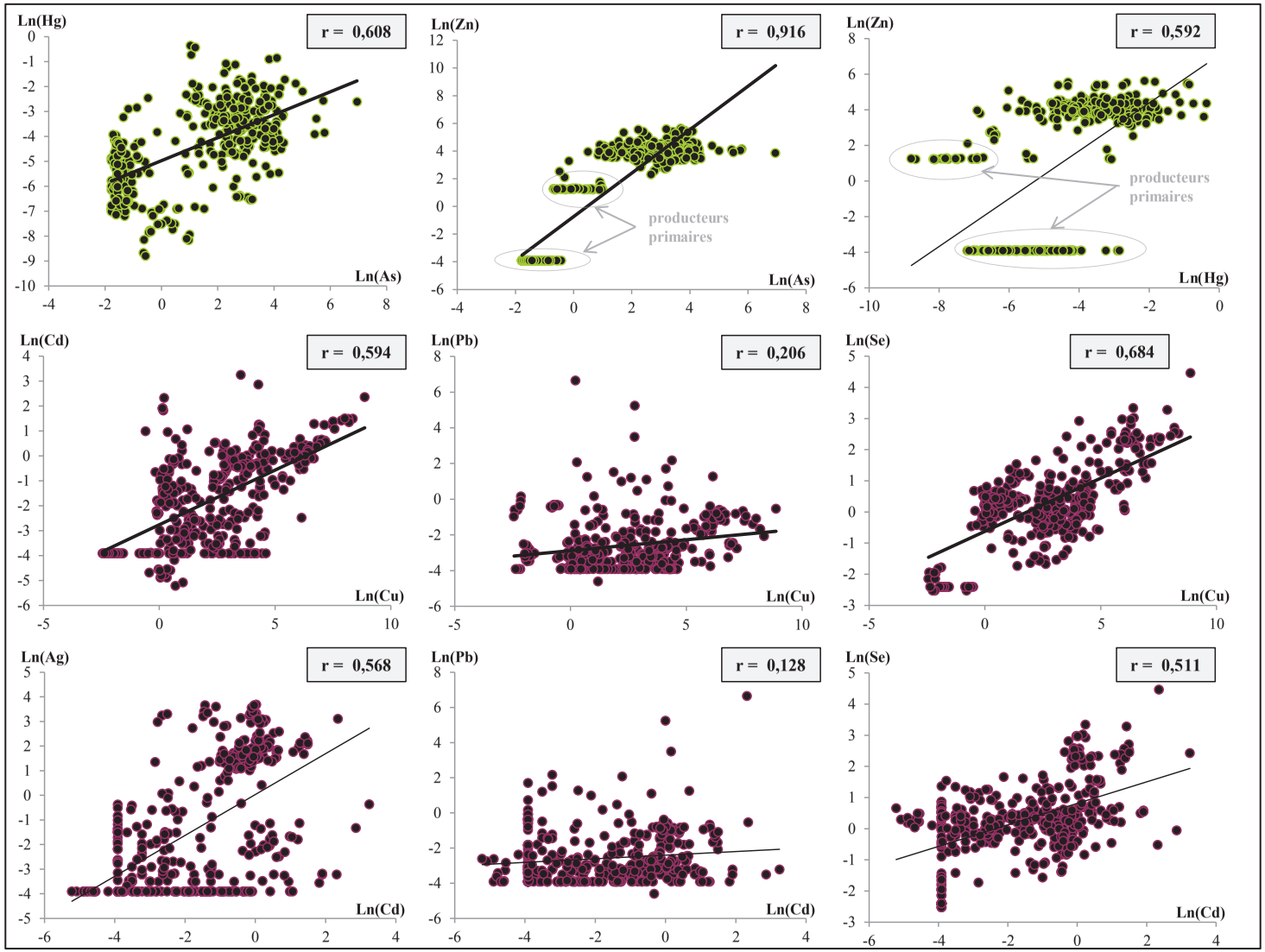


Figure 7.3 : Relations de corrélation entre les autres éléments traces (Ag, As, Cd, Cu, Hg, Pb, Se, Zn), tous compartiments confondus. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

concentrations significativement corrélées entre elles ($r > 0,59$, $p < 0,001$), avec un lien particulièrement fort entre As et Zn ($r = 0,92$). De l'autre, les concentrations en Ag, Cd, Cu, Pb, Se et V sont significativement reliées entre elles par une corrélation relativement forte ($0,35 < r < 0,78$, $p < 0,05$), et seul Pb présente des coefficients de corrélation plus faibles avec les autres éléments ($r < 0,22$, $p < 0,05$). Quelques-unes de ces relations suivent les tendances soulignées par Bonnet *et al.* (2014) chez les anguilliformes, présentant une association entre les éléments traces urbains Cu/Pb et Cd/Ag.

Ces deux groupes d'éléments traces sont donc différemment répartis entre les compartiments des réseaux trophiques, et leurs concentrations évoluent d'ailleurs de manière opposée (*cf.* corrélations négatives, Annexe 7.3). Une telle disparité dans leurs profils généraux de contamination pourrait résulter du fait que leurs sources d'émissions sont en partie divergentes. La plupart de ces éléments traces, tels que Ag, Cd, Cu et Pb, sont reconnus comme ayant une origine essentiellement urbaine (Martin *et al.* 1988 ; Sañudo-Willhelmy et Flegal 1992 ; Callender et Rice 2000). Le Se est fortement associé au Cd et au Cu, puisqu'il sert par exemple de colorant pour le verre et les matières plastiques (rouge de cadmium) ou encore à améliorer les qualités du cuivre, et pourrait donc être lui aussi attribué aux émissions urbaines. De même, les éléments traces As, Hg et Zn peuvent provenir des activités industrielles liées à l'urbanisation. L'origine de l'arsenic peut être naturelle, il est alors souvent associé à l'argent (Ag), au cuivre (Cu) et au sélénium (Se) en particulier (Nriagu 1994 ; Meharg et Hartley-Whitaker 2002), mais sa présence à forte dose dans l'environnement a la plupart du temps une origine industrielle (mines, métallurgie). Les émissions anthropiques du mercure sont principalement issues de l'industrie et de l'incinération domestique (Cossa *et al.* 1990) et le zinc est très souvent employé dans les villes pour la construction (toitures, gouttières et descentes d'eaux pluviales), comme c'est notamment le cas en Nouvelle-Calédonie. Toutefois, ces trois éléments traces peuvent également provenir de l'activité agro-industrielle au travers de l'utilisation de produits phytosanitaires. Les pesticides arséniés sont massivement utilisés en agriculture (épandage sur les vergers, les golfs, Meharg et Hartley-Whitaker 2002 ; Feng *et al.* 2005), tout comme les nombreux composés mercuriques servant de fongicides et de bactéricides. Le zinc est lui aussi employé par ce secteur d'activités, comme apport d'oligo-élément essentiellement en zones de sols fortement calcaires, tels qu'on en trouve sur la côte ouest de la Grande Terre (Latham *et al.* 1978).

Outre une origine différente, ces profils de contamination distincts pourraient également résulter de propriétés physico-chimiques variables entre les deux groupes d'éléments traces. Certains éléments traces montrent des niveaux d'accumulation évoluant de manière semblable lorsque ceux-ci sont comparés uniquement au sein des consommateurs (invertébrés et poissons anguilliformes). Toutefois, ce ne sont pas forcément les éléments traces de même distribution qui révèlent des concentrations corrélées (résultats non présentés). En ne considérant que les consommateurs, les concentrations en Zn et en As ne sont que faiblement liées entre elles ($p < 0,01$, $r = 0,20$) et ne sont pas significativement corrélées aux concentrations en Hg ($p > 0,05$). Ce dernier ne montre d'ailleurs de relation significative avec aucun des éléments, à l'exception du Se avec lequel une faible corrélation est soulignée ($p < 0,01$, $r = 0,22$). Les autres éléments traces (Ag, Cd, Cu, Pb, Se) ne révèlent pas davantage d'associations entre eux, comme par exemple le Pb dont les concentrations ne sont corrélées qu'avec celles de Ag. Des relations plutôt fortes sont même observées entre des éléments dont les profils de contamination sont distincts, tel que le Cu et le Zn ($p < 0,001$, $r = 0,49$) ou l'Ag et l'As ($p < 0,001$, $r = 0,42$).

Les propriétés physico-chimiques de tous ces éléments paraissent donc en effet variables. Cela influence leur biodisponibilité et donc leur capacité à être accumulés par les organismes (Wang 2002). Néanmoins, même des éléments qui sont accumulés par des cibles analogues (As, Hg et Zn) n'ont pas nécessairement des caractéristiques semblables. Ils peuvent donc montrer un comportement différent lors du processus d'accumulation par un même organisme.

Contrairement aux éléments « miniers », les autres éléments traces semblent donc être émis dans l'environnement par des sources d'origines multiples (industrielle, agricole, urbaine), et ne sont pas préférentiellement accumulés dans la MOS, y étant représentés par des concentrations relativement faibles (Tab. 7.7). Le sédiment ne constitue donc pas le réservoir de stockage privilégié de cette catégorie d'éléments. Ce rôle semble plutôt être joué par les producteurs primaires qui accumulent des concentrations en Ag, Cu, Se, V particulièrement élevées (Tab. 7.7). Parmi les éléments accumulés par tous les maillons trophiques (Cu, Hg, Pb et Se), seul Hg semble réellement montrer un potentiel de bioamplification le long des réseaux trophiques, avec l'augmentation des concentrations vers les plus hauts niveaux trophiques (*cf.* VII-2.3, *Bioamplification des contaminants dans les réseaux trophiques*). Certains comme le Cu et le Se, révèlent des profils contraires, avec des concentrations plutôt décroissantes le long des réseaux trophiques. Enfin, les invertébrés

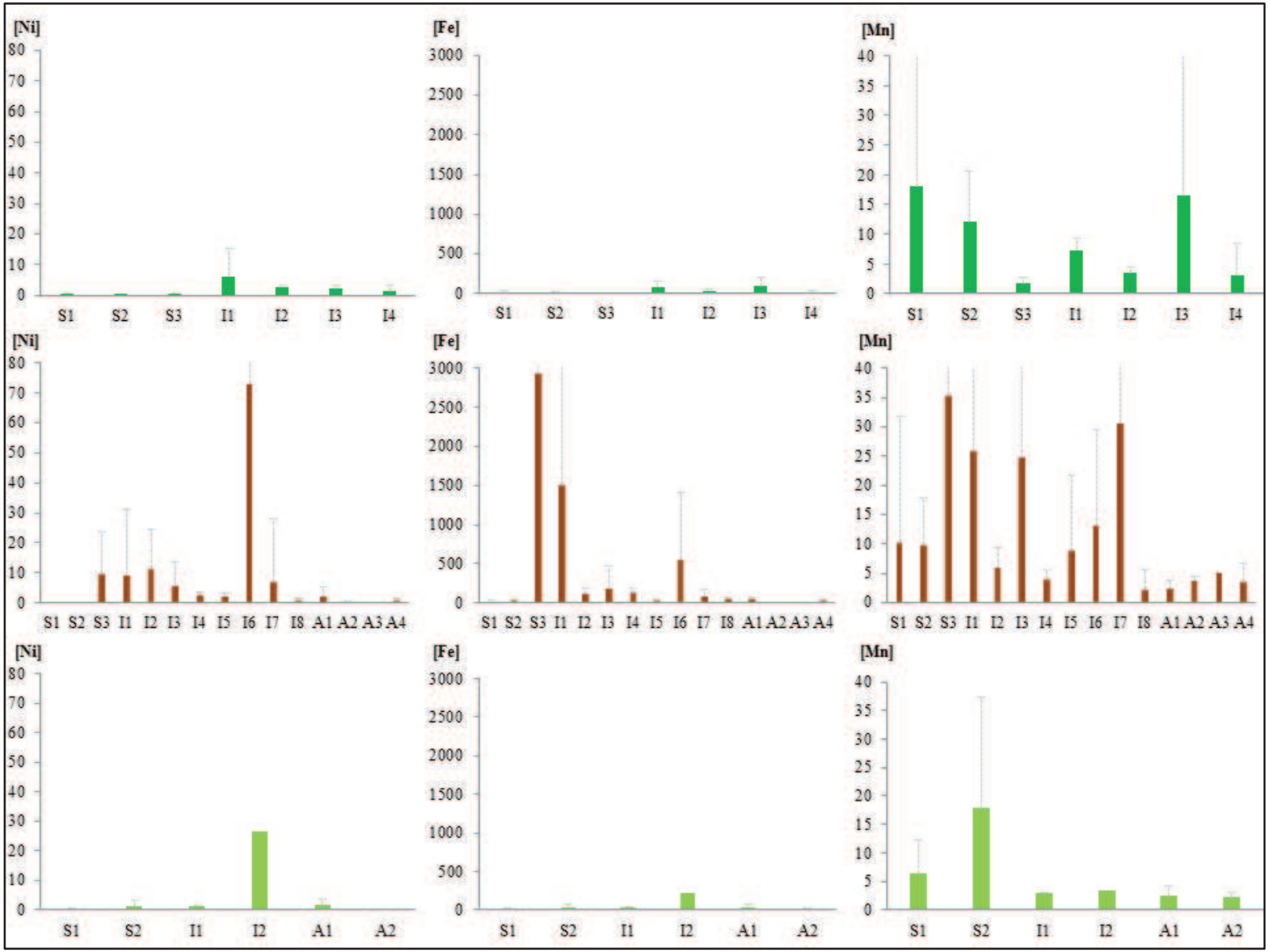
récifaux présentent également des niveaux de contamination parfois très élevés en certains éléments traces spécifiques (Tab. 7.7). Ainsi les crabes et les pagures accumulent par exemple les plus fortes concentrations en Zn, ce qui va dans le sens de l'importance métabolique de cet élément essentiel pour ces crustacés. Les isopodes, les cônes et les échinides révèlent aussi une grande capacité d'accumulation de As, Pb ou Cd. La présence de certains de ces éléments traces non-essentiels rappelle en outre l'importance de l'alimentation comme voie majeure de contamination des organismes (Willis et Sunda 1984 ; Wang 2002 ; Xu et Wang 2002 ; Zhang et Wang 2006).

VII-2.3 Caractérisation de la contamination dans les réseaux trophiques

Accumulation différentielle selon les voies trophiques

La nature de la MO préférentiellement ciblée par les éléments traces métalliques varie selon le type d'élément considéré (minier *vs.* urbain). En conséquence, les consommateurs accumulent potentiellement des niveaux en contaminants différents selon l'origine de leurs ressources nutritives. Partant de ces postulats, l'examen de l'intégration des polluants en fonction des voies de transfert de la MO s'est révélé être une piste pertinente à suivre.

La voie de transfert de la MOS et des macroalgues associées présente dans ses sources les concentrations moyennes en Cr, Fe, Mn et Ni les plus élevées des trois réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires étudiés ($p < 0,001$, Fig. 7.4 et Annexe 7.4). Ceci est lié au stockage important de ces éléments « miniers » dans le réservoir sédimentaire plutôt que dans les producteurs primaires tels que les phanérogames marines ou le turf. Les niveaux moyens d'accumulation mesurés chez les consommateurs impliqués dans cette voie trophique sont globalement plus forts que ceux des consommateurs dépendant des autres réseaux, bien que les concentrations obtenues restent très variables d'une espèce à l'autre et entre individus d'une même espèce (Annexe 7.5). Ces tendances s'avèrent significatives dans les cas du Fe et du Mn ($p < 0,05$, Annexe 7.4), mais pas pour le Cr et le Ni ($p > 0,05$). De plus, parmi les consommateurs utilisant des ressources nutritives liées à la MOS, ce sont principalement les invertébrés (petits crabes, cônes, nérites, Annexe 7.5) qui accumulent ces fortes concentrations en éléments « miniers ». Les anguilliformes qui en dépendent également (*Conger* Ls, *Gymnothorax chilospilus*, *G. fimbriatus*, *G. undulatus*) ne se discriminent pas significativement des espèces appartenant aux deux autres voies trophiques ($p > 0,05$, Annexe 7.4).


[Ni]
[Fe]
[Mn]
S1 S2 S3 I1 I2 I3 I4
[Ni]
[Fe]
[Mn]
S1 S2 S3 I1 I2 I3 I4 I5 I6 I7 I8 A1 A2 A3 A4
[Ni]
[Fe]
[Mn]
S1 S2 I1 I2 A1 A2

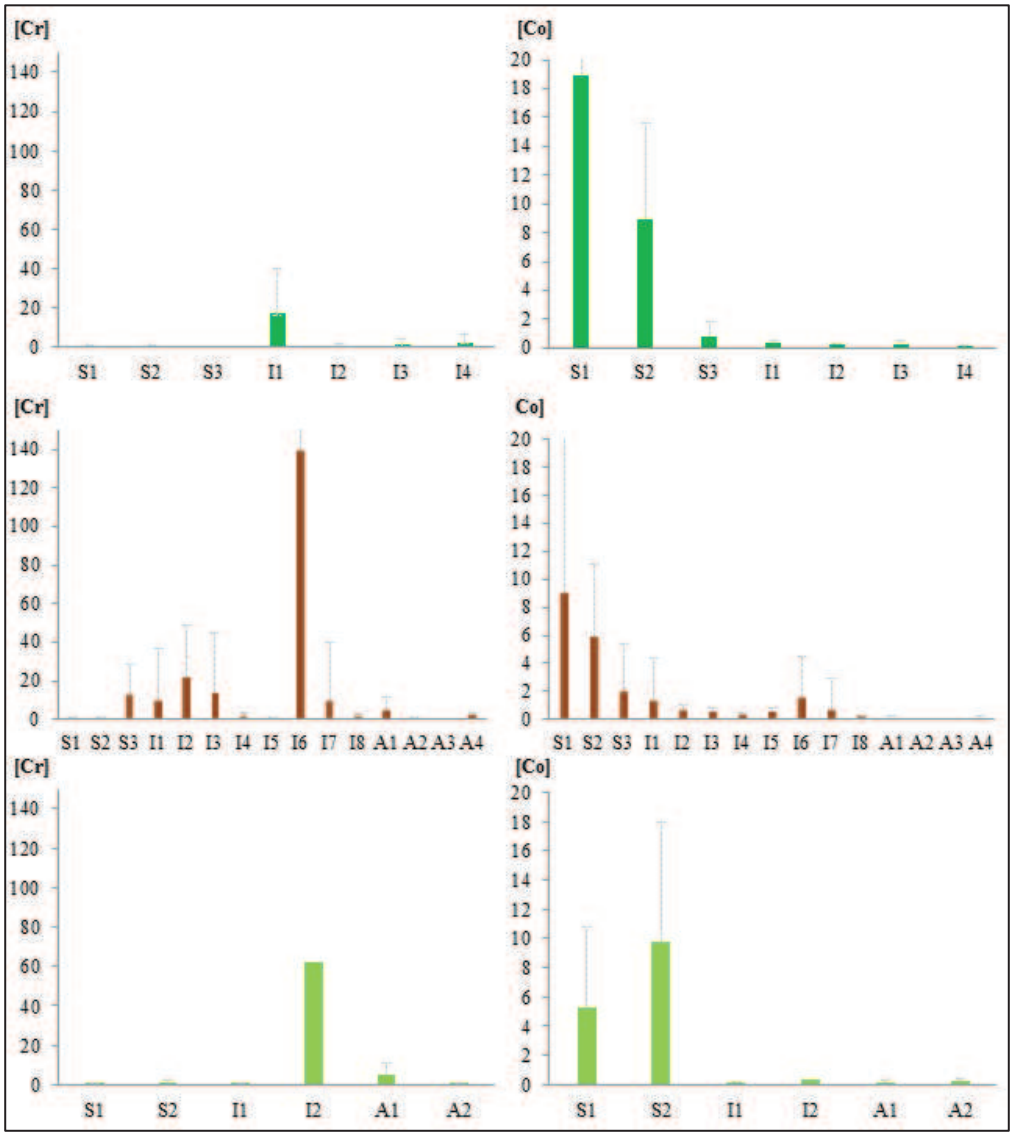
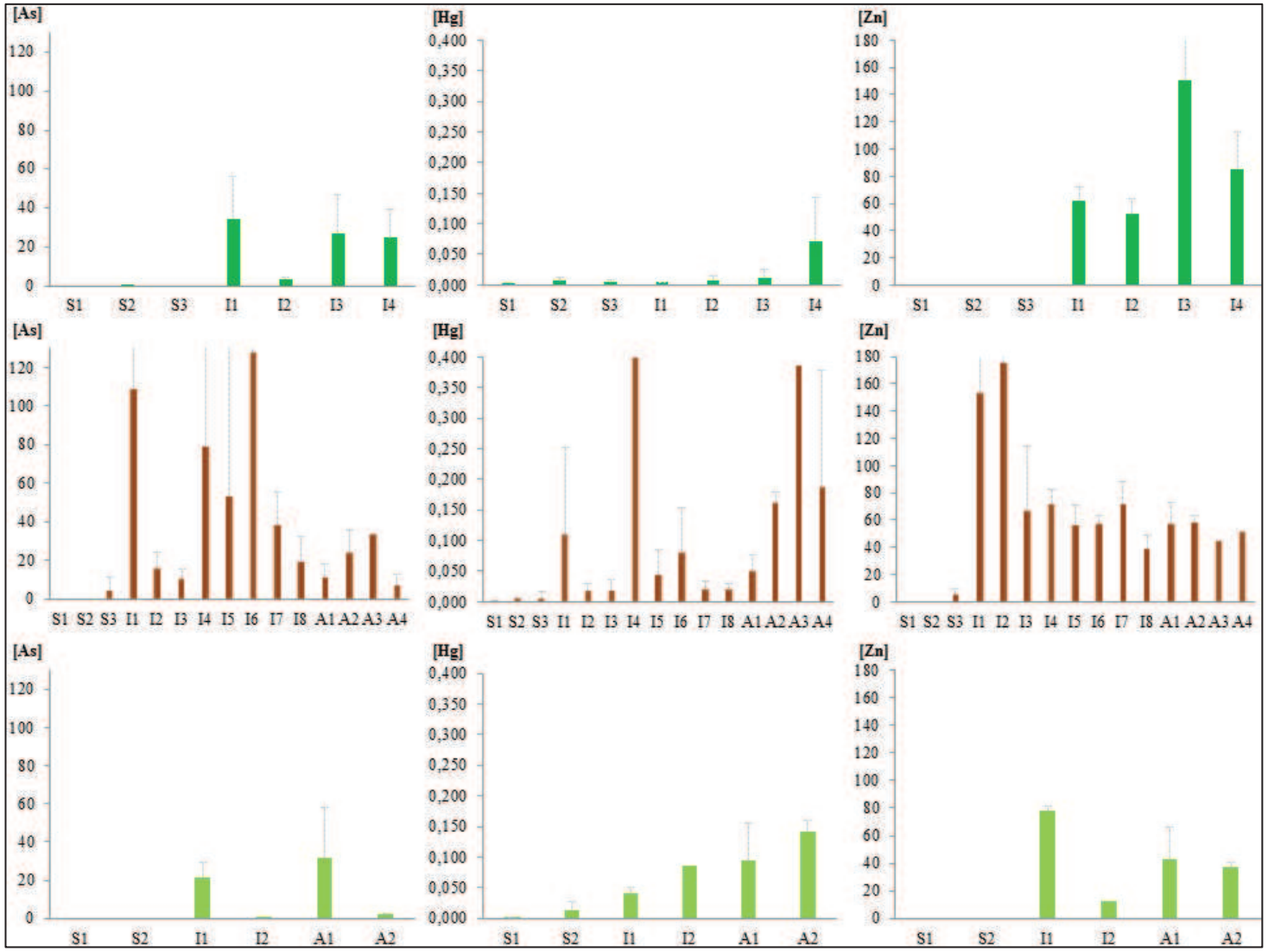


Figure 7.4 : Concentrations moyennes en éléments traces « miniers » (Co, Cr, Mn, Ni et Fe) entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (vert foncé), par la MOS (marron) et le turf (vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues *(Codifications des organismes et concentrations en éléments traces associées en Annexe 7.5)*.

Ce lien entre le niveau de contamination des sources de MO et celui des consommateurs au sein des différents réseaux trophiques est beaucoup moins clair dans le cas du Co. Cet élément est en moyenne plus accumulé dans la MO provenant des phanérogames marines, et dans une moindre proportion du turf, que dans celle de la MOS (Fig. 7.4 et Annexe 7.4). Toutefois, ces différences de concentrations ne se répercutent pas au niveau des consommateurs ($p > 0,05$). Au contraire, ce sont les invertébrés dépendant de la voie de transfert de la MOS qui accumulent des concentrations en Co plus fortes ($p < 0,05$).

Le réseau trophique benthique alimenté principalement par la MOS semble donc être une voie d'intégration majeure des éléments traces « miniers » dans les écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Tout d'abord, puisque ces éléments sont préférentiellement stockés dans ce réservoir, les quantités potentiellement biodisponibles sont donc bien supérieures à celles des macrophytes. De plus, la MOS est une ressource nutritive importante pour les consommateurs récifaux du lagon calédonien, plus utilisée que les phanérogames marines et la plupart des macroalgues (*cf.* VI-1.2). Cette source de MO semble donc réunir certaines des qualités requises pour être un bon vecteur de contamination. Ainsi, même les éléments traces « miniers » peu accumulés dans le sédiment ou peu biodisponibles, tels que le Co et le Fe, sont transférés vers les organismes des niveaux trophiques supérieurs fortement dépendant de cette MO (invertébrés benthiques).

Les patrons d'intégration des autres éléments traces entre les différents réseaux trophiques sont plus complexes à interpréter que pour ceux d'origine « minière ». Les contaminants provenant potentiellement en partie des activités agro-industrielles (As, Hg et Zn) ne montrent par exemple pas les mêmes distributions (Fig. 7.5 et Annexe 7.4). Les concentrations moyennes en As sont plus élevées dans la MOS que dans les autres sources de MO ($p < 0,001$), mais aucune différence significative n'est soulignée entre les consommateurs des différentes voies trophiques ($p > 0,05$). A l'inverse, le Hg révèle des niveaux moyens d'accumulation plus faibles dans la MOS et les macroalgues associées que dans les sources des autres réseaux trophiques benthiques ($p < 0,001$, phanérogames, turf, Annexe 7.5). Ce sont du coup les consommateurs de la voie de transfert du turf qui présentent statistiquement les plus fortes concentrations moyennes en Hg ($p < 0,001$, Annexe 7.4). Pour le Zn, les niveaux d'accumulation moyens mesurés chez les consommateurs présentent des concentra-


[As]
[Hg]
[Zn]
S1 S2 S3 I1 I2 I3 I4
S1 S2 S3 I1 I2 I3 I4 I5 I6 I7 I8 A1 A2 A3 A4
S1 S2 I1 I2 A1 A2

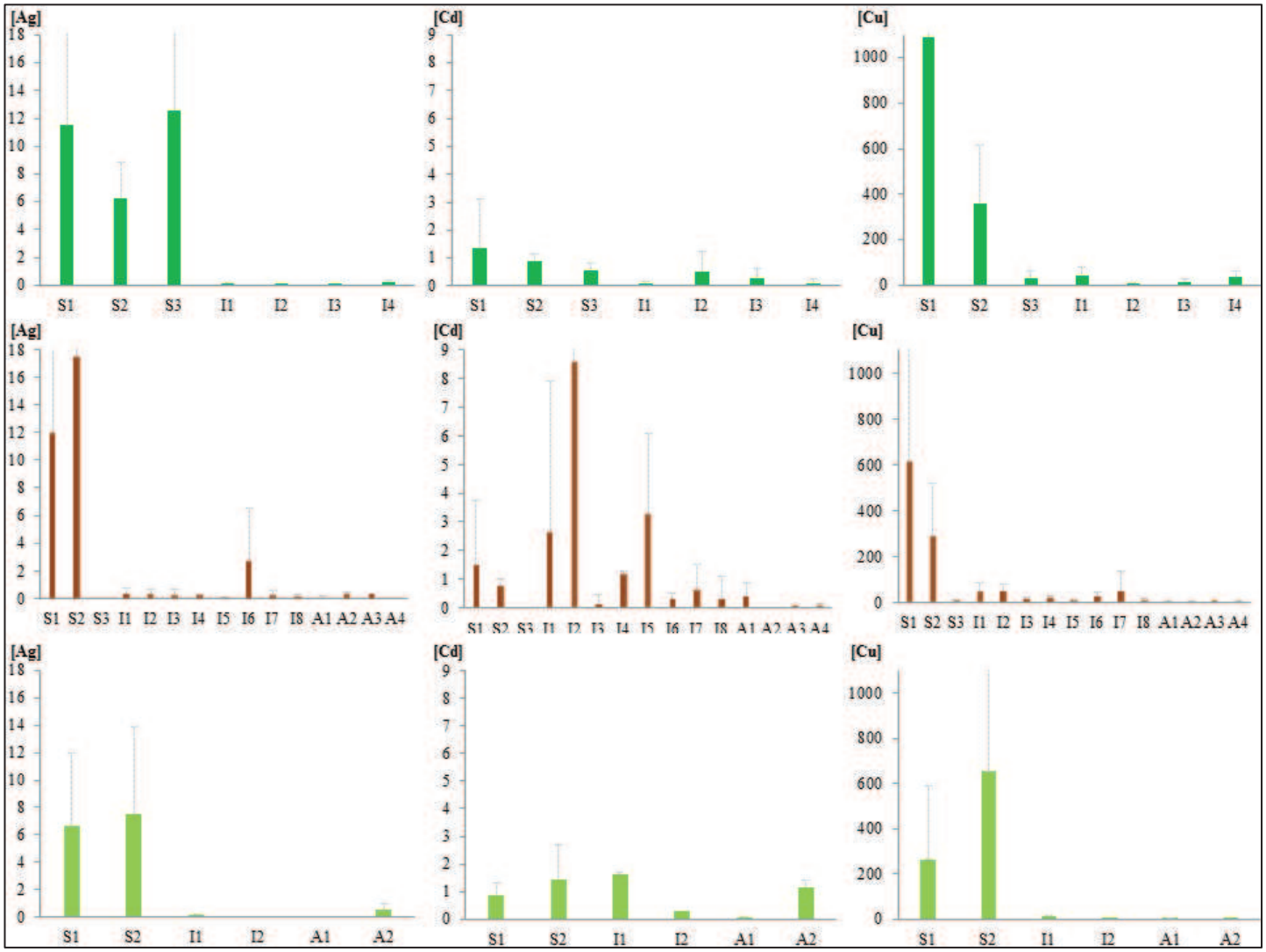


Figure 7.5 : Concentrations moyennes en éléments traces « urbains » et autres (Ag, As, Cd, Cu, Hg et Zn) entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (vert foncé), par la MOS (marron) et le turf (vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues *(Codifications des organismes et concentrations en éléments traces associées en Annexe 7.5).*

tions décroissantes dans les réseaux trophiques benthiques principalement alimentés par les phanérogames, la MOS et le turf respectivement ($p < 0,05$, Annexe 7.4).

Lorsque les différentes catégories de consommateurs sont considérées séparément, les schémas de distribution de ces trois éléments traces (As, Hg et Zn) tendent à se recouper. Les invertébrés dépendant de la MOS accumulent des concentrations particulièrement fortes, en As et Hg surtout, vis-à-vis de ceux impliqués dans les autres voies de transfert (Fig. 7.5), bien que cette tendance ne soit pas statistiquement significative ($p > 0,05$, Annexe 7.4). Les poissons anguilliformes appartenant au réseau trophique benthique alimenté par la MOS (*Conger* Ls, *Gymnothorax chilospilus*, *G. fimbriatus*, *G. undulatus*) accumulent des concentrations moyennes en As, Hg et Zn plus élevées que les autres espèces (*Conger* Ll et *Gymnothorax eurostus*, $p < 0,05$ - Fig. 7.5 et Annexe 7.4).
D'autres études ont déjà mises en évidence de plus fortes valeurs en Hg dans le muscle de requins de haut niveau trophique en relation proche avec le sédiment (Kress *et al.* 1998). Le réseau trophique benthique « sédimentaire » alimenté principalement par la MOS semble donc de nouveau être une voie d'intégration majeure de ces éléments traces dans les écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie.

Cette hypothèse est appuyée du fait que, parmi les éléments traces typiquement « urbains », l'Ag et le Cd semblent également s'accumuler préférentiellement dans les sources ou les consommateurs dépendant de cette voie de transfert de MO (Fig. 7.5 et Annexe 7.4). En revanche, le Cu, le Se et le Pb ne suivent pas cette règle générale. Leurs concentrations moyennes sont plus élevées chez les consommateurs dépendant des voies de transfert de la MO issue des phanérogames (Cu), du turf (Se), ou ne révèlent aucune différence significative entre les trois réseaux trophiques benthiques (Pb, Fig. 7.5 et Annexe 7.6).

Bioamplification des contaminants dans les réseaux trophiques

Il y a quarante ans, Isaacs (1973) suggérait que le processus de bioamplification des contaminants ne puisse avoir lieu dans les systèmes marins, du fait que leurs chaînes alimentaires sont plus connectées entre elles que dans les écosystèmes terrestres. Il considérait que, puisque les prédateurs marins consomment une grande variété de proies de tailles inférieures et que les concentrations en contaminants varient entre les espèces et entre les groupes d'âge au sein des espèces, il y avait moins de risque de bioamplification dans les

réseaux trophiques marins. De nos jours, il est largement admis que la bioamplification des contaminants dans les réseaux trophiques est une règle potentiellement applicable à tous les systèmes écologiques (Gray 2002).

Le processus de bioamplification peut être défini comme étant la bioaccumulation d'une substance suite à la consommation d'autres organismes (DeForest *et al.* 2007). Selon les auteurs, cette augmentation de concentration est considérée comme étant le seul résultat de la prise de nourriture (Gray 2002) ou comme une combinaison de la bioconcentration et de l'absorption des aliments (MacKay et Fraser 2000). Dans les deux cas, pour que ce processus soit mis en évidence, il est essentiel de connaître les relations trophiques au sein d'un écosystème, ainsi que le niveau trophique des organismes. Le concept de niveaux trophiques est couramment utilisé, avec succès dans les études prédictives de la bioaccumulation des contaminants chez les prédateurs supérieurs (Rasmussen *et al.* 1990 ; Cabana *et al.* 1994). De nombreuses études utilisent également la signature en azote des organismes ($\delta^{15}N$) comme approximation de leur niveau trophique pour mettre en évidence le processus de bioamplification de certains contaminants (Kidd *et al.* 1995 ; Broman *et al.* 1992).
La capacité de bioamplification des éléments traces dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie a donc été estimée à la fois en fonction du $\delta^{15}N$ et du niveau trophique (NT) des organismes. Etant donné que ce processus implique généralement au moins trois niveaux trophiques (Wang 2002), les niveaux d'accumulation en contaminants d'organismes répartis sur trois niveaux trophiques ont été pris en compte ; ceux mesurés chez les producteurs primaires, les invertébrés et les poissons anguilliformes. Les résultats des régressions linéaires étant identiques pour les deux indices ($\delta^{15}N$ et NT), seuls ceux obtenus à partir de la signature en azote sont présentés, puisqu'ils permettent par ailleurs d'estimer le facteur d'amplification trophique (FAT, *cf.* II-4.3.b).

Quasiment tous les éléments traces varient en fonction du niveau trophique des organismes à travers les réseaux trophiques. Le V et le Zn, eux, ne sont mesurés à des concentrations détectables que pour quelques niveaux trophiques. Aucune capacitié de bioamplification à travers les réseaux trophiques du lagon calédonien n'est donc mis en évidence pour ces deux éléments (Tab. 7.6). Ce résultat reste cohérent avec certaines études antérieures (Wren et Maccrimmon 1983 ; Ward *et al.* 1986 ; Barwick et Maher 2003). D'autres auteurs cependant (Amiard-Triquet *et al.* 1980 ; Timmermans *et al.* 1989 ; Bowles *et al.* 2001 ; Quinn *et al.* 2003 ; Campbell *et al.* 2005a) ont reporté le potentiel bioamplificateur du Zn dans les estuaires, les littoraux, ainsi que les réseaux trophiques marins. Il est très

Tableaux 7.8 : Régressions linéaires entre les concentrations en éléments traces (concentrations en log, $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) et la signature en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des organismes récifaux, tous compartiments confondus. Les paramètres de régression (*p*, *r* et *b*) ainsi que le nombre de d'échantillons utilisés (*N*) sont indiqués. Les régressions significatives sont en gras.

Eléments traces	*p*	*r*	*b*	TAF	*N*
Ag	***	-0,538	-0,559	0,28	*274*
As	***	**0,661**	0,437	**2,73**	*359*
Cd	***	-0,395	-0,243	0,57	*359*
Co	***	-0,582	-0,395	0,40	*359*
Cr	***	**0,370**	0,198	**1,58**	*359*
Cu	***	-0,652	-0,513	0,31	*359*
Fe	***	**0,333**	0,154	**1,43**	*359*
Hg	***	**0,773**	0,416	**2,61**	*355*
Mn	*	-0,133	-0,065	0,86	*359*
Ni	***	**0,438**	0,268	**1,85**	*359*
Pb	**	-0,137	-0,071	0,85	*359*
Se	***	-0,195	-0,068	0,85	*359*
V	ns	0,059	0,025	1,06	*134*
Zn	ns	-0,095	-0,023	0,95	*225*

difficile de comparer directement plusieurs réseaux trophiques, car les facteurs intrinsèques tels que les compositions d'espèces, la longueur des chaînes alimentaires et les caractéristiques de l'environnement sont très différentes (Nfon *et al.* 2009). Néanmoins, les éléments essentiels tels que le Zn sont généralement bioamplifiés dans les réseaux trophiques constitués entièrement d'invertébrés, dont certains sont connus pour être des accumulateurs efficaces de ces éléments ou n'ayant pas les mécanismes de régulation et de détoxication nécessaires comme les vertébrés (Bernhard et Andreae 1984 ; Dalinger 1994). Ainsi, comme l'ont suggérés Nfon *et al.* (2009), l'absence de bioamplification du Zn dans le cas présent pourrait être expliquée par une régulation efficace de cet élément par les organismes des niveaux trophiques supérieurs comme les poissons anguilliformes. Elle pourrait également résulter des différentes exigences physiologiques et des facteurs biologiques (sexe, âge, reproduction, état de santé) des espèces de ces réseaux trophiques (Dehn *et al.* 2006).

Pour une grande majorité des éléments traces (Ag, Cd, Co, Cu, Mn, Pb, Se), la relation entre les concentrations et le niveau trophique s'avère être significativement négative ($p < 0,05$, *r* variant de -0,13 à -0,65 - Tab. 7.6). Cette « dilution trophique » ou biodilution plus ou moins forte des concentrations à travers les réseaux trophiques peut résulter de plusieurs effets conjoints ; une faible biodisponibilité de l'élément de la proie à son prédateur (Nfon *et al.* 2009), une régulation des taux d'ingestion, d'accumulation ou d'excrétion de celui-ci par

les organismes (Phipps *et al.* 2002 ; Newman et Unger 2003), ou encore un effet de dilution chez les organismes de plus grande taille (Newman et Heagler 1991 ; Campbell *et al.* 2005a, b). Cette étude souligne donc le fait que la plupart des éléments traces ne sont *a priori* pas bioamplifiés le long de la chaine alimentaire (Young et Mearns 1979 ; Young *et al.* 1980 ; Reinfelder *et al.* 1998 ; Rainbow 2002), même dans le cas du Cd et du Se pour lesquels l'existence de ce processus a été suggéré dans d'autres études (Majer *et al.* 2013 ; Bargagli *et al.* 1996 ; Cheung et Wang 2008).

Toutefois, les niveaux d'accumulation de quelques éléments traces varient de manière significativement positive avec le niveau trophique des organismes à travers les réseaux trophiques (As, Cr, Fe, Hg, Ni, $p < 0,05$ - Tab. 7.6). Ce lien se révèle modéré pour le Cr, le Fe et le Ni (r variant de 0,33 à 0,44) et beaucoup plus fort pour l'As ($r = 0,66$) et surtout Hg ($r = 0,77$). Les valeurs du facteur d'amplification trophique (FAT) qui en résultent sont toutes supérieures à 1, suggérant par conséquent le potentiel de bioamplification de ces éléments à travers les réseaux trophiques (Tab. 7.6). Mais ces valeurs sont aussi nettement plus élevées pour As et Hg ($FAT > 2,5$) que pour les trois autres éléments traces ($FAT < 2$). Compte tenu de cette différence marquée, il est possible que l'augmentation des concentrations en Ni, Cr et Fe ne soient en fait pas vraiment liées à un processus de bioamplification. La bioaccumulation et la bioamplification des contaminants (éléments traces et POPs) le long des réseaux trophiques sont des phénomènes complexes, gouvernés à la fois par les propriétés physico-chimiques des composés et les facteurs écologiques et biologiques des organismes (Amiard-Triquet *et al.* 1993 ; Fisk *et al.* 2001 ; Bodiguel *et al.* 2009). Cette accumulation pourrait donc tout simplement être facilitée par les caractéristiques physiologiques favorables des différents organismes des niveaux trophiques supérieurs (cônes, crabes, oursins, anguilliformes). Cette hypothèse est d'autant plus probable que la plupart de ces organismes dépendent de la voie trophique « sédimentaire » et sont donc exposés à des concentrations potentiellement supérieures en éléments « miniers ».

Cette étude confirme par contre le potentiel de bioamplification communément admis de As et surtout de Hg à travers les réseaux trophiques (Fig. 7.6, Cabana *et al.* 1994 ; Reinfelder *et al.* 1998 ; Rainbow 2002 ; Blackmore et Wang 2004 ; Burger *et al.* 2007 ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Tu *et al.* 2011 ; Mercader 2013). Les facteurs d'amplification trophique calculés dans le cas présent (~2,65) sont bien supérieurs à ceux obtenus pour des réseaux trophiques de Mer Baltique, de 1,50 pour Hg et 1,01 pour As (Nfon *et al.* 2009) ou de Méditerranée, de 1,68 pour Hg (Harmelin-Vivien *et al.* 2012). Toutefois, en déduire une plus grande amplification de ces éléments traces dans les réseaux trophiques des écosystèmes coralliens serait

hasardeux. En effet, ces facteurs varient selon le type, la structure et la longueur des réseaux trophiques étudiés (Rasmussen *et al.* 1990), mais également en fonction des méthodes utilisées pour leur calcul et la détermination des concentrations en contaminants (Fisk *et al.* 2001 ; Kelly *et al.* 2008). La longueur des réseaux trophiques influence par exemple grandement les valeurs des facteurs de bioamplification, puisque plus le réseau est long, plus le facteur obtenu est grand (Harmelin-Vivien *et al.* 2012).

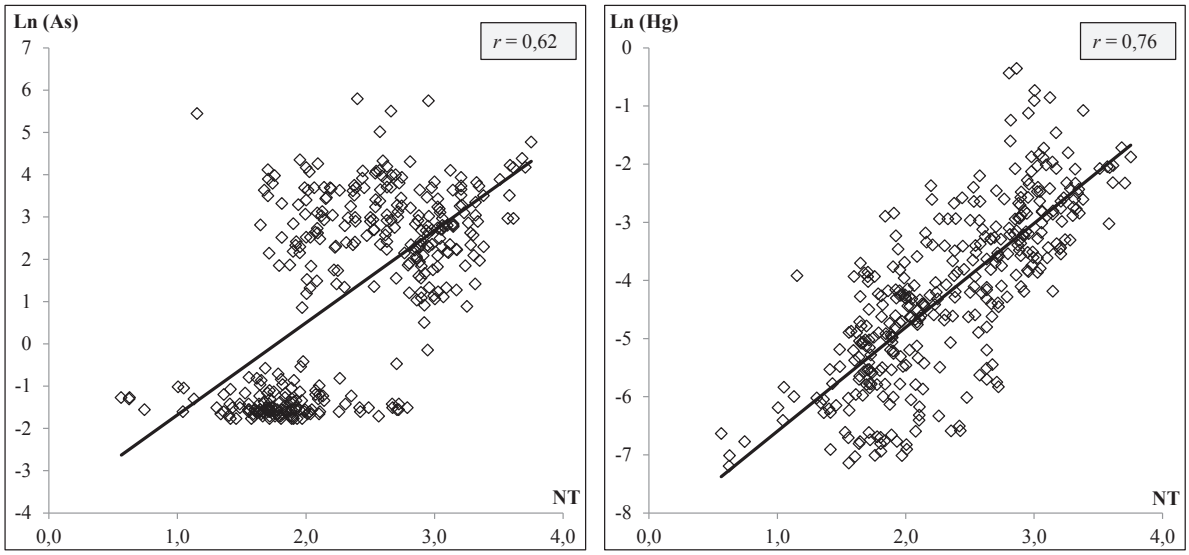


Figure 7.6 : Relations entre le niveau trophique (NT) des organismes des réseaux trophiques récifo-lagonaires, tous compartiments confondus, et le logarithme népérien de leurs concentrations en As (gauche) et en Hg (droite). Dans les deux cas, les régressions linéaires effectuées sont significatives ($p < 0,001$).

VII-3 Variabilité spatio-temporelle de la contamination

VII-3.1 Variations en fonction du site

Patron général de la contamination par les éléments traces

La région sud de la Nouvelle-Calédonie est soumise à d'importants apports en éléments traces. Cette contamination est particulièrement forte dans les sites récifaux côtiers, puis décroit vers le large. En effet, de par leur proximité avec le littoral, ces zones sont directement soumises aux apports provenant principalement de l'érosion naturelle des sols associées aux pluies tropicales, des intenses activités minières mais aussi du développement urbain et du manque de traitement efficace des eaux usées (Monniot *et al.* 1994 ; Ambastian *et al.* 1997 ; Labrosse *et al.* 2000 ; Fernandez *et al.* 2006 ; Hédouin *et al.* 2006 ; Metian *et al.*

2008b). La contamination ne se limite pas aux zones côtières et se répand également dans l'ensemble du lagon, jusqu'à la barrière récifale de l'extrémité du lagon sud-ouest, par dispersion des éléments *via* les courants locaux (Fichez *et al.* 2008).

Dans cet examen de la distribution spatiale des niveaux de contamination au sein du lagon, le réservoir sédimentaire s'est révélé être le compartiment révélant le gradient côte-large le plus marqué. L'accumulation des éléments traces dans ce compartiment abiotique étant essentiellement affectée par les caractéristiques du sédiment lui-même (taille des particules et contenu en carbone organique, Luoma 1990), la variation géographique des concentrations est plutôt fidèle aux quantités réellement présentes dans chaque localité (Rainbow 1995). Les concentrations de tous les éléments traces mesurés dans la MOS diminuent de la côte vers le large, qu'ils soient d'origine minière, agro-industrielle ou urbaine (Fig. 7.7). Ce gradient décroissant de concentrations est très net dans le cas des éléments « miniers » (Co, Cr, Fe, Mn et Ni), tandis que certains éléments « urbains » ou « agro-industriels » (As, Pb, Se, Zn) sont présents à des taux comparables dans le Grand Nouméa entre les sites intermédiaires et récif-barrières, et parfois même avec les sites côtiers. Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer cette disparité, suggérant une plus large dispersion par les courants locaux des éléments « urbains » ou « agro-industriels » (Fichez *et al.* 2008), ou encore l'utilisation dans le passé de certains îlots comme décharges pendant des décennies (îlot Amédée au large de Nouméa, Bonnet *et al.* 2014).

L'examen du compartiment sédimentaire souligne également des différences entre les deux zones d'étude (Fig. 7.7). D'après les concentrations mesurées dans leur MOS, les sites côtiers du Grand Lagon Sud sont soumis à une plus forte contamination par les éléments « miniers » et certains éléments « urbains » ou « agro-industriels » (As, Cr, V et Zn). La forte érosion des sols dans cette région, à laquelle s'ajoute l'activité minière de l'usine du Sud (Vale-NC), semble justifier cette plus forte contamination. La zone du Grand Nouméa quant à elle, est caractérisée par une contamination plus importante en éléments « urbains » (Cu, Hg, Pb et Se, Fig. 7.7), qui souligne l'importance des activités industrielles (zone industrielle de Ducos) et le développement urbain dans cette zone. Cette différence de contamination en éléments traces entre les deux zones s'étend au-delà des zones côtières. Le Grand Nouméa présente de plus fortes concentrations en éléments traces dans la MOS de ses sites intermédiaire (Fe, Pb, V et As) et barrière (Cr, Fe, Mn, Ni, V, Hg, Pb et Se) par rapport aux sites plus au large du Grand Lagon Sud. La largeur du lagon, ainsi que le régime des courants,

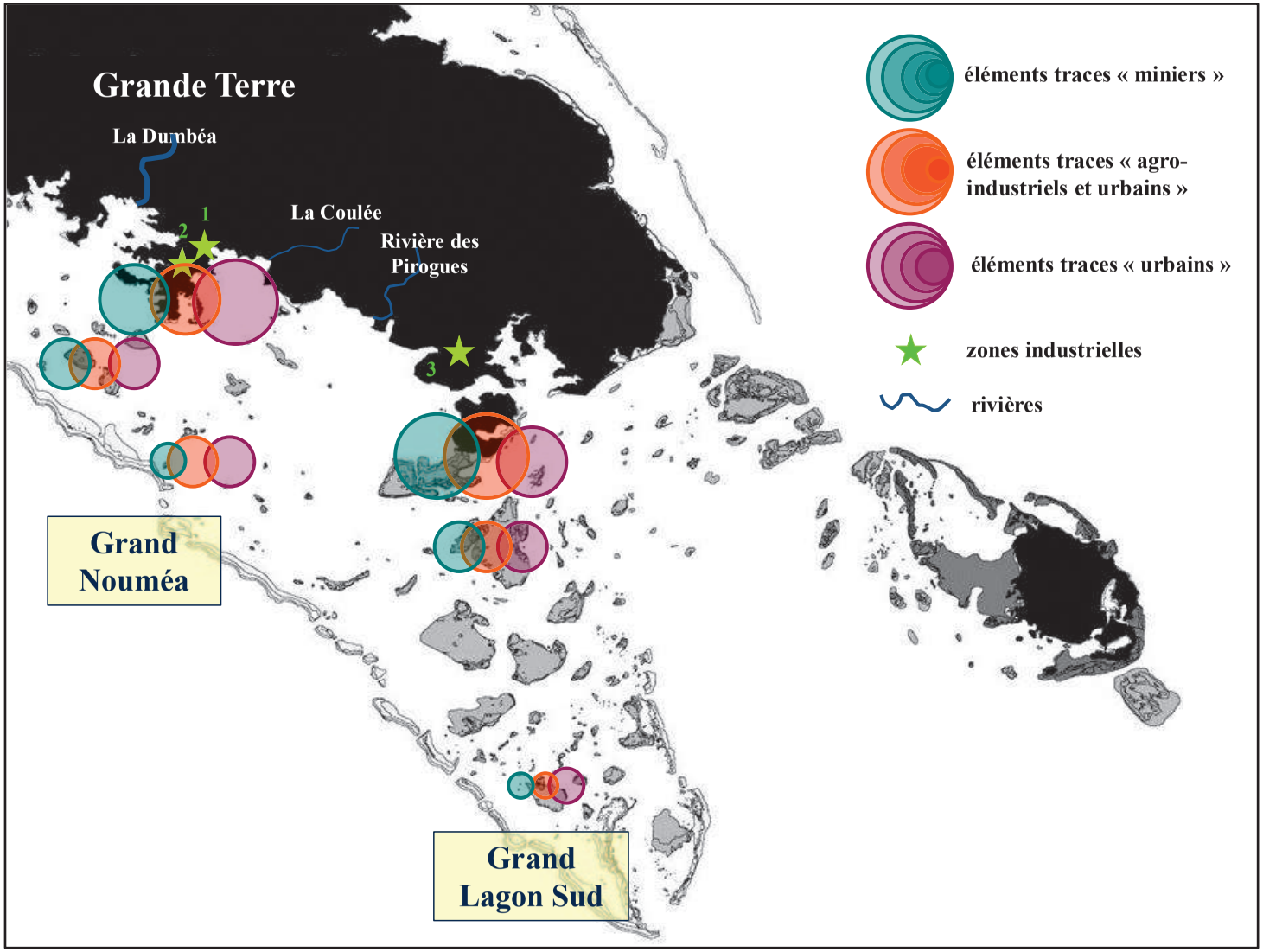


Figure 7.7 : Distribution spatiale des éléments traces dans les sédiments récifo-lagonaires, le long du gradient général côte-large et entre les deux zones d'étude, le Grand Nouméa et le Grand Lagon Sud. Les cercles n'apportent qu'une indication qualitative de l'importance de la contamination.

conditionnent au moins en partie la dispersion des éléments traces et peuvent expliquer ces profils de concentrations distincts entre les zones lagonaires. En conséquence, la contamination est globalement plus largement répandue dans la région du Grand Nouméa.

Chez les organismes, et en particulier les consommateurs, les patrons spatiaux de contamination sont plus complexes à interpréter du fait de l'influence simultanée de nombreux facteurs (régime alimentaire et paramètres intrinsèques à l'organisme, biodisponibilité des éléments traces en fonction de leurs voies d'accumulation, *cf.* chapitres précédents). Les particularités locales peuvent en être largement minimisées, voire même tout à fait différentes de celles révélées par le compartiment sédimentaire.

Ainsi, parmi les producteurs primaires, certaines espèces reflètent en partie la contamination générale du lagon Sud calédonien et les spécificités des deux zones d'études, tels que le turf algal ou *Halimeda cylindracea*, tandis que d'autres font apparaître des schémas plus complexes sans réelle structuration spatiale (*H. opuntia* et *Padina australis*). Certains invertébrés mettent également en évidence de plus fortes concentrations en quelques éléments traces (Ag, Co, Fe, Mn) aux sites côtiers. Toutefois, le gradient côte-large reste assez peu marqué à travers ces organismes. Les poissons anguilliformes se révèlent finalement être de meilleurs intégrateurs des variations spatiales de cette contamination que ne le sont les invertébrés récifaux. En effet, les informations données par leurs concentrations en éléments traces accumulés dans les différents sites se recoupent plutôt bien avec celles fournies par le réservoir sédimentaire. La contamination décroissante en éléments d'origine minière (Co, Cr, Fe, Mn et Ni) de la côte vers le large est clairement soulignée chez ces poissons benthiques. En revanche, les patrons spatiaux des éléments traces associés aux autres activités anthropiques (industrielles, agricoles et urbaines) sont moins clairs, démontrant parfois de fortes concentrations au large et variant d'une espèce à l'autre. Ces conclusions rejoignent les hypothèses faites précédemment sur une plus large dispersion de ces éléments-ci à travers le lagon, et rappellent la variabilité du processus d'accumulation de certains éléments en fonction des caractéristiques intrinsèques des organismes (Zn) ou encore de leur régime alimentaire (Cd).

A travers l'examen des poissons anguilliformes, la présence d'éléments traces « miniers » (Cr, Fe et Ni notamment) est cette-fois-ci plus marquée dans le Grand Nouméa. Les niveaux d'accumulation mesurés dans les poissons de cette zone témoignent de l'impact de l'industrie métallurgique dans cette région (usines de la SNL et de Doniambo plus au nord,

Hédouin *et al.* 2009, 2011b ; Metian *et al.* 2008b, 2013). La contamination en éléments traces d'origine minière est de fait moins nette chez les poissons du Grand Lagon Sud, même si d'importantes concentrations en Co, Mn et Ni soulignent tout de même l'érosion des sols dans cette région, engendrée par la déforestation et l'exploitation minière depuis plusieurs décennies. Les spécificités locales apparentes chez les poissons anguilliformes ne suivent donc pas tout à fait celles mises en avant avec le sédiment, qui indique de plus fortes concentrations dans le Grand Lagon Sud. Cette divergence pourrait être le reflet de différences structurelles et fonctionnelles entre les deux zones, favorisant une plus grande accumulation des éléments traces d'origine minière par les organismes du Grand Nouméa ; caractéristiques granulométriques du sédiment influençant sur la biodisponibilité des éléments ou paramètres liés à l'organisme (régime alimentaire, métabolisme).

Selon le compartiment trophique considéré, la clarté des patrons spatiaux, mais également les informations délivrées sur les caractéristiques de la contamination peuvent donc varier. Le réservoir sédimentaire donne *a priori* une indication fiable des quantités en contaminants présentes dans l'environnement et sur leur distribution de la côte vers le large. Les concentrations dans les organismes montrent quant à elles la proportion réellement biodisponible et peuvent refléter, dans certains cas, la contamination à l'échelle des réseaux trophiques en fonction des sites. Les poissons anguilliformes, de par leur mode de vie benthique et leur haut rang trophique dans les réseaux, semblent être d'assez bons candidats pour le suivi de la contamination en éléments traces des écosystèmes récifo-lagonaires.

Nous avons cherché à savoir si les concentrations accumulées dans les compartiments varient entre les sites de manière différente en fonction du réseau trophique dont ils dépendent. En effet, il a été précédemment démontré que certaines voies trophiques sont particulièrement propices à l'intégration des éléments traces dans les écosystèmes récifo-lagonaires. La voie de transfert de la MOS par exemple, semble être un vecteur important du cheminement des éléments « miniers », mais également de certains éléments « urbains ». Les organismes impliqués dans cette voie trophique pourraient donc davantage refléter les différences spatiales que ceux des autres voies. Logiquement, la voie transférant la MOS révèle des concentrations moyennes en éléments traces plus élevées dans les sources des sites côtiers qu'à celles des autres sites ($p < 0,05$, Annexe 7.7). La voie trophique alimentée par le turf souligne également cette tendance pour quelques rares éléments traces (Cd, Mn, Ni), tandis qu'aucune différence de concentration significative entre les sites n'est mise en évidence chez les sources du troisième réseau trophique (les phanérogames, $p > 0,05$). Bien

que les sources de MO renvoient très clairement les différences spatiales, celles-ci ne sont en revanche que très peu reflétées par les consommateurs (invertébrés et poissons, Annexe 7.7), même par ceux dépendant principalement de la voie de transfert de la MOS. Les niveaux d'accumulation très variables entre les consommateurs d'un même réseau trophique masquent les différences entre sites.

VII-3.2 Fluctuations en fonction de la saison

La contamination en élément traces du lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie varie assez peu d'une saison à l'autre et les quelques différences observées sont totalement dépendantes du compartiment considéré. Ainsi, pour le sédiment, les plus fortes concentrations en certains éléments « miniers » (Co, Fe et Mn) et « urbains » (Cu, Hg et Pb) en saison chaude peuvent être attribués à une intensification des apports terrestres lors des pluies tropicales plus fréquentes à cette saison, ainsi qu'à la combinaison de facteurs écologiques (tels que l'oxygène dissous, la salinité et les détritus, Zayed *et al.* 1994 ; Guhathakurta et Kaviraj 2005).

Les producteurs primaires benthiques et les consommateurs présentent aussi quelques différences temporelles, dont les patrons plus complexes résultent de l'effet conjugué des caractéristiques propres à l'espèce (métabolisme, régime alimentaire) et des spécificités locales du site (hydrologie, courantologie). Les paramètres environnementaux peuvent par ailleurs parfois directement jouer sur le processus de bioaccumulation de l'organisme. La turbidité, la disponibilité des nutriments, l'intensité lumineuse, la teneur en sels nutritifs et la température, sont autant de facteurs qui peuvent par exemple influer sur les taux de croissance des producteurs (Farías *et al.* 2002). De tels effets peuvent affecter indirectement la concentration en contaminants, en raison du phénomène de dilution induit par une augmentation de biomasse, en particulier pour les éléments qui n'ont pas le potentiel de se bioamplifier (Canli et Atli 2003 ; Farkas *et al.* 2003). L'influence de la croissance, du cycle de reproduction ou des changements du régime alimentaire est suggérée pour expliquer les niveaux d'accumulation en Ag, As, Cu, Hg et Ni plus forts à la saison chaude chez certains invertébrés récifaux.

Les niveaux d'accumulation en éléments traces mesurés dans les poissons anguilliformes s'avèrent très stables entre les deux saisons. Les faibles variations temporelles pouvant se manifester dans les autres compartiments ne sont clairement pas intégrées par ces prédateurs de haut rang trophique.

Conclusion générale et perspectives

Connaissances acquises sur la structure des réseaux trophiques

Ce travail de thèse améliore grandement les connaissances sur les réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Il constitue surtout, à notre connaissance, l'étude la plus complète sur le fonctionnement trophique d'un écosystème corallien en général et sur le rôle trophique des poissons anguilliformes au sein de ces écosystèmes en particulier. Jamais autant d'espèces aux caractéristiques biologiques et écologiques si différentes n'avaient alors été étudiées et l'emploi d'une double approche (contenus stomacaux et analyses isotopiques combinées du carbone et de l'azote) permet d'apporter des réponses à des questions jusqu'à présent non élucidées.

Quatre réseaux trophiques récifo-lagonaires ont été identifiés à partir de l'examen des signatures isotopiques des différentes sources de MO et des divers consommateurs échantillonnés (Fig. 8.1). La voie benthique « récifale », basée sur la MO du turf algal et de macroalgues associées (*Halimeda*), est la voie trophique majeure qui alimente une grande partie des consommateurs récifaux étudiés. Elle est aussi commune à toutes les espèces de poissons anguilliformes prises en compte. La voie benthique sédimentaire (MOS) et la voie « pélagique lagonaire » (MOP) tiennent également une place primordiale dans le transfert de la MO aux consommateurs de ces écosystèmes. Les anguilliformes les utilisent de manière complémentaire à la voie benthique « récifale », avec une importance variable selon les espèces. Les prédateurs microcarnivores (*Gymnothorax chilospilus*, *Muraenichthys* sp., *Uropterygius* sp2) et certains macrocarnivores (*Conger* Ls, *G. fimbriatus*, *G. undulatus*, *U. macrocephalus*) exploitent la matière organique (MO) issue du réseau trophique sédimentaire, tandis qu'à l'inverse, les espèces piscivores (*Cirramaxilla formosa*, *G. moluccensis*, *G. pindae*, *Scutinaria tigrina*) et d'autres macrocarnivores (*Conger* Ll, *G. eurostus*, *G. margaritophorus*) sont impliqués dans le réseau « pélagique lagonaire » (Fig. 8.1). La reconstruction des réseaux trophiques et l'examen de leur connexions mènent également à la conclusion que la MO provenant des phanérogames marines et de certaines macroalgues peu ou non palatables n'est intégrée qu'indirectement à ces réseaux, par le biais de la voie détritique. D'autres sources de MO (autres espèces de macroalgues, biofilm bactérien, corail) et compartiments biologiques (détritivores, décomposeurs), qui n'ont pas été pris en compte

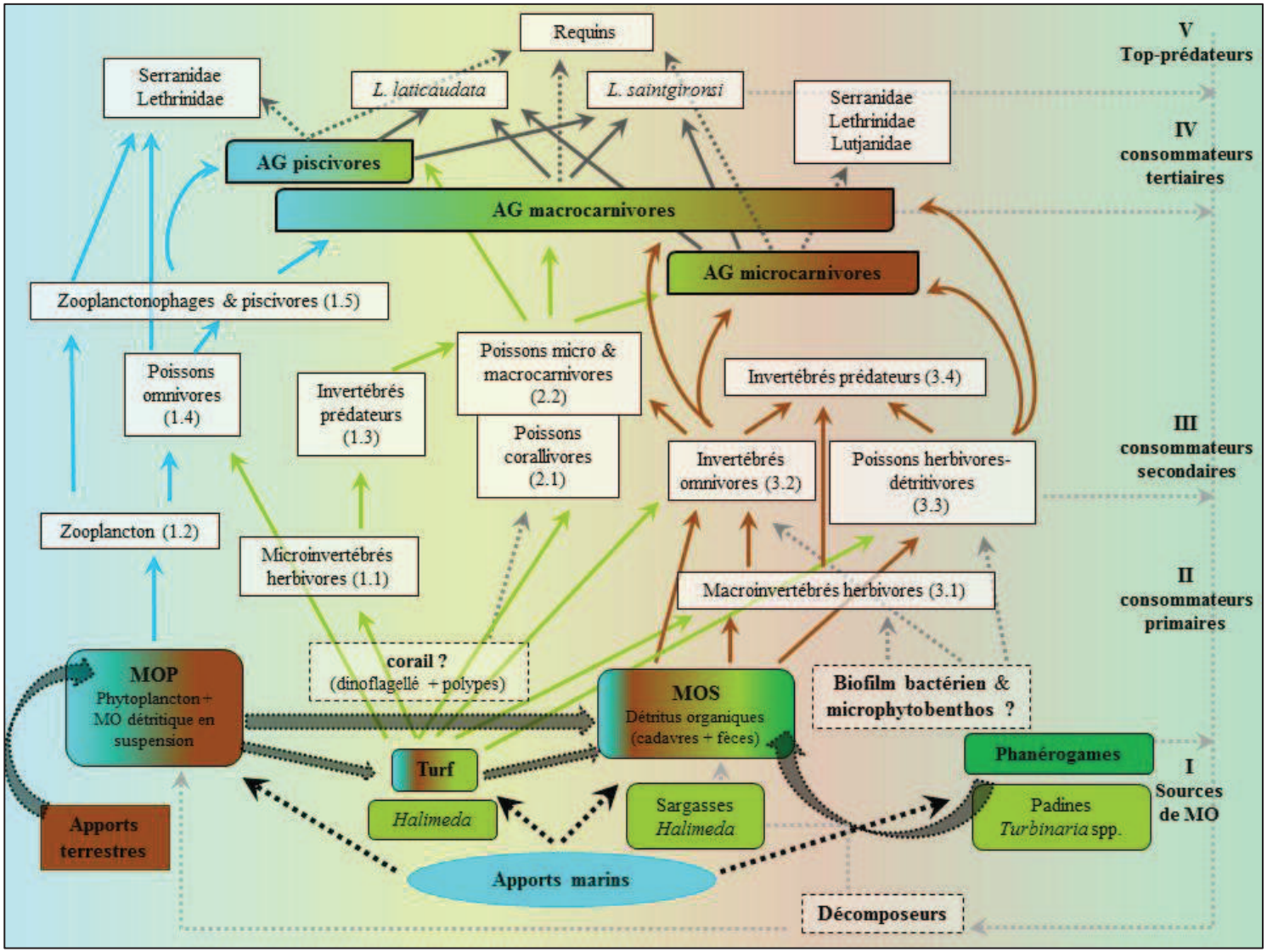


Figure 8.1 : Schéma fonctionnel des réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie incluant les poissons anguilliformes. Les principaux flux de matière organique sont qualitativement représentés par des flèches, dont la taille n'est pas représentative de leur intensité. Des flux hypothétiques non évalués dans ce travail sont également symbolisés (flèches en pointillés). Un code couleur est utilisé pour différencier les voies trophiques majeures, et l'influence de leurs sources de MO principales sur les autres réseaux ; la voie « pélagique lagonaire » (bleu), la voie benthique « récifale » (vert clair), la voie benthique « sédimentaire » (marron) et la voie benthique détritique « herbiers » (vert foncé).

MOP : matière organique particulaire ; MOS : matière organique sédimentaire. (1.1) copépodes ; (1.2) mysidacés, euphausiacés, crevettes, copépodes ; (1.3) astéries, échinides ; (1.4)Pomacanthidae, Opistognathiae, Stegastes ; (1.5) Pomacentridae, Apogonidae, Cirrhitidae ; (2.1) Monacanthidae, Chaetodontidae ; (2.2) Apogonidae, Pinguipedidae, Labridae, Pseudochromidae, Tetraodontidae, Scorpaenidae ; (3.1) strombes, trocas, planaxides, nérites, turbos ; (3.2) isopodes, crabes, pagures, polychètes, cérithes nasses, ophiures) ; (3.3) Scaridae, Blennidae, Acanthuridae ; (3.4) astéries, échinides, cônes, murex.

lors de ce travail, jouent probablement un rôle important dans les flux de MO au sein des réseaux récifo-lagonaires (Fig. 8.1)

Les différentes espèces d'anguilliformes appartiennent donc à des réseaux trophiques en partie divergents selon leur régime alimentaire (micro-, macrocarnivore ou piscivore) et leur habitat (substrat dur ou meuble). Ces prédateurs de hauts niveaux trophiques consomment principalement des crustacés et des poissons, mais également plus occasionnellement des annélides polychètes et des céphalopodes dans des proportions variables. Néanmoins, les observations réalisées révèlent pour la plupart des anguilliformes une alimentation assez opportuniste. Un phénomène de compétition est par ailleurs souligné dans le cas de certaines espèces pour lesquelles les niches trophiques se recouvrent.
Les poissons anguilliformes sont également eux-mêmes les proies d'autres prédateurs qui appartiennent également aux réseaux trophiques identifiés au cours de cette étude (Fig. 8.1). Ces prédateurs d'anguilliformes sont les serpents marins, en particulier les tricots rayés, et sans doute plus hypothétiquement certains poissons piscivores (les Serranidae, les grands individus de Lutjanidae et de Lethrinidae ainsi que plusieurs espèces de requins).

Les réseaux trophiques récifo-lagonaires calédoniens sont principalement influencés par des apports marins (phytoplancton et macrophytes benthiques, Fig. 8.1). Bien que la contribution terrestre aux réservoirs de MO soit globalement faible dans les sites récifo-lagonaires, celle-ci est néanmoins plus largement perceptible à la côte. Cela se reflète dans toutes les voies trophiques, mais surtout dans celles basées sur la MOP et la MOS, dont le rôle dans le stockage et le transfert des apports est primordial. Les apports terrigènes circulent plus particulièrement par la voie benthique sédimentaire qui accumule une part importante de la MO détritique en suspension contenue dans l'eau lagonaire (Fig. 8.1). Certains poissons anguilliformes dépendant majoritairement de ce réseau intègrent d'ailleurs cette signature terrestre, et notamment ceux qui sont très inféodés au sédiment *via* leur habitat ou leur régime alimentaire tel que les Ophichthidae. A l'inverse, les récifs-barrières sont majoritairement soumis aux apports océaniques, dont l'influence est très forte *via* la voie « pélagique lagonaire ». Dans ces récifs-barrières, la contribution indirecte des phanérogames marines est sans doute également marquée dans la voie benthique sédimentaire, au sein de laquelle circule une grande partie de cette MO détritique (Fig. 8.1). Cependant, même si les sources de MO et les consommateurs sont différemment influencés de la côte au large, la structure générale des réseaux trophiques n'est quant à elle pas modifiée.

Suite à un examen plus fin, les réseaux trophiques des deux zones d'étude révèlent quelques particularités liées aux caractéristiques environnementales (distance à la côte ou à la barrière récifale, géomorphologie, hydrologie, *etc.*) et biologiques (diversité des organismes) de chaque localité. Ainsi, les apports terrigènes s'étendent plus largement le long du gradient côte-large dans le secteur du Grand Nouméa et alimentent potentiellement quelques sources de MO et d'invertébrés des sites intermédiaires. A l'inverse, le récif-barrière du secteur du Grand Lagon Sud est soumis à des apports océaniques beaucoup plus importants du fait de sa localisation géographique. Par ailleurs, l'observation des réseaux trophiques de ce site a mené à l'hypothèse de la présence d'une faible population de poissons anguilliformes sur et autour des platiers récifaux de cet îlot. Les tricots rayés fidélisés à ce site chasseraient en conséquence principalement dans les zones avoisinantes. Ces conclusions constituent des pistes pertinentes à suivre pour les futurs programmes de protection des tricots rayés et de conservation des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie de manière plus générale. Il faut certes protéger les îlots sur lesquels vivent ces serpents, mais il est également nécessaire d'inclure des secteurs plus larges, tout au moins dans les zones récifales où il est établi ou suspecté que les ressources alimentaires des serpents sont insuffisantes pour supporter leurs populations.

Hormis pour les sources de MO, la saison n'influence que très peu la position trophique des organismes récifo-lagonaires, et ne modifie par conséquent en rien l'architecture de leur réseaux trophiques. Cette homogénéité d'une saison à l'autre s'applique le long du gradient côte-large comme dans les deux zones d'étude.

Connaissances acquises sur la contamination des réseaux trophiques

Ce travail représente une étape importante dans l'étude de la contamination par les éléments traces des réseaux trophiques récifaux-lagonaires de Nouvelle-Calédonie, qui vient compléter les nombreux travaux précédemment réalisés (Bréau 2003 ; Dalto *et al.* 2006; Hédouin *et al.* 2008, 2011a ; Chouvelon *et al.* 2009 ; Fernandez et Bréau 2011 ; Métian *et al.* 2008b, 2013). Assez peu de ces études ont considéré, comme c'est le cas ici, autant d'espèces appartenant à plusieurs compartiments écologiques simultanément. De plus, le lien entre les concentrations des différents compartiments trophiques est encore trop peu examiné dans les études. Or, cet angle de vue est indispensable pour comprendre l'intégration et le

cheminement des contaminants dans les réseaux trophiques et pour pouvoir conclure ultérieurement sur la toxicité potentielle de ces contaminants sur les organismes marins.

Des concentrations modérées à fortes en éléments traces d'origine agricole, urbaine et minière sont accumulées par les sources de MO et les consommateurs récifaux du lagon calédonien (Fig. 8.2). La répartition des contaminants entre les compartiments du réseau trophique varie, car ils sont bioaccumulés différemment selon les propriétés physico-chimiques du contaminant lui-même et des caractéristiques propres à l'organisme (taille, habitat, régime alimentaire, métabolisme, physiologie, *etc.*).

Les schémas d'intégration et de cheminement des éléments traces d'origine minière et agro-industrielle dans les réseaux trophiques se rejoignent en partie (Fig. 8.2). Les éléments traces « miniers » (Cr, Fe, Mn et Ni) qui se retrouvent dans le lagon sont en grande majorité stockés dans le compartiment sédimentaire, à l'exception du Co qui est davantage accumulé par certaines macrophytes (turf algal et phanérogames marines). De même, les éléments traces dit « agro-industriels » (As, Hg et Zn), qui représentent des quantités plus modérées, s'intègrent dans les réseaux trophiques principalement par la MOS. La voie benthique « sédimentaire » semble donc être une voie d'intégration majeure de ces éléments dans les écosystèmes récifo-lagonaires calédoniens.

Par ailleurs, les concentrations de certains de ces contaminants augmentent vers les niveaux trophiques supérieurs (Fig. 8.2). Le phénomène est relativement modéré dans le cas du Cr, Fe et Ni et résulte probablement simplement d'une accumulation par les organismes des niveaux trophiques supérieurs de ces éléments présents dans leur alimentation. En revanche, les concentrations en As et Hg augmentent de manière beaucoup plus nette d'un niveau trophique à l'autre, ce qui suggère un processus de bioamplification.

Les éléments traces essentiellement « urbains » (Ag, Cd, Cu, Se, Pb et V) révèlent un tout autre profil de répartition. Comme pour le Co, les quantités faibles à modérées présentes dans l'environnement sont majoritairement intégrées dans les voies benthiques « récifale » (turf algal) et « détritique » (phanérogames marines) et très peu par la voie « sédimentaire » (Fig. 8.2). Leurs concentrations diminuent le long des réseaux trophiques, sans doute par l'action simultanée de plusieurs effets engendrant un phénomène de biodilution.

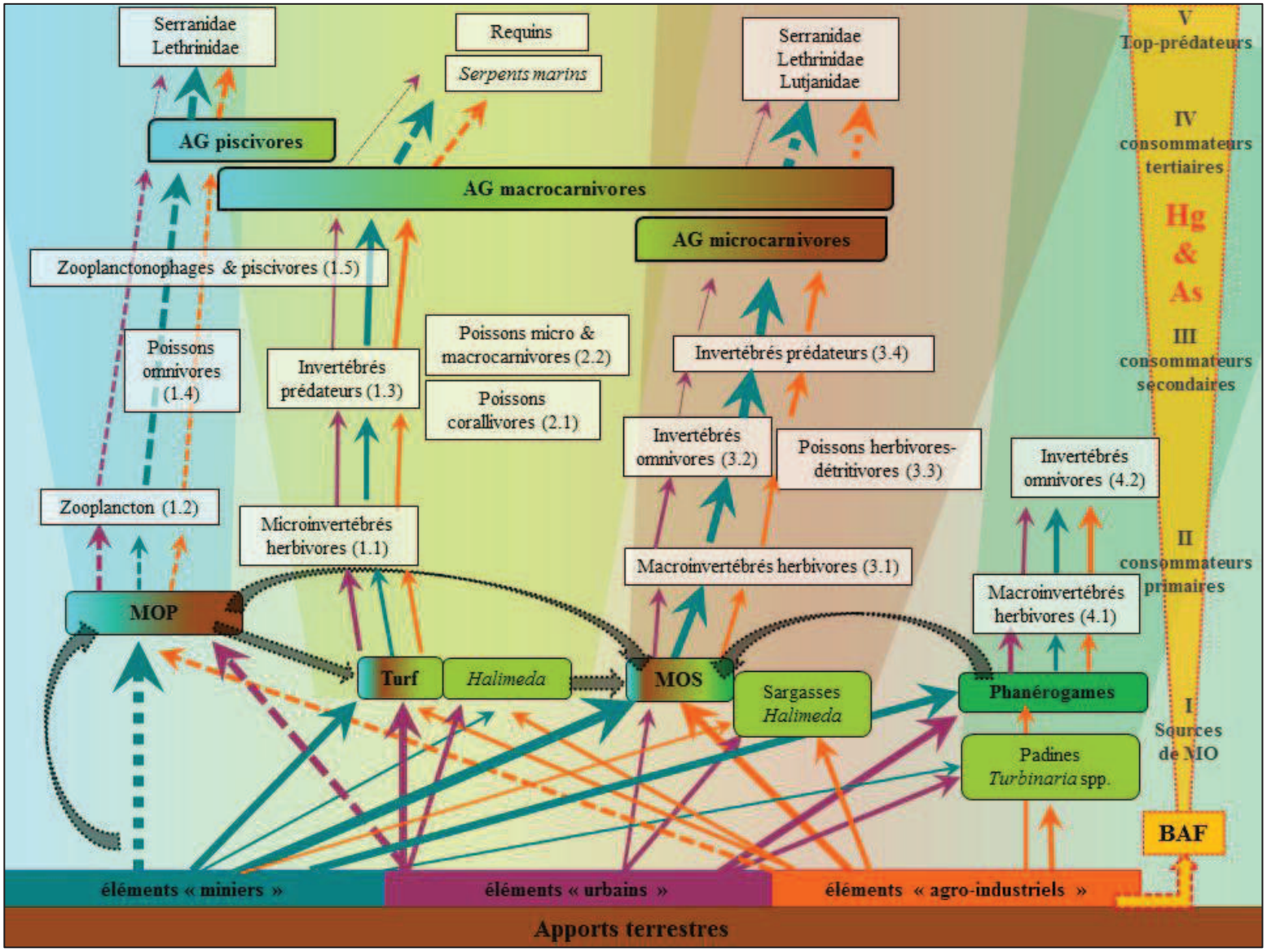


Figure 8.2 : Schéma fonctionnel de l'intégration et du cheminement des éléments traces dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie incluant les poissons anguilliformes. Les principaux transferts de contaminants sont représentés par des flèches, dont la taille donne une indication qualitative de leur intensité. Des transferts hypothétiques non évalués dans ce travail sont également symbolisés (flèches en pointillés). La bioamplification (BAF) des éléments traces Hg et As dans les réseaux trophiques est rappelée. Un code couleur est utilisé pour différencier les éléments traces d'origine « minière » (Co, Cr, Fe, Mn et Ni, bleu foncé), « urbaine » (As, Hg et Zn, violet) et « agro-industrielle » (Ag, Cd, Cu, Se, Pb et V, orange) dans la voie « pélagique lagonaire » (bleu clair), la voie benthique « récifale » (vert clair), la voie benthique « sédimentaire » (marron) et la voie benthique détritique « herbiers » (vert foncé)*(Codification et numérotation en Fig. 8.1)*.

Outre le travail réalisé sur les éléments traces, cette thèse constitue également la première base de données disponible sur la contamination du lagon calédonien par les polluants organiques (POPs). Les concentrations en PCB et en pesticides mesurées chez les poissons anguilliformes sont relativement faibles. Cependant, il est généralement admis que certains polluants organiques, même très faiblement dosés, peuvent se révéler fortement toxiques (Deneer *et al.* 1988 ; Fu *et al.* 2003). De plus, l'étendue spatiale de cette contamination, la mise en évidence d'une utilisation *a priori* assez récente voire actuelle des PCB et la détection de pesticides très toxiques dont l'utilisation est interdite (DDT), attestent de la nécessité à considérer cette pollution avec attention.

Perspectives

Certaines hypothèses concernant les poissons anguilliformes restent encore incertaines. C'est par exemple le cas des congres (*Conger* Ll et Ls), dont l'identification imprécise ne peut permettre de trancher en faveur de l'existence de populations phylogénétiquement distinctes ou d'une utilisation différente des habitats par une même espèce. De même, quelques espèces de poissons-serpents ou d'*Uropterygius* doivent encore être identifiées avec certitude. Des travaux génétiques pourraient être envisagés ultérieurement afin de résoudre rapidement ces questions.

Le séquençage ADN du bol alimentaire d'un organisme est également l'une des techniques récemment développée en écologie trophique pour améliorer l'identification des proies (Leray *et al.* 2012). Une piste qui pourrait se révéler intéressante dans le cas des poissons anguilliformes dont l'analyse du contenu stomacal s'avère difficile, et qui pourrait permettre par ailleurs de progresser sur la reconnaissance des « purées ». Toutefois, cette méthode présente des limites, liées au choix des amorces nécessaires à l'amplification, et fournie par ailleurs des résultats ambigus dans le cas des organismes prédateurs. Chez un prédateur de haut rang trophique le signal génétique du bol alimentaire est plus incertain, puisque les séquences amplifiées peuvent correspondre aux proies consommées, mais également aux proies secondaires, aux organismes épibiontes ou aux parasites présents sur les proies (Cresson 2013).

Ce travail de thèse sur les poissons anguilliformes incite également à aller plus loin dans l'étude de leur rôle trophique. D'autres traceurs trophiques performants, tels que les

acides gras (Budge *et al.* 2006), pourraient être utilisés en complément des isotopes stables pour explorer sous un autre angle de vue les relations trophiques aux seins de ces réseaux. Certains acides gras, dit « essentiels », ne peuvent être synthétisés par les consommateurs et sont donc directement et exclusivement issus de leur alimentation. Etant donné que la structure de ces acides gras est spécifique à un type de production primaire, il est pertinent d'utiliser ces traceurs pour confirmer l'origine de cette production (pélagique, benthique ou terrestre, Chuecas et Rileu 1969 ; Viso *et al.* 1993). L'importance relative de chaque type d'acide gras peut également être quantifiée par chromatographie, dans le but d'évaluer la contribution de la voie trophique dont ce composé alimentaire est issu (Nérot 2011). La part relative des apports provenant des voies « pélagique » et « détritique » pourrait ainsi être mieux estimée.

Les aspects ayant trait aux choix nutritionnels des consommateurs constituent également une prochaine étape essentielle pour mieux comprendre, au moins en partie, les raisons induisant des phénomènes de compétition entre certaines espèces d'anguilliformes. L'identification des sources ingérées et assimilées permet de décrire les niches trophiques, tandis que la composition nutritionnelle des sources permet de comprendre les choix alimentaires des consommateurs (Neighbors et Horn 1991). Il serait donc pertinent d'évaluer plus précisément la qualité nutritionnelle des aliments, en mesurant leurs concentrations en macronutriments (protéines, glucides, lipides, Cresson 2013 ; Dormard 2013).

Suite aux présentes découvertes sur le rôle trophique des poissons anguilliformes, il semble important d'orienter les futurs projets scientifiques vers une meilleure compréhension des contraintes trophiques auxquelles sont soumis ces prédateurs. Cela nécessite cependant de compléter davantage l'architecture des réseaux trophiques récifo-lagonaires, en y ajoutant certains compartiments qui semblent essentiels ; prendre en compte divers organismes possiblement impliqués dans la voie « pélagique » (invertébrés benthiques filtreurs, *etc.*) ou vivants dans les herbiers à phanérogames marines (invertébrés épibiontes, *etc.*) et qui n'ont pas pu être échantillonnés ici. De manière générale, la perspective d'une connaissance optimale de ces différents réseaux trophiques permettrait d'estimer la vulnérabilité des poissons anguilliformes face aux menaces s'exerçant sur les écosystèmes coralliens auxquels ils appartiennent.

La plupart des perturbations chroniques font plus de dommages que les perturbations ponctuelles, spécifiquement lorsqu'on considère le recouvrement corallien (Richmond 1993).

Parmi les perturbations chroniques caractéristiques sont comptées les perturbations anthropogéniques, telles que le ruissellement, la sédimentation, les rejets d'eaux usées, et les pollutions pétrolières ou chimiques (Richmond 1993). S'intéresser à ce type de menaces est donc à juste titre d'une grande pertinence, et c'est pourquoi l'étude des contaminants métalliques dans le contexte calédonien (sols ultramafiques, exploitation minière, développement urbain) est apparue comme une évidence lors de l'élaboration de ce projet. Les observations réalisées et les conclusions obtenues ne constituent qu'un premier pas dans cette étude complexe de la contamination des écosystèmes récifo-lagonaires par les éléments traces. Elles forment néanmoins, avec les autres travaux traitant du sujet, une base solide pour commencer à s'intéresser aux questions appartenant au domaine de l'écotoxicologie et chercher à savoir quels sont les effets à long terme sur ces organismes résultant d'une exposition chronique.

Par ailleurs, l'une des règles générales s'appliquant aux îles est que « tout ce qui est utilisé sur terre aujourd'hui finira dans la zone aquifère ou côtière demain » (Richmond 1993). En effet, les contaminants peuvent continuer à entrer dans le milieu aquatique même longtemps après leur interdiction ou leur restriction sévère (Phillips 1995). Les PCB par exemple persistent dans l'environnement pendant de longues périodes (Burreau *et al.* 2004, 2006). De plus, les contaminants peuvent montrer des comportements différents dans les environnements abiotiques et biotiques selon leur nature. En raison de leur caractère lipophile, les POPs mesurés chez les poissons anguilliformes ont par exemple touché des espèces et des individus différemment par comparaison avec les éléments traces. La répartition plus large des POPs dans le lagon pourrait être due à leur grande capacité de dispersion lors du transport atmosphérique puis lors de pluies tropicales et de la dilution par les courants (Porte et Albaiges 1993 ; Phillips 1995).

A la question du devenir des contaminants s'ajoute celle de leur origine précise ; c'est-à-dire s'ils sont issus d'une production naturelle ou anthropique, voire de quelle zone géographique ils proviennent, ou encore quelles transformations ils subissent. Des outils scientifiques performants développés ces dernières années permettent justement d'améliorer la traçabilité des sources des éléments traces (par exemple Hg) ; les variations des signatures isotopiques de ces éléments sont utilisées comme traceurs permettant de distinguer leurs transformations chimiques et leur origine (Foucher et Hintelmann 2008). La technique très innovante de l'analyse des ratios isotopiques « composés spécifiques » (CS-SIA,

« Compound-Specific Stable Isotope Analysis) est également utilisée pour des composés plus complexes comme les polluants organiques (PCB, Schmidt *et al.* 2004). Cette méthode est déjà mise en œuvre dans de nombreuses applications ; pour décrire la répartition des sources de contaminants à plusieurs échelles spatiales, identifier et quantifier les réactions de biotransformation subies par les composés et caractériser les mécanismes réactionnels élémentaires qui gouvernent la formation des contaminants.

Toutes ces considérations soulignent l'importance de tenir compte de multiples sources de contamination. En outre, la possibilité d'un effet « cocktail » de ces divers contaminants sur les poissons, et les écosystèmes en général, n'est pas connue et pourrait augmenter la menace. Il est donc primordial de mener un suivi à long terme des contaminations d'origines diverses du lagon calédonien en relation avec le fonctionnement trophique des systèmes récifo-lagonaires. De ce point de vue, les poissons anguilliformes pourraient devenir des bioindicateurs pertinents de la contamination du milieu récifal, notamment en éléments traces, puisqu'ils combinent plusieurs des caractéristiques essentielles requises (facilité de capture, haut niveau trophique, sédentarité). Enfin, il semble également important en ce sens de promouvoir des mesures de protection dans les récifs qui accueillent ces espèces cryptiques et dont les habitats sont potentiellement particulièrement menacés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

Abdallah A., Abdallah M., Beltagy A. (2005). Contents of heavy metals in marine seaweeds from the Egyptian coast of the Red Sea. *Chemistry and Ecology,* 21(5): 399-411.

Abrams R.W., Abrams M.D., Shein M.W. (1983). Diurnal observations on the behavioural ecology of *Gymnothorax moringa* (Cuvier) and *Muraena miliaris* (Kaup) on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs,* 1(3): 185-192.

Abrams R.W., Schein M.W. (1986). Individual movements and population density estimates for moray eels on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs,* 5: 161-163.

Ackerman J.L., Bellwood D.R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series,* 206: 206-237.

Adams D.H., McMichael R.H. (1999). Mercury levels in four species of sharks from the Atlantic coast of Florida. *Fishery Bulletin*, 97(2): 372-379.

Adams T.S., Sterner R.W. (2000). The effect of dietary nitrogen content on trophic level N 15 enrichment. *Limnology and Oceanography*, 45: 601-607.

Adjeroud M. (2012). Prolifération de l'étoile de mer corallivore *Acanthaster planci* dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : état de lieux en juin 2012 et impacts sur les communautés coralliennes. *Rapport final de l'Institut de Recherches pour le développement. Observatoire de l'Environnement, Province Sud, Nouvelle-Calédonie*, 48 p.

Airoldi L. (1998). Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*, 79(8): 2759-2770.

Ali M.A., Wagner H.J. (1975). Visual pigments: phylogeny and ecology. *In: Ali A.A. (Ed.). Vision in fishes, New approaches to research, Plenum Press, New York,* 481-516.

Allen G.R., Steene R., Humann P., Deloach N. (2003). Reef Fish Identification: Tropical Pacific. *Jacksonville F.L., New World Publications,* 457 p.

Alongi D.M. (1988). Detritus in coral reef ecosystems: fluxes and fates. *In: Choat J.H. (Ed.), Proceeding 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia,* 1: 29-36.

Alvarez-Filip L., Côté I.M., Gill J.A., Watkinson A.R., Dulvy N.K. (2011a). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology,* 17: 2470-2477.

Alvarez-Filip L., Dulvy N.K., Gill J.A., Côté I.M., Watkinson A.R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences,* 276: 3019-3025.

Alvarez-Filip L., Gill J.A., Dulvy N.K. (2011b). Complex reef architecture supports more small-bodied fishes and longer food chains on Caribbean reefs. *Ecosphere*, 2(10): art118.

Alvarez-Filip L., Gill J.A., Dulvy N.K., Perry A.L., Watkinson A.R., Côté I.M. (2011c). Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral Reefs,* 30(4): 1051-1060.

Amado Filho G.M., Andrade L.R., Karez C.S., Farina M., PfeifferW.C. (1999). Brown algae species as biomonitors of Zn and Cd at Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Environmental Research,* 48: 213-224.

Ambastian P., Fernex F., Bernat M., Parron C., Lecolle J. (1997). High metal inputs to closed seas: the New Caledonia lagoon. *Journal of Geochemistry Exploration,* 59: 59-74.

Amiard-Triquet C., Jeantet A.Y., Berthet B. (1993). Metal transfer in marine food chains: bioaccumulation and toxicity. *Acta Biologica Hungarica,* 44: 387-409.

Amiard-Triquet C., Metayer C., Amiard J.C. (1980). Study of the transfer of Cd, Pb, Cu and Zn in neritic and estuarine trophic levels. 2. Bioaccumulation in plankton feeder fish. *Water Research,* 14: 1327-1332.

Aminot A., Chaussepied M. (1983). Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans*, 395 p.

Andréfouët S., Hochberg E.J., Chevillon C., Muller-Karger F.E., Brock J.C., Hu C. (2005). Multi-scale remote sensing of coral reefs. *In: Remote sensing of coastal aquatic environments, Springer Netherlands,* 297-315.

Andréfouët S., Torres-Pulliza D., Dosdane M., Kranenburg C., Murch B., Muller-Karger F.E., Robinson J.A. (2004). Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *IFRECOR Nouvelle-Calédonie. Nouméa, IRD*, 26 p. et 22 planches.

Annema J.A., Beurskens J.E.M., Bodar C.W.M. (1995). Evaluation of PCB fluxes in the environment. *The Netherlands: National Institute of Public Health and Environmental Protection Bilthoven, Report N°6010144011*, 87 p.

Arai T., Marui M., Miller M.J., Tsukamoto K. (2002). Growth history and inshore migration of the tropical eel, *Anguilla marmorata*, in the Pacific. *Marine Biology,* 140: 309-316.

Arai T., Otake T., Limbong D., Tsukamoto K. (1999). Early life history and recruitment of the tropical eel *Anguilla bicolor pacifica*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Biology,* 133: 319-326.

Arai T., Otake T., Tsukamoto K. (1997). Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series,* 161: 17-22.

Araujo M.E., Pereira P.H.C., Feitosa J.L.L., Gondolo G., Pimenta D., Nottingham M.C. (2009). Feeding behavior and follower fishes of *Myrichthys ocellatus* (Anguilliformes: Ophichthidae) in the western Atlantic. *Neotropical Ichthyology,* 7: 503-507.

Arias gonzales J.E., Delessale B., Salvat B., galzin R. (1997). Trophic functioning of the Tiahura reef sector, Moorea Island, French Polynesia. *Cybium,* 16: 231-246.

Armitage R.O., Payne D.A., Lockley G.J., Currie H.M., Colban R.L., Lamb B.G., Paul L.J. (1994). Guide book to New Zealand commercial fish species. *Revised edition, New Zealand Fishing Industry Board, Wellington, New Zealand,* 216 p.

Asano N. (1944). On the growth of top shell in Japan. *Suisan Kenkyushi, Journal of Fisheries,* 35(4): 92-98.

Augley J., Huxham M., Fernandes T.F., Lyndon A.R., Bury S. (2007). Carbon stable isotopes in estuarine sediments and their utility as migration markers for nursery studies in the Firth of Forth and Forth Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 72: 648-656.

Avias J., Gonord H. (1973). Existence dans la chaîne centrale de la Nouvelle-Calédonie (bassin de la Boghen et région du col d'Amieu) de horst de formations plissées à métamorphisme principal d'âge anté-Permien et très probablement Hercynien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* Séries D 276 1, 17-18.

Axelsson L., Uusitalo J., Ryberg H. (1991). Mechanisms for concentrating and storage of inorganic carbon in marine macroalgae. *In: Garcıa-Reina G., Pédersen M. (Eds.), Seaweed Cellular Biotechnology, Universidad de las Palmas de Gran Canaria,* 185-198.

Azzurro E., Fanelli E., Mostarda E., Catra M., Andaloro F. (2007). Resource partitioning among early colonizing *Siganus luridus* and native herbivorous fish in the Mediterranean: an integrated study based on gut-content analysis and stable isotope signatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(4): 991-998.

B

Badalamenti F.B., D'Anna G.D.A., Pinnegar J., Polunin N. (2002). Size-related trophodynamic changes in three target fish species recovering from intensive trawling. *Marine Biology,* 141(3): 561-570.

Baeyens W., Leermakers M., Papina T., Saprykin A., Brion N., Noyen J., De Gieter M., Elskens M., Goeyens L. (2003). Bioconcentration and biomagnification of mercury and methylmercury in

North Sea and Scheldt estuary fish. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 45(4): 498-508.

Bagenal T.B., Kenney A.R. (1973). Identification of British fishes. *Hulton Group Keys*, *Hulton Educational Publications, Amersham,* 199 p.

Bailey T.G., Robertson D.R. (1982). Organic and caloric levels of fish faeces relative to its consumption by coprophagous reef fishes. *Marine Biology,* 69: 45-50.

Bakus G.J. (1967). The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. *Micronesia*, 3: 135-149.

Balasse M., Tresset A., Dobney K., Ambrose S.H. (2005). The use of isotope ratios to test for seaweed eating in sheep. *Journal of Zoology,* 266: 283-91.

Ballschmiter K., Zell M. (1980). Analysis of polychlorinated biphenyls (PCB) by glass capillary gas chromatography. *Fresenius' Zeitschrift für analytische Chemie*, 302(1): 20-31.

Banaru D., Harmelin-Vivien M.L. (2009). Feeding behaviour of Black Sea bottom fishes: Did it change over time? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology,* 35(6): 769-777.

Banaru D., Harmelin-Vivien M.L., Gomoiu M.T. (2005). Utilisation des signatures en isotopes stables ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) en mer Noire – Nouvelle approche pour la compréhension de l'influence des apports terrestres du Danube sur les écosystèmes. *Géo-Eco-Marina.*

Banaru D., Harmelin-Vivien M.L., Gomoiu M.T., Onciu T.M. (2007). Influence of the Danube River inputs on C and N stable isotope ratios of the Romanian coastal waters and sediment (Black Sea). *Marine Pollution Bulletin*, 54(9): 1385-1394.

Bard J.P., Gonord H. (1971). Découverte d'associations ante-sénoniennes à lawsonite, pumpellyite et glaucophane dans les "masses cristallophylliennes" paléozoïques du centre de la Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* Séries D 273 3, 280-283.

Bardach J.E. (1959). The summer standing crop of fish on a shallow Bermuda reef. *Limnology and Oceanography,* 4: 77-85.

Bardach J.E., Lowenthal L.A. (1961). Touch in fishes with special reference to the Moray Eel *(Gymnothorax moringa* and *Gymnothorax vieinus). Copeia,* 1: 42-45.

Bardach J.E., Villars T. (1974). The chemical senses of fishes. *In: Grant P.T., Mackie A.M. (Eds), Chemoreception in Marine Organisms, Academic Press, New York,* 1: 49-104.

Bardach J.E., Winn H.E. (1959). Differential food selection by Moray eels and a possible role of the mucous envelope of Parrot fishes in reduction of predation. *Ecology,* 40: 296-298.

Bardach J.E., Winn H.E., Menzel D.W. (1959). The role of senses in the feeding of the nocturnal reef predators *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. *Copeia,* 1959: 134-139.

Bargagli R., Nelli L., Ancora S., Focardi S. (1996) Elevated cadmium accumulation in manne organisms from Terra Nova Bay (Antarctica). *Polar Biology,* 16: 513-520.

Barile P.J., Lapointe B.E., Capo T.R. (2004). Dietary nitrogen availability in macroalgae enhances growth of the sea hare *Aplysia californica* (Opisthobranchia: Anaspidea). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 303(1): 65-78.

Barlow G.W. (1987). Spawning, eggs and larvae of the longnose filefish *Oxymonacanthus longirostris*, a monogamous coralivore. *Environmental Biology of Fishes*, 20(3): 183-194.

Barnes C., Jennings S., Polunin N.V.C., Lancaster J.E. (2008). The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia,* 155: 227-235.

Barnes C., Sweeting C.J., Jennings S., Barry J.T., Polunin N.V.C. (2007). Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Functional Ecology,* 21: 356-362.

Barott K., Smith J., Dinsdale E., Hatay M., Sandin S., Rohwer F. (2009). Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE,* 4e8043.

Barranguet C., Plante-Cuny M.R., Alivon E. (1996). Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean. *Hydrobiologia,* 333: 181-193.

Bartlett S.G., Mitra M., Moroney J.V. (2007). CO_2 concentrating mechanism. *In: Wise R.R., Hoober J.K. (Eds.), The structure and function of plastids, Springer,* 253-271.

Barwick M., Maher W. (2003). Biotransference and biomagnification of selenium copper, cadmium, zinc, arsenic and lead in a temperate sea grass ecosystem from Lake Macquarie Estuary, NSW, Australia. *Marine Environmental Research,* 56: 471-502.

Bauchot M.L., Saldanha L. (1986). Congridae. *Fishes of the northeastern Atlantic and the Mediterranean, UNESCO, Paris*, 2: 567-574.

Bautista-Vega A., Letourneur Y., Harmelin-Vivien M., Salen-Picard C. (2008). Difference in diet and size-related trophic level in two sympatric fish species, the red mullets *Mullus barbatus* and *Mullus surmuletus*, in the Gulf of Lions (north-west Mediterranean Sea). *Journal of Fish Biology,* 73: 2402-2420.

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(5): 1007-1012.

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. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 451-458.

Beckley L.E. (1985). Tide-pool fishes: recolonisation after experimental elimination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 85: 287-295.

Becquer T., Quantin C., Sicot M., Boudot J.P. (2003). Chromium availability in ultramafic soils from New Caledonia. *Science of the Total Environment*, 301(1): 251-261.

Begon M., Harper J.H., Townsend C.R. (1996). Ecology. *Tird edition. Blackwell, Oxford*.

Behrenfeld M.J., Randerson J.T., McClain C.R., Feldman G.C., Los S.O., Tucker C.J., Falkowski P.G., Field C.B., Frouin R., Esaias W.E., Kolber D.D., Pollack N.H. (2001). Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291(5513): 2594-2597.

Behringer D.C., Butler M.J. (2006). Stable isotope analysis of production and trophic relationships in a tropical marine hard-bottom community. *Oecologia,* 148: 334-341.

Bell J.D., Harmelin-Vivien M.L. (1983). Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. II: feeding habits. *Tethys*, 11(1): 1-14.

Bellwood D.R. (2006). Ontogenetic changes in the diet of early postsettlement Scarus species (Pisces: Scaridae). *Journal Fish of Biology,* 33: 213-219.

Bellwood D.R., Choat J.H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, 28: 189-214.

Bellwood D.R., Hughes T.P. (2001). Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science,* 292*:* 1532-34.

Benayahu Y., Loya Y. (1977). Seasonal occurrence of benthic algae communities and grazing regulation by sea urchins at the coral reefs of Eilat, Red Sea. *In: Proceedings, Third International Coral Reef Symposium, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, Miami, Florida, USA,* 383-389.

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

Benedict C.R., Wong W.W., Wong J.H. (1980). Fractionation of the stable isotopes of inorganic carbon by seagrasses. *Plant Physiology*, 65(3): 512-517.

Benner R., K'nees E., Hodson R.E. (1988). Carbon conversion efficiency for bacterial growth on lignocellulose: implications for detritus-based food webs. *Limnology and Oceanography,* 33: 1514-1526.

Berenbaum M.R. (1996). Introduction to the symposium: on the evolution of specialization. *The American Naturalist,* 148: 78-83.

Berg L.S. (1958). System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. *Berlin,* 311 p.

Bernhard M., Andreae M.O. (1984). Transport of trace metals in marine food chains. *In: Nriagu J.O. (Ed.), Changing metal cycles and human health, Dahlem Konferenzen, Springer, Berlin,* 143-168.
Berumen M.L., Pratchett M.S., Goodman B.A. (2011). Relative gut lengths of coral reef butterflyfishes (Pisces: Chaetodontidae). *Coral Reefs,* 30(4): 1005-1010.
Berumen M.L., Pratchett M.S., McCormick M. (2005). Within-reef differences in diet and body condition of coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae). *Marine Ecology Progress Series,* 287: 217-227.
Biddanda B., Benner R. (1997). Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography,* 42: 506-518.
Bird E.C.F, Dubois J.P., Iltis J.A. (1984). The impacts of opencast mining on the rivers and coasts of New Caledonia. *United Nations University, Tokyo,* 64 p.
Birkeland C., Neudecker S. (1981). Foraging behaviour of two Caribbean chaetodontids: *Chaetodon capistratus* and *C. aculeatus*. *Copeia,* 1: 169-178.
Bishop R.E., Torres J.J. (1999). Leptocephalus energetics: metabolism and excretion. *Journal of Experimental Biology,* 202(18): 2485-2493.
Blackmore G. (2001). Interspecific variation in heavy metal body concentrations in Hong Kong marine invertebrates. *Environmental Pollution*, 114(3): 303-311.
Blackmore G., Wang W.X. (2004). The transfer of cadmium, mercury, methyl mercury, and zinc in an intertidal rocky shore food chain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 307: 91-110.
Bloom N.S. (1992). On the chemical form of mercury in edible fish and marine invertebrate tissue. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(5): 1010-1017.
Bode A., Alvarez-Ossorio M.T., Carrera P., Lorenzo J. (2004). Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Scientia Marina*, 68: 165-178.
Bode A., Alvarez-Ossorio M.T., Varela M. (2006). Phytoplankton and macrophytes contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series,* 318: 89-102.
Bodiguel X., Loizeau V., Le Guellec A.M., Roupsard F., Philippon X., Mellon-Duval C. (2009). Influence of sex, maturity and reproduction on PCB and p,p'DDE concentrations and repartitions in the European hake (*Merluccius merluccius*, L.) from the Gulf of Lions (N.W. Mediterranean). *Science of the Total Environment,* 408: 304-311.
Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., James A.C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 411-440.
Böhlke E.B. (1997). *Gymnothorax robinsi* (Anguilliformes, Muraenidae), a new dwarf moray with sexually dimorphic dentition from the Indo-Pacific. *Bulletin of Marine Science,* 60(3): 648-655.
Böhlke E.B., McCosker J.E. (2001). The moray eels of Australia and New Zealand, with the description of two new species (Anguilliformes: Muraenidae). *Records Australian Museum,* 53: 71-102.
Böhlke E.B., McCosker J.E., Böhlke J.E. (1989). Family Muraenidae. *In Böhlke E.B. (Ed.): Fishes of the Western North Atlantic, Sears Foundation for Marine Research, New Haven,* 1(9): 104-206.
Böhlke E.B., McCosker J.E., Smith D.G. (1999). Muraenidae. *In Carpenter K.E., Niem V.H. (Eds.), FAO species identification guide for fishery purposes, The living marine resources of the Western Central Pacific, Vol. 3: Batoid fishes, chimaeras and bony fishes part 1 (Elopidae to Linophrynidae),* 1643-1657.
Böhlke E.B., Randall J.E. (2000). A review of the moray eels (Anguilliformes: Muraenidae) of the Hawaiian Islands, with description of two new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia,* 150: 203-278, pls. 1-9.

Böhlke E.B., Smith D.G. (2002). Type Catalogue of the Indo-Pacific Muraenidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia,* 152: 89-172.

Bonaldo R.M., Bellwood D.R. (2008). Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 360: 237-244.

Bonaldo R.M., Krajewski J.P., Sazima C., Sazima I. (2006). Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology*, 149: 423-433.

Bone Q., Moore R.H. (2008). Biology of Fishes. *Third Edition, Taylor and Francis Group, New York,* 450 p.

Bonnet X. (2012) Long-term field study of sea kraits in New Caledonia: fundamental issues and conservation. *Integrative and Comparative Biology*, 52(2): 281-295.

Bonnet X., Briand M.J., Brischoux F., Letourneur Y., Fauvel T., Bustamante P. (2014). Anguilliform fish reveal large scale contamination by mine trace elements in the coral reefs of New Caledonia. *Science of the Total Environment,* 470: 876-882.

Bonnet X., Brischoux F., Lang R. (2010). Highly venomous sea kraits must fight to get their prey. *Coral Reefs,* 29(2): 379-379.

Bonneton P., Lefebvre J.P., Bretel P., Ouillon S., Douillet P. (2007). Tidal modulation of wave-setup and wave-induced currents on the Aboré coral reef, New Caledonia. *Journal of Coastal Research*, 50: 762-766.

Bonvallot J., Gay J.C., Habert E. (coord) (2012). Atlas de la Nouvelle-Calédonie. *Marseille-Nouméa, IRD-congrès de la Nouvelle-Calédonie*, 272 p.

Booth J.D. (2004). Synergistic effects of conspecifics and food on growth and energy allocation of a damselfish. *Ecology,* 85: 2881-2887.

Boucher L.M. (1986). Coral predation by muricid gastropods of the genus *Drupella* at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science*, 38(1): 9-11.

Boudouresque C.F., Mayot N., Pergent G. (2006). The outstanding traits of the functioning of the *Posidonia oceanica* seagrass ecosystem. *Biologia Marina Mediterranea,* 13(4): 109-113.

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

Bouillon S., Dehairs F. (2000) Estimating spatial and seasonal phytoplankton $\delta^{13}C$ variations in an estuarine mangrove ecosystem. *Isotopes in Environmental and Health Studies,* 36: 273-284.

Bouillon S., Koedam N., Raman A.V., Dehairs F. (2002). Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia,* 130: 441-448.

Bour W. (1989). Biologie, écologie, exploitation et gestion rationnelle des trocas (*Trochus niloticus* – L.) de Nouvelle Calédonie. *PhD thesis, University of Montpellier USTL – ORSTOM,* 192 p.

Bousquet P., Peylin P., Ciais P., Le Quéré C., Friedlingstein P., Tans P.P. (2000). Regional changes in carbon dioxide fluxes of land and oceans since 1980. *Science*, 290(5495): 1342-1346.

Bowen S.H. (1983). Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Fish Biology*, 9: 137-144.

Bowen S.H., Lutz E.V., Ahlgren M.O. (1995). Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology*, 899-907.

Bowles K.C., Apte S.C., Maher W.A., Kawei M., Smith R. (2001). Bioaccumulation and biomagnification of mercury in Lake Murray, Papua New Guinea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 58: 888-897.

Boyden C.R. (1974). Trace element content and body size in molluscs.

Boyden C.R. (1977). Effect of size upon metal content of shellfish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57(3): 675-714.

Boyden C.R., Phillips D.J.H. (1981). Seasonal variation and inherent variability of trace elements in oysters and their implications for indicator studies. *Marine Ecology Progress Series*.

Braune B. (1987). Mercury accumulation in relation to size and age of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) from the southwestern Bay of Fundy, Canada. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 16(3): 311-320.

Bréau L. (2003). Etude de la bioaccumulation des métaux dans quelques espèces marines tropicales: recherche de bioindicateurs de contamination et application à la surveillance de l'environnement côtier dans le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. *Doctoral dissertation, Université de La Rochelle.*

Briand M.J., Letourneur Y., Bonnet X., Wafo E., Fauvel T., Brischoux F., Guillou G., Bustamante P. (2014). Spatial variability of metallic and organic contamination of anguilliform fish in New Caledonia. *Environmental Science and Pollution Research,* 21: 4576-4591.

Bricout J., Knoepffler-Peguy M., Pergent G., Boudouresque C.F. (1990). Le rapport $^{12}C/^{13}C$ chez quelques végétaux marins de Méditerranée. *Posidonia Newsletter*, 3: 19-21.

Brischoux F., Bonnet X. (2008). Estimating the impact of sea kraits on the anguilliform fish community (Congridae, Muraenidae, Ophichthidae) of New Caledonia. *Aquatic Living Resources,* 21(4): 395-399.

Brischoux F., Bonnet X. (2009). Life history of sea kraits in New Caledonia. *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle,* 198: 133-147.

Brischoux F., Bonnet X., Cherel Y., Shine R. (2011). Isotopic signatures, foraging habitats and trophic relationships between fish and seasnakes on the coral reefs of New Caledonia. *Coral Reefs*, 30(1): 155-165.

Brischoux F., Bonnet X., De Crignis M. (2007a). A method to reconstruct anguilliform fishes from partially digested items. *Marine Biology,* 151(5): 1893-1897.

Brischoux F., Bonnet X., Legagneux P. (2009b). Are sea snakes pertinent bio-indicators for coral reefs? A comparison between species and sites. *Marine Biology*, 156: 1985-1992.

Brischoux F., Bonnet X., Pinaud D. (2009c). Fine scale site fidelity in sea kraits: implications for conservation. *Biodiversity and conservation,* 18(9): 2473-2481.

Brischoux F., Bonnet X., Shine R. (2007b). Foraging ecology of sea kraits *Laticauda* spp. in the Neo-Caledonian Lagoon. *Marine Ecology Progress Series,* 350: 145-151.

Brischoux F., Bonnet X., Shine R. (2009a). Determinants of dietary specialization: a comparison of two sympatric species of sea snakes. *Oikos,* 118: 145-151.

Brock M.A. (1999) Are aquatic plant seed banks resilient to water regime alteration? Implications for the Paroo river system. *In: R.T. Kingsford (Ed.), A Free-Flowing River: the Ecology of the Paroo River, New South Wales National Parks and Wildlife Service, Sydney,* 129-137.

Brock R.E. (1954). A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management,* 18: 297-308.

Brock R.E. (1972). A Contribution to the Biology of *Gymnothorax Javanicus* (Bleeker). *Master's Thesis, Univ. of Hawaii, Honolulu, Hawaii,* 121 p.

Brock R.E. (1982). A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science,* 32: 269-276.

Brock R.E., Lewis C., Wass R.C. (1979). Stability and structure of a fish community on a coral patch reef in Hawaii. *Marine Biology,* 54: 281-292.

Broman D., Näf C., Rolff C., Zebühr Y., Fry B., Hobbie J. (1992). Using ratios of stable nitrogen isotopes to estimate bioaccumulation and flux of polychlorinated dibenzo-p-dioxins PCDDs and dibenzofurans (PCDFS) in two food chains from the northern Baltic. *Environmental Toxicology and Chemistry,* 11: 331-345.

Brown P.B., Wetzel E.T., Spacie A. (1992). Evaluation of natural occuring organisms as food for juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of the World Aquaculture Society,* 23: 211-216.

Bruggemann J.H., Kuyper M.W.M., Breeman A.M. (1994a). Comparative analysis of foraging and habitat use by sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae). *Marine Ecology Progress Series*, 112: 51-66.

Bruggemann J.H., van Oppen M.J.H., Breeman A.M. (1994b). Foraging by the spotlight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 41-55.

Bryan G.W. (1983). Brown seaweed, *Fucus vesiculosus*, and the gastropod, *Littorina littoralis*, as indicators of trace-metal availability in estuaries. *Science of the Total Environment,* 28: 91-104.

Bryan G.W. (1984). Pollution due to heavy metals and their compounds. *In: Kinne O. (Ed.), Marine ecology, John Wiley and Sons, Chichester,* 5: 1289-1430.

Bryan G.W., Hummerstone L.G. (1973). Brown seaweed as an indicator of heavy metals estuaries in South-West England. *Journal of Marine Biology,* Association U.K., 53: 705-720.

Budge S.M., Iverson S.J., Koopman H.N. (2006). Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Marine Mammal Science*, 22(4): 759-801.

Bujan S., Grenz C., Fichez R., Douillet P. (2000). Evolution saisonnière du cycle biogéochimique dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Application d'un modèle compartimental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series III, Sciences de la Vie*, 323(2) : 225-233.

Bunel M. (2012). Etude du dimorphisme sexuel et de la biologie de la reproduction de *Gymnothorax chilospilus* (Bleeker, 1864) (Muraenidae). *Rapport Master 2, Université de Brest,* 33 p.

Bunn S.E., Loneragan N.R., Kempster M.A. (1995). Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography,* 40: 622-625.

Burdon-Jones C., Denton G.R.W., Jones G.B., McPhie K.A. (1982). Regional and seasonal variations of trace metals in tropical phaeophyceae from North Queensland. *Marine Environmental Research,* 7: 13-30.

Burger J. (2006). Bioindicators: a review of their use in the environmental literature 1970-2005. *Environmental bioindicators,* 1: 136-44.

Burger J., Gochfeld M. (2007). Risk to consumers from mercury in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from the Aleutians: fish age and size effects. *Environmental Research,* 105: 276-284.

Burger J., Gochfeld M., Jeitner C., Burke S., Stamm T., Snigaroff R., Snigaroff D., Patrick R. Weston J. (2007). Mercury levels and potential risk from subsistence foods from the Aleutians. *Science of the Total Environment,* 384(1-3): 93-105.

Burke L., Reytar K., Spalding M., Perry A. (2011). Reefs at risk revisited. *DC: World Resources Institute, Washington,* 130 p.

Burkepile D.E., Hay M.E. (2008). Herbivore species richness and feeding coplementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 105: 16201-16206.

Burkepile D.E., Hay M.E. (2011). Feeding complementarity *versus* redundancy among herbivorous fishes on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, 30: 351-362.

Burkhardt S., Riebesell U., Zondervan I. (1999a). Stable carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in response to day-length, growth rate, and CO_2 availability. *Marine Ecology Progress Series,* 184(1999): 31-41.

Burkhardt S., Riebesell U., Zondervan I. (1999b). Effects of growth rate, CO_2 concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 63(22): 3729-3741.

Burreau S., Zebühr Y., Broman D., Ishaq R. (2004). Biomagnification of polychlorinated biphenyls (PCBs) and polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) studied in pike (*Esox luccius*), perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) from the Baltic Sea. *Chemosphere,* 55: 1043-1052.

Burreau S., Zebühr Y., Broman D., Ishaq R. (2006). Biomagnification of PBDEs and PCBs in food webs from the Baltic Sea and thenorthern Atlantic Ocean. *Science of the Total Environmental*, 366: 659-72.
Burrows E.M. (1971). Assessment of pollution effects by the use of algae. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences,* 177: 295-306.
Buscail R., Pocklington R., Germain C. (1995). Seasonal variability of the organic matter in a sedimentary coastal environment: sources, degradation and accumulation (continental shelf of the Gulf of Lions - northwestern Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research*, 15(7): 843-869.
Bustamante P., Bocher P., Chérel Y., Miramand P., Caurant F. (2003a). Distribution of trace elements in the tissues of benthic and pelagic fish from the Kerguelen Islands. *Science of the Total Environment*, 313(1-3): 25-39.
Bustamante P., Garrigue C., Breau L., Caurant F., DabinW., Greaves J., Dodemont R. (2003b). Trace elements in two odontocetes species (Kogia breviceps and *Globicephala macrorhynchus*) stranded in New Caledonia (South Pacific). *Environmental Pollution,* 124: 263-71.
Bustamante P., Germain P., Leclerc G., Miramand P. (2002). Concentration and distribution of 210 Po in the tissues of the scallop *Chlamys varia* and the mussel *Mytilus edulis* from the coasts of Charente-Maritime (France). *Marine Pollution Bulletin,* 44(10): 997-1002.
Bustamante P., Lahaye V., Durnez C., Churlaud C., Caurant F. (2006). Total and organic Hg concentrations in cephalopods from the North Eastern Atlantic waters: Influence of geographical origin and feeding ecology. *Science of the Total Environment*, 368(2-3): 585-596.
Bustamante P., Teyssié J.L., Danis B., Fowler S.W., Miramand P., Cotret O., Warnau M. (2004). Uptake, transfer and distribution of silver and cobalt in tissues of the common cuttlefish *Sepia officinalis* at different stages of its life cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 269: 185-195.

C

Cabana G., Rasmussen J.B. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372(6503): 255-257.
Cabana G., Rasmussen J.B. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 93(20): 10844-10847.
Cabana G., Tremblay A., Kalff J., Rasmussen J.B. (1994). Pelagic food chain structure in Ontario lakes: a determinant of mercury levels in lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(2): 381-389.
Cain D.J., Luoma S.N. (1990). Influence of seasonal growth, age, and environmental exposure on Cu and Ag in a bivalve indicator, *Macoma balthica*, in San Francisco Bay. *Marine ecology progress series,* 60(1): 45-55.
Caley M.J. (1995). Community dynamics of tropical reef fishes: local patterns between latitudes. *Marine Ecology Progress Series,* 129:7-18.
Callender E., Rice K.C. (2000). The urban environmental gradient: anthropogenic influences on the spatial and temporal distributions of lead and zinc in sediments. *Environmental Science and Technology,* 34: 232-238.
Campanella L., Conti M.E., Cubadda F., Sucapane C. (2001). Trace metals in seagrass, algae and molluscs from an uncontaminated area in the Mediterranean. *Environmental Pollution,* 111: 117-126.
Campbell L.M., Fisk A.T., Wand X., Köck G., Muir D.C.G. (2005b). Evidence for the biomagnification of *rubidiumin* freshwater and marine foodwebs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 62: 1161-7.
Campbell L.M., Norstrom R.J., Hobson K.A., Muir D.C.G., Backus S., Fisk A.T. (2005a). Mercury and other trace elements in a pelagic Arctic marine food web (Northwater Polynya, Bafin Bay). *Science of the Total Environment,* 351-352: 247-63.

Canli M., Atli G. (2003). The relationships between heavy metal (Cd, Cr, Cu, Fe, Pb, Zn) levels and the size of six Mediterranean fish species. *Environmental Pollution,* 121: 129-136.

Capiomont A. (2000). Concentration et mémorisation du mercure chez la phanérogame marine *Posidonia oceanica*. *Doctoral dissertation, Université de Corte*.

Carabel S., Godínez-Domínguez E., Verísimo P., Fernández L., Feire J. (2006). An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336: 254-261.

Carassou L., Kulbicki M., Nicola T.J.R., Polunin N.V.C. (2008). Assessment of fish trophic status and relationships by stable isotope data in the coral reef lagoon of New Caledonia, southwest Pacific. *Aquatic Living Resources,* 21(1): 1-12.

Cardinale M. (2000). Ontogenetic diet shifts of bull-rout, *Myoxocephalus scorpius* (L.), in the south-western Baltic. *Sea. Journal of Applied Ichthyology,* 16: 231-239.

Carefoot T.H. (1973). Feeding, food preference and uptake of food energy by the supra littoral isopod *Ligia plasii*. *Marine Biology,* 18: 228-236.

Carlier A., Riera P., Amouroux J.M., Bodiou J.Y., Escoubeyrou K., Desmalades M., Caparros J., Grémare A. (2007). A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 73(1-2): 299-315.

Carlier A., Riera P., Amouroux J.M., Bodiou J.Y., Grémare A. (2006). Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 72(1-2): 1-15.

Carpenter S., Kitchell J., Hodgson J. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience,* 35: 634-639.

Carr M.H., Hixon M.A. (1995). Predation effects on early post-settlement survivorship of coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series,* 124: 31-42.

Carscallen W.M.A., Vandenberg K., Lawson J.M., Martinez N.D., Romanuk T.N. (2012). Estimating trophic position in marine and estuarine food webs. *Ecosphere,* 3: 1-20.

Carvalho M.C., Hayashizaki K., Ogawa H. (2008). Environment determines nitrogen content and stable isotope composition of the sparaphyte of *Undarai pinnatifida* (Harvey) Suringar. *Journal of Applied Phycology,* 20: 695-703.

Carvalho M.C., Hayashizaki K.I., Ogawa H. (2009). Short-term measurement of carbon stable isotope discrimination in photosynthesis and respiration by aquatic macrophytes, with marine macroalgal examples. *Journal of Phycology,* 45: 761-70.

Cassermiro F.A.S., Rangel T.F.L.V.B., Pelicice F.M., Hahn N.S. (2007). Allometric and ontogenetic patterns relating to feeding of a neotropical fish, *Satanoperca pappaterra* (Perciformes, Cichildae). *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 155-164.

Castle P.H.J. (1964). Congrid leptocephali in Australasian waters with descriptions of *Conger wilsoni* (Bl. and Schn.) and *C. verreauxi* Kaup. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington,* 37: 1-45.

Castle P.H.J. (1986). Congridae. *In: Smith M.M., Heemstra P.C. (Eds), Smiths' sea fishes, Springer, Berlin Heidelberg New York*, 161-165.

Cau A., Manconi P. (1983). Sex-ratio and spatial displacement in *Conger conger* (L.). *Rapports Commission internationale Mer Méditerranée,* 28: 93-96.

Cau A., Manconi P. (1984). Relationship of feeding, reproductive cycle and bathymetric distribution in *Conger conger*. *Marine Biology,* 81(2): 147-151.

Caut S., Angulo E., Courchamp F. (2008). Discrimination factors (Δ^{15}N and Δ^{13}C) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio. *Functional Ecology*, 22: 255-263.

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

Cebrián J. (1999). Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist,* 154(4): 449-468.
Cebrian J., Duarte C.M. (1994). The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. *Functional Ecology*, 8: 518-525.
Cebrián J., Duarte C.M., Marbà N., Enriquez S. (1997). Magnitude and fate of the production of four co-occurring western Mediterranean seagrass species. *Marine Ecology Progress Series,* 155: 29-44.
Ceccarelli D.M., Jones G.P., McCook L.J. (2001). Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 39: 355-389.
Chan W.H., Mak Y.L., Wu J.J., Jin L., Sit W.H., Wah Lam J.C., Sadovy de Mitcheson Y., Chan L.L., Sing Lam P.K., Murphy M.B. (2011). Spatial distribution of ciguateric fish in the Republic of Kiribati. *Chemosphere,* 84(1): 117-123.
Charpy-Roubaud C., Sournia A. (1990). The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs,* 4(1): 31-57.
Chave E.H., Eckert D.B. (1974). Ecological aspects of the distributions of fishes at Fanning Island. *Pacific Science,* 28: 297-317.
Chave E.H., Randall H.A. (1971). Feeding behavior of the Moray eel *(Gymnothorax pictus). Copeia,* 3: 570-574.
Chen H.M., Shao K.T., Chen C.T. (1994). A review of the muraenid eels (family Muraenidae) from Taiwan with description of twelve new records. *Zoological Studies*, 33(1): 44-64.
Chen L.S. (2002). Post-settlement diet shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegeli* (Pisces: Scaridae). *Zoological Studies,* 41: 47-58.
Cheng P.W., Tzeng W.N. (1996). Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series,* 131: 87-96.
Cheroske A.G., Williams S.L., Carpenter R.C. (2000). Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248(1): 1-34.
Cheung M.S., Wang W. (2008). Analyzing biomagnification of metals in different marine food webs using nitrogen isotopes. *Marine Pollution Bulletin,* 56: 2082-2105.
Chevalier J.P. (1971). Les scléractiniaires de la Mélanésie française (Nouvelle-Calédonie, îles Chesterfield, îles Loyauté, Nouvelles-Hébrides), Première Partie. *In: Fondation Singer-Polignac (Ed.), Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie, Paris,* 307 p.
Chevillon C. (1989). Biosédimentologie du grand lagon nord de la Nouvelle Calédonie. *Doctoral dissertation, Aix-Marseille II*.
Chevillon C. (1997). Sédimentologie descriptive et cartographie des fonds meubles du lagon de la côte Est de Nouvelle-Calédonie. *In : Richer de Forges B.R. (Ed.), Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, Benthos), Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris,* 3: 7-30.
Choat J.H. (1991). The biology of herbivorous fishes on coral reefs. *In: Sale P.F. (Ed.), The ecology of fishes on coral reefs, Academic, San Diego,* 120-155.
Choat J.H., Bellwood D.R. (1985). Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. *Marine Biology,* 89(3): 221-234.
Choat J.H., Bellwood D.R. (1991). Reef fishes: their history and evolution. *In: Sale P.F. (Ed.), The ecology of fishes on coral reefs, Academic Press, San Diego*, 46-53.
Choat J.H., Clements K.D. (1998). Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments: a nutritional ecology perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 375-403.
Choat J.H., Clements K.D., Robbins W.D. (2002). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. I. Dietary analyses. *Marine Biology,* 140: 613-624.

Choat J.H., Robbins W.D., Clements K.D. (2004). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Biology,* 145(3): 445-454.

Chouvelon T., Caurant F., Cherel Y., Simon-Bouhet B., Spitz J., Bustamante P. (2014). Size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refining marine ecosystem indicators and evidence distinct management units for hake in the north-eastern Atlantic. *ICES Journal of Marine Sciences*, fst199.

Chouvelon T., Spitz J., Cherel Y., Caurant F., Sirmel R., Mèndez-Fernandez P., Bustamante P. (2011). Species and ontogenic-related differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values and Hg and Cd concentrations of cephalopods. *Marine Ecology Progress Series*, 433: 107-120.

Chouvelon T., Warnau M., Churlaud C., Bustamante P. (2009). Hg concentrations and related risk assessment in coral reef crustaceans, molluscs and fish from New Caledonia. *Environmental Pollution*, 157(1): 331-340.

Christensen M.S., Winterbottom R. (1981). A correction factor for, and its application to, visual censuses of littoral fish. *South African Journal of Zoology,* 16: 73-79.

Chuecas L., Riley J.P. (1969). Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,* 49(01): 97-116.

Cifuentes L.A., Coffin R.B., Solorzano L., Cardenas W., Espinosa J., Twillet R.R. (1996). Isotopic and elemental variations of carbon and nitrogen in a mangrove estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 43: 781-800.

Clavier J., Boucher G., Chauvaud L., Fichez R., Chifflet S. (2005). Benthic response to ammonium pulses in a tropical lagoon: implications for coastal environmental processes, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 316: 231-241.

Clavier J., Bour W., Chevillon C., Douillet P.C.G., Kulbicki M., Richer de Forges B. (1995). Programme Lagon : Connaissance et mise en valeur du lagon de Nouvelle-Calédonie : le bilan. *ORSTOM*, 71 p.

Clough B. (1998). Mangrove forest productivity and biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia. *Mangroves and Salt Marshes,* 2: 191-198.

Cluzel D., Chiron D., Courme M.D. (1998). Discordance de l'Eocène supérieur et évènements pré-obduction en Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* Séries *II., Sciences de la Terre et des Planètes,* 327(7): 485-491.

Cluzel D., Meffre S. (2002). L'unité de la Boghen (Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud-ouest) : un complexe d'accrétion jurassique. Données radiochronologiques préliminaires U-Pb sur les zircons détritiques. *Comptes Rendus de Géoscience,* 334(11): 867-874.

Cluzel D., Picard C., Aitchison C., Laporte C., Meffre S., Parat F. (1997). La nappe de Poya (ex-formation des Basaltes) de Nouvelle-Calédonie (Pacifique Sud-Ouest) : un plateau océanique Campanien-Paléocène supérieur obducté à l'Eocène supérieur. *Académie des Sciences, Paris, t. 324, série II.a,* 443-451.

Cobbett C., Goldsbrough P. (2002). Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology,* 53: 159-182.

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

Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. (1990). Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. *FAO Fisheries Synopsis, Rome,* 125(10): 442 p.

Cohen J.E., Newman C.M. (1988). Dynamic basis of food web organization. *Ecology,* 69(6): 1655-1664.

Cohen J.E., Pimm S.L., Yodzis P., Saldana J. (1993). Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology,* 62: 67-78.

Cole A.J., Pratchett M.S., Jones G.P. (2008). Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries,* 9(3): 286-307.
Collette B.B. (1986). Resilience of the fish assemblage in New England tidepools. *United States Fishery Bulletin,* 84: 200-204.
Collette B.B., Talbot F.H. (1972). Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal change over. *Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County,* 14: 98-124.
Coma R., Ribes M., Gili Josep M., Hughes R.N. (2001). The ultimate opportunists: consumers of seston. *Marine Ecology Progress Series,* 219: 305-308.
Conti M.E., Cecchetti G. (2003). A biomonitoring study: trace metals in algae and molluscs from Tyrrhenian coastal areas. *Environmental Research*, 93(1): 99-112.
Cook C.M., Lanaras T., Colman B. (1986). Evidence for bicarbonate transport in species of red and brown macrophytic algae. *Journal of Experimental Botany,* 39: 1185-1198.
Cooper L.W., McRoy C.P. (1988). Stable carbon isotope ratio variations in marine macrophytes along intertidal gradients. *Oecologia*, 77(2): 238-241.
Correia A.T., Able K.W, Antunes C., Coimbra J. (2004). Early life history of the American conger eel (*Conger oceanicus*) as revealed by otolith microstructure and microchemistry of metamorphosing leptocephali. *Marine Biology,* 145: 477-488.
Correia A.T., Antunes C., Isidro E.J., Coimbra J. (2003). Changes in otolith microstructure and microchemistry during the larval development of the European conger eel (*Conger conger*). *Marine Biology,* 142: 777-789.
Cossa D., Bourget E., Piuze J. (1979). Sexual maturation as a source of variation in the relationship between cadmium concentration and body weight of *Mytilus edulis* L. *Marine Pollution Bulletin*, 10(6): 174-176.
Cossa D., Thibaud Y., Roméo M., Gnassia-Barelli M. (1990). Le mercure en milieu marin. Biogéochimie et écotoxicologie. *Rapports Scientifiques et Techniques de l'IFREMER, Brest*, 19 p.
Costanzo S.D., O'Donohue M.J., Dennison W.C., Loneragan N.R., Thomas M. (2001). A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin,* 42: 149-56.
Côté I.M., Reynolds J.D. (2006). Coral reef conservation. *Cambridge University Press,* 13: 568 p.
Coteur G., Gosselin P.,Wantier P., Chambost-Manciet Y., Danis B., Pernet P.,Warnau M., Dubois P. (2003). Echinoderms as bioindicators, bioassays, and impact assessment tools of sediment-associated metals and PCBs in the North Sea. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology,* 45: 190-202.
Couch C.A. (1989). Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28(4): 433-441.
Coull B.C. (1990). Are members of the meiofauna food for higher trophic levels. *Transactions of the American Microscopical Society,* 109: 233-246.
Covazzi Harriague A., Albertelli G., Bonomi A., Fabiano M., Zunini-Sertorio T. (2007). Pelagic–benthic coupling in a subtidal system of the North-Western Mediterranean. *Journal of Chemical Ecology,* 23: 263-277.
Craig H. (1953). The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 3(2-3): 53-92.
Craig M.T., Erisman B.E. (2010). A competitive following association between two reef fishes and the Jewelled Moray in the Gulf of California, Mexico. *Coral Reefs,* 29: 813.
Cresson P. (2013). Fonctionnement trophique des récifs artificiels de la baie du Prado (Marseille, France) : origine et devenir de la matière organique. *Thèse de doctorat, spécialité Océanographie, Aix Marseille Université, Marseille, France,* 287 p.
Cresson P., Ruitton S., Fontaine M.F., Harmelin-Vivien M.L. (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(6): 1112-1121.

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.

Cribb A.B. (1973). The algae of the great barrier reefs. *In: Jones A.O.,Endean R. (Eds.), Biology and geology of coral reefs, Biology I. Academic Press, New York, USA,* II: 47-75.

Crossman D.J., Choat J.H., Clements K.D., Hardy T., McConochie J. (2001). Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography,* 46: 1596-1605.

Cruz-Rivera E., Hay M.E. (2000). The effects of diet mixing on consumer fitness: macroalgae, epiphytes, and animal matter as food for marine amphipods. *Oecologia,* 123(2): 252-264.

Cummings D.O., Booth D.J., Lee R.W., Simpson S.J., Pile A.J. (2010). Ontogenetic diet shifts in the reef fish *Pseudanthias rubrizonatus* from isolated populations on the North-West Shelf of Australia. *Marine Ecology Progress Series,* 419: 211-222.

Currin C.A., Newell S.Y., Paerl H.W. (1995). The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series,* 121: 99-116.

D

D'Abramo L.R., Sheen S.S. (1991). Nutritional requirements, feed formulations and feeding practices of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Reviews in Fisheries Science,* 2: 1-21.

Dahl A.L. (1972). Ecology and community structure of some tropical reef algae in Samoa. *In: Nisizawa K. (Ed.), Proceedings of the Seventh International Seaweed Symposium, University of Tokyo Press, Tokyo, Japan,* 36-39.

Dahl A.L. (1973). Benthic algal ecology in a deep reef and sand habitat off Puerto Rico. *Botanica Marina*, 16: 171-175.

Dalinger R. (1994). Invertebrate organisms as biological indicators of heavy metal pollution. *Applied Biochemistry and Biotechnology,* 48: 27-31.

Dalto A.G., Gremare A., Dinet A., Fichet D. (2006). Muddy-bottom meiofauna responses to metal concentrations and organic enrichment in New Caledonia South-West Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(4): 629-644.

Dalvi A.D., Bacon W.G., Osborne R.C. (2004). The past and the future of nickel laterites. *In: PDAC 2004 International Convention, Trade Show and Investors Exchange*, *Toronto: The prospectors and Developers Association of Canada,* 1-27.

Dalzell P. (1996). Catch rates, selectivity and yields of reef fishing. *In: Reef fisheries, Springer Netherlands,* 161-192.

Danis B., Wantier P., Flammang R., Dutrieux S., Dubois P., Warnau M. (2004). Contaminant levels in sediment and asteroids (*Asterias rubens*, Echinoderm) from the Belgian coast and Scheldt estuary: polychlorinated biphenyls and metals. *Science of the Total Environment,* 333: 149-165.

Danloux J., Laganier R. (1991). Classification et quantification des phénomènes d'érosion, de transport et de sédimentation sur les bassins touchés par l'exploitation minière en Nouvelle-Calédonie. *Hydrologie continentale*, 6(1): 15-28.

Danovaro R., Dell'Anno A., Fabiano M., Pusceddu A., Tselepides A. (2001). Deep-sea ecosystem response to climate change: the eastern Mediterranean case study. *Trends in Ecology and Evolution,* 16: 505-510.

Darbon G. (1975). Life history and energy relations of the giant fairy shrimp *Branchinecta gigas* (Crustacea). *Ecology,* 56: 1025-1039.

Darnaude A.M. (2003). Apports fluviaux en zone côtière et réseaux trophiques marins benthiques: Transfert de matière organique particulaire terrigène jusqu'aux poissons plats au large du Rhône. *Doctoral dissertation, Université Aix-Marseille 2,* 400 p.

Darnaude A.M. (2005). Fish ecology and terrestrial carbon use in coastal areas: implications for marine fish production. *Journal of Animal Ecology,* 74(5): 864-876.
Darnaude A.M., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M.L. (2004a). Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series,* 275: 47-57.
Darnaude A.M., Salen-Picard C., Polunin N.V.C., Harmelin-Vivien M.L. (2004b). Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia,* 138(3): 325- 332.
Dauby P. (1989). The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental Shelf Research,* 9: 181-195.
David V., Sautour B., Galois R., Chardy P. (2006). The paradox high zooplankton biomass-low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333: 202-218.
Davis G.E., Anderson T.W. (1989). Population estimates of four kelp forest fishes and an evaluation of three in situ assessment techniques. *Bulletin of Marine Science,* 44: 1138-1151.
Davis T.A., Volesky B., Mucci A. (2003). A review of the biochemistry of heavy metal biosorption by brown algae. *Water Resources*, 37: 4311-4330.
De Girolamo M., Mazzoldi C. (2001). The application of visual census on Mediterranean rocky habitats. *Marine Environmental Research,* 51: 1-16.
de Mora S., Villeneuve J.P., Reza Sheikholeslami M., Cattini C., Tolosa I. (2004). Organochlorinated compounds in Caspian Sea sediments. *Marine Pollution Bulletin*, 48(1-2): 30-43.
de Ruyter van Steveninck E.D., Kamermans P., Breeman A.M. (1988). Transplant experiments with two morphological growth forms of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae). *Marine Ecology Progress Series,* 49: 191-194.
Deb D. (1997). Trophic uncertainty *vs* parsimony in food web research. *Oikos,* 78: 191-194.
Deegan L.A., Garritt R.H. (1997). Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine ecology progress series,* 147(1): 31-47.
Deegan L.A., Peterson B.J., Portier R. (1990). Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf menhaden. *Estuaries,* 13: 14-19.
DeForest D.K., Brix K.V., Adams W.J. (2007). Assessing metal bioaccumulation in aquatic environments: the inverse relationship between bioaccumulation factors, trophic transfer factor and exposure concentration. *Aquatic Toxicology,* 86: 236-246.
Degens E.T. (1969). Biogeochemistry of stable carbon isotopes. *In: Eglington G., Murphy M.T.J. (Eds.), Organic Geochemistry, Berlin: Springer-Verlag,* 304-329.
Degens E.T., Behrendt M., Gotthard B., Reppmann E. (1968). Metabolic fractionation of carbon isotopes in marine plankton II. Data on samples collected off the coasts of Peru and Ecuador. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts,* 15(1): 11-20.
Dehn L.A., Follman E.H., Thomas D.L., Sheffield G.G., Rosa C., Duffy L.K., O'Haraa T.M. (2006). Trophic relationships in an Arctic marine food web and implications for trace metal transfer. *Science of the Total Environment,* 362: 103-23.
Deneer J.W., Sinnige T.L., Seinen W., Hermens J.L.M. (1988). The joint acute toxicity to *Daphnia magna* of industrial organic chemicals at low concentrations. *Aquatic toxicology*, 12(1): 33-38.
DeNiro M.J., Epstein S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 42(5): 495-506.
DeNiro M.J., Epstein S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 45(3): 341-351.
Depledge M.H., Bjerregaard P. (1989). Explaining individual variation in trace metal concentrations in selected marine invertebrates: the importance of interactions between physiological state and environmental factors. *Phenotypic responses and individuality in aquatic ectotherms. JAPAGA, Dublin*, 121-126.

Deraniyagala P.E.P. (1930). Notes on the breeding habit of the eel *Leiuranus semicinctus*. *Spolia Zeylanica,* 16: 107.

Descolas-Gros C., Fontugne M.R. (1985). Carbon fixation in marine phytoplankton: carboxylase activities and stable carbon-isotope ratios; physiological and paleoclimatological aspects. *Marine Biology,* 87: 1-6.

Deudero S., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Morey G., Morales-Nin B. (2004). Spatial variation and ontogenetic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology,* 145: 971-981.

Devineau J., Amiard-Triquet C. (1985). Pattern of bioaccumulation of an essential trace element (zinc) and a pollutant metal (cadmium) in larvae of the prawn *Palaemon serratus. Marine Biology,* 86: 139-143.

Diaz-Pulido G., McCook L.J. (2002). The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 115-128.

Dierking J., Wafo E., Schembri T., Lagadec V., Nicolas C., Letourneur Y., Harmelin-Vivien M.L. (2009). Spatial patterns in PCBs, pesticides, mercury and cadmium in the common sole in the NW Mediterranean Sea, and a novel use of contaminants as biomarkers. *Marine Pollution Bulletin*, 58: 1605-1614.

Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales (2011). L'agriculture calédonienne de 2000 à 2009. *Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales, Service de l'eau et des statistiques et études rurales, Affaires rurale - section statistiques*. *Nouméa,* 97 p.

Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales (2012). Agricultural Memento Data 2011. *Department of veterinary, food safety and rural affairs, Bureau of waterways management, rural statistics and surveys, Rural Affairs - Statistics Section. Nouméa,* 8 p.

Domenci P., Blake R.W. (1997). Review: the kinetics and performance of fish fast-start swimming. *The Journal of Experimental Biology,* 200: 1165-1178.

Domi N., Bouquegneau J.M., Das K. (2005). Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Marine Environmental Research*, 60(5): 551-569.

Donguy J.R., Hénin C., Rougerie F. (1976). Les contre-courants dans le Pacifique tropical sud-ouest. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie,* 14(1): 15-26.

Douillet P. (1998). Tidal dynamics of the south-west lagoon of New Caledonia: observations and 2D numerical modelling. *Oceanologica Acta*, 21(1): 69-79.

Douillet P., Ouillon S., Cordier E. (2001). A numerical model for fine suspended sediment transport in the southwest lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs*, 20(4): 361-372.

Dromard C.R. (2013). Niches trophiques des poissons herbivores des Antilles : apports des isotopes stables. *Dissertation de Doctorat, Université des Antilles et de la Guyane,* 306 p.

Dromard C.R., Bouchon-Navaro Y., Cordonnier S., Fontaine M.F., Verlaque M., Harmelin-Vivien M.L., Bouchon C. (2013). Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* and *Stegastes asustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles): Inference from stomach content and stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 440: 116-125.

Duarte C.M. (1992). Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnology and Oceanography,* 37: 882-889.

Duarte C.M., Cebrián J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography,* 41(8): 1758-1766.

Dubin R.E. (1982). Behavioural intractions between Caribbean reef fish and eels (Muraenidae and Ophichthidae). *Copeia,* 1: 229-232.

Duda T.F., Kohn A.J., Palumbi S.R. (2001). Origins of diverse feeding ecologies within *Conus*, a genus of venomous marine gastropods. *Biological Journal of the Linnean Society,* 73(4): 391-409.

Duffy J.E. (1990). Amphipods on seaweeds: partners or pests? *Oecologia,* 83(2): 267-276.

Dufour E., Gerdeaux D. (2001). Apports des isotopes stables ($^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$, $^{18}O/^{16}O$, $^{36}S/^{34}S$, $^{87}Sr/^{86}Sr$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium,* 25(4): 369-382.
Duggins D.O. (1983). Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. *Ecology,* 1610-1619.
Dunton K.H. (2001). $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ measurements of Antarctic Peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. *American Zoologist,* 41(1): 99-112.
Dupouy C., Neveux J., Ouillon S., Frouin R., Murakami H., Hochard S., Dirberg G. (2010). Inherent optical properties and satellite retrieval of chlorophyll concentration in the lagoon and open ocean waters of New Caledonia. *Marine pollution bulletin*, 61(7): 503-518.
Durako M.J., Hall M.O. (1992). Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 86.

E

Eggleston D.B., Grover J.J., Lipcius R.N. (1998). Ontogenetic diet shifts in Nassau Grouper: trophic linkages and predatory impact. *Bulletin of Marine Science,* 63: 111-126.
Eilser R. (2010). Compendium of trace metals and marine biota 2: Vertebrates. *Elsevier,* 522 p.
Eisler R. (1981). Trace metal concentrations in marine organisms. *Pergamon Press, New York*, 687 p.
El-Naggar M.E.E., Al-Amoudi A.A. (1989). Heavy metal levels in several species of marine algae from the Red Sea of Saudi Arabia. *JKAU Science,* 1: 5-13.
Elsdon T.S., Ayvazian S., McMahon K.W., Thorrold S.R. (2010). Experimental evaluation of stable isotope fractionation in fish muscle and otoliths. *Marine Ecology Progress Series,* 408: 195-205.
Elton C.S. (1927). Animal ecology. *Sidgewick and Jackson, London, UK*.
Elzenga J.T.M., Prins H.B., Stefels J. (2000). The role of extracellular carbonic anhydrase activity in inorganic carbon utilization of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): A comparison with other marine algae using the isotopic disequilibrium technique. *Limnology and Oceanography*, 45(2): 372-380.
Emery A.R. (1973). Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, 23(3): 649-770.
Eschmeyer W.N., Fong J. D. (2013). Catalog of fishes. *Eschmeyer W.N. (Ed.), 2013: Catalog of fishes, electronic version. Available from: http://research.calacademy.org /ichthyology/catalog/fishcatmain.asp/* July 2013.
Farías S., Arisnabarreta S.P., Vodopivez C., Smichowski P. (2002). Levels of essential and potentially toxic trace metals in Antarctic macro algae. *Spectrochimica Acta, part B,* 57: 2133-2140.

F

Falkowski P., Scholes R.J., Boyle E.E.A., Canadell J., Canfield D., Elser J., Gruber N., Hibbard K., Högberg P., Linder S., Mackenzie F.T., Moore B., Pedersen T., Rosenthal Y., Seitzinger S., Smetacek V., Steffen W. (2000). The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290(5490): 291-296.
Farkas A., Salánki J., Specziár A. (2003). Age and size-specific patterns of heavy metals in the organs of freshwater fish *Abramis brama* L. populating a low contaminated site. *Water Resources,* 37: 959-964.
Faure G. (1986). Principles of isotope geochemistry. *John Wiley, Sons (Eds.), Second Edition,* 589 p.
Fauvel T., Brischoux F., Briand M.J., Bonnet X. (2012). Do researchers impact their study populations ? Assessing the effect of field procedures in a long term population monitoring of sea kraits. *Amphibia-Reptilia*, 1-8.

Fauvel T., Brischoux F., Briand M.J., Bonnet X. (in prep.). Assessing the determinants of community structures of cryptic fish on the coral reefs of New Caledonia.

Faye D., Tito de Morais L., Raffray J., Sadio O., Thiaw O.T., Le Loc'h F. (2011). Structure and seasonal variability of fish food webs in an estuarine tropical marine protected area (Senegal): evidence from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 92: 607-617.

Felicetti L.A., Schwartz C.C., Rye R.O., Haroldson M.A., Gunther K.A., Phillips D.L., Robbins C.T. (2003). Use of sulfur and nitrogen stable isotopes to determine the importance of whitebark pine nuts to Yellowstone grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology/Revue Canadienne de Zoologie*, 81: 763-770.

Felipe-Sotelo M., Andrade J.M., Carlosena A., Tauler R. (2007). Temporal characterisation of river waters in urban and semi-urban areas using physico-chemical parameters and chemometric methods. *Analytica chimica acta*, 583(1): 128-137.

Fenchel T. (1977). Aspects of the decomposition of seagrasses. *In: Mc Roy C.P., Helfferide C. (Eds.), Seagrass Ecosystems – a Scientific Perspective, Marcel Dekker, New York,* 123-145.

Feng M., Schrlau J.E., Snyder R., Snyder G.H., Chen M., Cisar J.L., Cai Y. (2005). Arsenic Transport and Transformation Associated with MSMA Application on a Golf Course Green. *Journal of Agricultural and Food Chemistry,* 53(9): 3556-3562.

Fenton G.E. (1996). Diet and predators of *Tenagomysis tasmaniae* Fenton, *Anisomysis mixta australis* (Zimmer) and *Paramesopodopsis rufa* Fenton from south-eastern Tasmania (Crustacea: Mysidacea). *Hydrobiologia,* 323(1): 31-44.

Fernandez J.M., Breau L. (2011). Impact potentiel de l'effluent de Vale NC sur le milieu marin (2005-2011). *Rapport AEL 110328-OE-03,* 209 p.

Fernandez J.M., Ouillon S., Chevillon C., Douillet P., Fichez R., Gendre R.L. (2006). A combined modelling and geochemical study of the fate of terrigenous inputs from mixed natural and mining sources in a coral reef lagoon (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin*, 52(3): 320-331.

Ferrat L., Pergent-Martini C., Roméo M. (2003). Assessment of the use of biomarkers in aquatic plants for the evaluation of environmental quality: application to seagrasses. *Aquatic Toxicology*, 65(2): 187-204.

Fichez R., Breau L., Chevillon C., Chifflet S., Douillet P., Faure V., Fernandez J.M., Gérard P., Hédouin L., Lapetite A., Ouillon S., Pringault O., Torréton J.P. (2008). Origine, transport et devenir des apports naturels et anthropiques dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. *Le Journal de la Société des Océanistes*, 126-127: 41-58.

Fichez R., Dennis P., Fontaine M.F., Jickells T.D. (1993). Isotopic and biochemical composition of particulate organic matter in a shallow water estuary (Great Ouse, North Sea, England). *Marine Chemistry,* 43: 263-276.

Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T., Falkowski P. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374): 237-240.

Firat Ö., Gök G., Çoğun H.Y., Yüzereroğlu T.A., Kargin F. (2008). Concentrations of Cr, Cd, Cu, Zn and Fe in crab *Charybdis longicollis* and shrimp *Penaeus semisulcatus* from the Iskenderun Bay, Turkey. *Environmental monitoring and assessment*, 147(1-3): 117-123.

Fishelson L. (1971). Ecology and distribution of the benthic fauna in the shallow waters of the Red Sea. *Marine Biology,* 10(2): 113-133.

Fishelson L. (1992). Comparative gonad morphology and sexuality of the Muraenidae (Pisces, Teleostei). *Copeia,* 1: 197-209.

Fishelson L. (1995). Comparative morphology and cytology of the olfactory organs in moray eels with remarks on their foraging behavior. *The Anatomical Record,* 243(4): 403-412.

Fishelson L. (1996). Skin morphology and cytology in marine eels adapted to different lifestyles. *The Anatomical Record,* 246(1): 15-29.

Fishelson L. (1997). Olfaction and visual detection of food and relevant morphometric characters in some species of moray eels (Muraenidae). *Israel Journal of Zoology,* 43: 367-375.

Fishelson L., Tannenbaum R. (1991). Feeding behaviour of *Siderea grisea. Proceeding of the XIIth Conference Interuniversity Institute, Eilat.,* 37-38.

Fisk A.T., Hobson K.A., Norstrom R.J. (2001). Influence of chemical and biological factors on trophic transfer of persistent organic pollutants in the Northwater Polynya marine food web. *Environmental Science and Technology,* 35: 732-738.

Flamand B., Cabioch G., Payri C.E., Pelletier B. (2008). Nature and biological composition of the New Caledonian outer barrier reef slopes. *Marine Geology,* 250: 157-179.

Flammang P., Warnau M., Temara A., Lane D.J.W., Jangoux M. (1997). Heavy metals in *Diadema setosum* (Echinodermata, Echinoidea) from Singapore coral reefs. *Journal of Sea Research,* 38: 35-45.

Ford J.K.B., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S., Balcomb K.C. III (1998). Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology,* 76: 1456-1471.

Försberg A., Söderlung S., Frand A., Petersson L.R., Pedresén M. (1988). Studies on metal content in the brown seaweed, *Fucus vesiculosus*, from the Archipelago of Stockholm. *Environmental Pollution,* 49: 245-263.

Foucher D., Hintelmann H. (2008). Tracing mercury contamination from the Idrija mining region (Slovenia) to the Gulf of Trieste using Hg isotope ratio measurements. *Environmental science and technology*, 43(1): 33-39.

Fourmanoir P., Laboute P. (1976). Poissons des mers tropicales : Nouvelle-Calédonie, Nouvelles Hébrides. *Papeete (Éditions du Pacifique),* 376 p.

Fourqurean J.W., Marba N., Duarte C.M., Diaz-Almela E., Ruiz-Halpern S. (2007). Spatial and temporal variation in the elemental and stable isotopic content of the seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* from the Iles Balears, Spain. *Marine Biology*, 151(1): 219-232.

Fowler A.J. (1987). The development of sampling strategies for population studies of coral reef fishes. A case study. *Coral Reefs,* 6: 49-58.

Fowler H.W. (1928). The fishes of Oceania. *Memoirs of the Bernice P. Bishop Museum,* 10: III, 540 p.

Fowler S.W., Tessie J.L. (1997). Assimilation and excretion of selected heavy metals and radionuclides ingested by seastars. *Radioprotection Colloques,* 32: 317-322

France R.L. (1995). Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography,* 40(7): 1310-1313.

France R.L., Chandler M., Peters R. (1998). Mapping trophic continua of benthic food webs: body size delta N^{15} relationships. *Marine Ecology Progress Series,* 174: 301-306.

France R.L., Peters R.H. (1997). Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 54(6): 1255-1258.

Frangoulis C., Skliris N., Lepoint G., Elkalay K., Goffart A., Pinnegar J.K., Hecq J.H. (2011). Importance of copepod carcasses *versus* faecal pellets in the upper water column of an oligotrophic area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 92: 456-463.

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

Frederiksen S. (2002). Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) analysis. *Marine Ecology Progress Series,* 260: 71-81.

Freudenthal T., Wagner T., Wenzhofer F., Zabel M., Wefer G. (2001). Early diagenesis of organic matter from sediments of the eastern subtropical Atlantic: evidence from stable nitrogen and carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 65: 1795-1808.

Fricke H. (1972). The coral seas. *Thames and Hudson, London,* 224 p.

Fricke R. (1999). Fishes of the Mascarene Islands (Réunion, Mauritius, Rodriguez). An annotated checklist, with descriptions of new species. *Koenigstein (Koeltz Scientifi c Books),* VIII: 759 p.

Fricke R., Kulbicki M., Wantiez L. (2011). Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde,* A(4): 341-463.

Frid C.L.J., Hall S. (2001). Ecological quality objectives for benthic communities: if we protect the habitat do we need to do more? *ICES CM 2001/T*, 06: 15 p.

Friedlander A.M., Parrish J.D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 224: 1-30.

Frontier S. (1999). Les écosystèmes. *Presses Universitaires de France,* 128 p.

Frontier S., Pichod-Viale D. (1993). Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. *Masson,* 447 p.

Fry B. (1983). Fish and shrimp migrations in the northern Gulf of Mexico analyzed using stable C, N and S isotope ratios. *United States Fishery Bulletin,* 81: 789-801.

Fry B. (1984). $^{13}C/^{12}C$ ratio and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. *Marine Biology*, 79: 11-19.

Fry B. (2006). Stable isotope ecology. *Springer, New York,* 297 p.

Fry B. (2008). Stable isotope ecology. *Springer (Third Edition), Baton Rouge,* 308 p.

Fry B., Macko S.A., Zieman J.C. (1987). Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. *In: Durako M., Lewis R., Phillips R.C. (Eds.), Proceedings Subtropical-Tropical Seagrasses of the Southeastern U.S., Florida Marine Research Publications,* 42 p.

Fry B., Parker P.L. (1979). Animal diet in Texas seagrass meadows. $\delta^{13}C$ evidence for the importance of benthic plants. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 8: 499-509.

Fry B., Scalan R.S., Parker P.L. (1977). Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 41(12): 1875-1877.

Fry B., Sherr E.B. (1984). $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science,* 27: 13-47.

Fry B., Wainright C. (1991). Diatom sources of %-rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series,* 76: 149-157.

Fu J., Mai B., Sheng G., Zhang G., Wang X., Peng P.A., Wa Tang U. (2003). Persistent organic pollutants in environment of the Pearl River Delta, China: an overview. *Chemosphere*, 52(9): 1411-1422.

Furukawa K., Wolanski E., Mueller H. (1997). Currents and sediment transport in mangrove forests Estuarine, Coastal and Shelf Science, 44: 301-310.

G

Gabrié C., Bouvet G., Chevillon C., Cros A., Downer A., Juncker M., Levy-Hartman L., You H., Garrigue C., Kulbicki M., Laboute, P., Lebrigre J.M., Lasne G., Payri C., Pichon M., Richer de Forges B., Spaggiari J., Renoux R. (2005). Analyse écorégionale marine de Nouvelle-Calédonie. *Rapport d'atelier, Atelier d'identification des aires de conservation prioritaires-Nouméa, 10-11 août 2005.*

Gambi M.C., Lorenti M., Russo G.F., Scipione M.B., Zupo V. (1992). Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia oceanica* leaf stratum: structural and trophic analyses. *Marine Ecology,* 13: 17-39.

Gannes L.Z., O'Brien D.M., Del Rio C.M. (1997). Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology,* 78: 1271-1276.

Garrigue C., Virly S. (2005). Réseau d'observation des récifs coralliens (RORC). Activités entreprises en 2005 : rapport final. *Garrigue-Virly Consultants, Nouméa.*

Gartner A., Lavery P., Smit A.J. (2002). Use of delta ^{15}N signatures of different functional forms of macroalgae and filter-feeders to reveal temporal and spatial patterns in sewage dispersal. *Marine Ecology-Progress Series*, 235: 63-73.

Gattuso J.P., Frankignoulle M., Bourge I., Romaine S., Buddemeier R.W. (1998). Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, 18(1): 37-46.

Gazeau F., Smith S.V., Gentili B., Frankignoulle M., Gattuso J.P. (2004). The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(4): 673-694.

Gearing J.N., Gearing P.J., Rudnick D.T., Requejo A.G., Hutchins M.J. (1984). Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5): 1089-1098.

Gerber R., Marshall N. (1974). Reef pseudoplankton in the lagoon trophic systems. *Proceeding 2nd International Coral Reef Symposium,* 105-110.

Gerking S.D. (1994). Feeding ecology of fish. *San Diego: Academic Press,* 244 p.

Geyer H., Rimkus G., Scheunert I., Kaune A., Schramm K.W., Kettrup A., Zeeman M., Muir D.G., Hansen L., Mackay D. (2000). Bioaccumulation and Occurrence of Endocrine-Disrupting Chemicals (EDCs), Persistent Organic Pollutants (POPs), and Other Organic Compounds in Fish and Other Organisms Including Humans. Bioaccumulation, New Aspects and Developments. *Handbook of Environmental Chemistry 2-J, Springer Verlag, Berlin,* 1-166.

Ghashghaie J., Tcherkez G., Cornic G., Deleens E. (2001). Utilisation de la spectrométrie de masse isotopique en physiologie végétale. *In: Barbier-Brygoo H., Joyard J., Morot-Gaudry J.F., Gaymard F. (Eds), Génomique fonctionnelle chez les végétaux : du gène à la fonction. Paris : INRA-CNRS,* 97-105.

Gilbert M.J.B., Rasmussen J.B., Kramer D.L. (2005). Estimating the density and biomass, of moray eels (Muraenidae) using a modified visual census method for hole-dwelling reef fauna. *Environmental Biology of Fishes,* 73(4): 415-426.

Giordano M., Beardall J., Raven J.A. (2005). CO_2 concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Annual Review of Plant Biology,* 56: 99-131.

Glynn P.W. (1994). State of coral reefs in the Galápagos Islands: natural *vs.* anthropogenic impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 29: 131-40.

Glynn P.W. (2004). High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef–coral communities. *Ecosystems*, 7(4): 358-367.

Goarant C., Ansquer D., Herlin J., Domalain D., Imbert F., De Decker S. (2006). Summer Syndrome in *Litopenaeus stylirostris* in New Caledonia: Pathology and epidemiology of the etiological agent, *Vibrio nigripulchritudo*. *Aquaculture,* 253: 105-113.

Gomon M.F., Glover C.J.M., Kuiter R.H. (1994). The fishes of Australia's south coast. *State Print, Adelaide,* 992 p.

Goñi R., Quetglas A., Reñones O. (2001). Diet of the spiny lobster *Palinurus elephas* (Decapoda: Palinuridea) from the Columbretes Islands Marine Reserve (north-western Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 81(02): 347-348.

Gorgula S.K., Conell S.D. (2004). Expansive covers of turf-forming algae on human dominated coast: the relative effects of increasing nutrient and sediment loads. *Marine Biology,* 145: 613-619.

Graham J.G., Jones C.B., Rubinoff I. (1985). Behavioural, physiological and ecological aspects of the amphibious life of the pearl blenny *Entomacrodus nigricans* Gill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 89: 255-268.

Graham N.A.J., Chabanet P., Evans R.D., Jennings S., Letourneur Y., MacNeil M.A., McClanahan T.R., Öhman M.C., Polunin N.V.C., Wilson S.K. (2011). Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*, 14(4): 341-348.

Graham N.A.J., Purkis S.J., Harris A. (2009). Diurnal, land-based predation on shore crabs by moray eels in the Chagos Archipelago. *Coral Reefs,* 28: 397.

Grant P.R. (1999). The ecology and evolution of Darwin's finches. *Princeton University Press*.

Gray J.S. (1997). Marine Biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation,* 6: 153-175.

Gray J.S. (2002). Biomagnification in marine systems: the perspective of an ecologist. *Marine Pollution Bulletin,* 45: 46-52.

Greenwood N., Sweeting C., Polunin N. (2010). Elucidating the trophodynamics of four coral reef fishes of the Solomon Islands using $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$. *Coral Reefs,* 29(3): 785-792.

Greer A.E. (1997). The biology and evolution of Australian snakes. *Chipping Norton. NSW, Australie, Surrey Beatly and Sons Ply Ltd*, I-XII: 1-358.

Grice A.M., Loneragan N.R., Dennison W.C. (1996). Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 195(1): 91-110.

Griffiths H. (2006). Plant biology: designs on Rubisco. *Nature,* 441(7096): 940-941.

Grimaud J., Kulbicki M. (1998). Influence de la distance à l'océan sur les peuplements ichtyologiques des récifs frangeants de Nouvelle-Calédonie.*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 321(11): 923-931.

Grinnell J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist,* 51(602): 115-128.

Grovhoug J.G., Henderson R.S. (1976). Distribution of inshore fishes at Canton Atoll. *In: Smith S.V., Henderson R.S (Eds.), An environmental survey of Canton Atoll Lagoon 1973, San Diego, Nava Undersea Center, NUC TP,* 99-157.

Gu B., Schell D.M., Alexander V. (1994). Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a subarctic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 51: 1338-1344.

Guelinckx J., Dehairs F., Ollevier F. (2008). Effect of digestion on the delta C-13 and delta N-15 of fish-gut contents. *Journal of Fish Biology,* 72: 301-309.

Guelinckx J., Maes J., Van Den Driessche P., Geysen B., Dehairs F., Ollevier F. (2007). Changes in delta 13C and delta 15N in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 341: 205.

Guest M.A., Nichols P.D., Frusher M.D., Hirst A.J. (2008). Evidence of abalone (*Haliotis rubra*) diet from combined fatty acid and stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series,* 153: 579-88.

Guhathakurta H., Kaviraj A. (2005). Effects of salinity and mangrove detritus on desorption of metal from brackish water pond sediment and bioaccumulation in fish and shrimp. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica,* 32: 411-418.

Guilcher A. (1988). Coral Reef Geomorphology. *Wiley J. and Sons Chichester (Ed.), New York,* 228 p.

Guille A., Laboute P., Menou J.L. (1986). Guide des étoiles de mer, oursins et autres échinodermes du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Editions de l'ORSTOM,* 238 p.

Guinea M.L. (1986). Aspects of the biology and toxicoloqy of the common Fijian sea snake, *Laticauda colubrina* (Schneider). *Doctoral dissertation, University of the South Pacific, Suva, Fidji,* 206 p.

Gundermann N., Popper D. (1975). Some aspects of recolonization of coral rocks in Eilat (Gulf of Aqaba) by fish populations after poisoning. *Marine Biology,* 33: 109-117.

Günther A. (1870). Catalogue of the fishes in the British Museum. *Catalogue of the Physostomi, containing the families Gymnotidae, Symbranchidae, Muraenidae, Pegasidae, and of the Lophobranchii, Plectognathi, Dipnoi, Ganoidei, Chondropterygii, Cyclostomata, Leptocardii, in the British Museum. Taylor and Francis, London*, 8: 549 p.

Guzmán H.M., Jiménez C.E. (1992). Contamination of coral reefs by heavy metals along the Caribbean coast of Central America (Costa Rica and Panama). *Marine Pollution Bulletin*, 24(11): 554-561.

H

Haas A., El-Zibdah M.., Wild C. (2010). Seasonal monitoring of coral-algae interactions in fringing reefs of the Gulf of Aqaba, Northern Red Sea. *Coral Reefs*, 29: 93-103.

Haglund K., Björk M., Ramazanov Z., Garcıa-Reina G., Pedersen M. (1992). Role of carbonic anhydrase in photosynthesis and inorganic-carbon assimilation in the red alga *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta,* 187: 275-281.

Haines E.B., Montague C.L. (1979). Food Sources of Estuarine Invertebrates Analyzed Using (13)C/(12)C Ratios. *Ecology*, 48-56.

Hairston N.G., Hairston N.G. (1993). Cause effect relationships in energy flow trophic structure and interspecific interactions. *American Naturalist,* 142: 379-411.

Hall B.D., Bodaly R.A., Fudge R.J.P., Rudd J.W.M., Rosenberg D.M. (1997). Food as the Dominant Pathway of Methylmercury Uptake by Fish. *Water, Air, and Soil Pollution,* 100(1-2): 13-24.

Hammerschlag-Peyer C.M., Layman C.A. (2010). Intrapopulation variation in habitat use by two abundant coastal fish species. *Marine Ecology Progress Series,* 415: 211-220.

Handley L.L., Raven J.A. (1992). The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell and Environment*, 15: 965-85.

Handley L.L., Scrimgeour C.M., Raven J.A. (1998). ^{15}N at natural abundance levels in terrestrial vascular plants: a prècis. *In: Robinson D., Van Gardingen P., Griffiths H. (Eds.), Stable Isotopes, Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes, BIOS Scientific Publishers, Oxford, UK,* 89-98.

Hanson J.M., Chouinard G.A. (2002). Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence as an index of ecosystem change, 1959-2000. *Journal of Fish Biology,* 60: 902-992.

Hare L. (1992). Aquatic insects and trace metals: bioavailability, bioaccumulation and toxicity. *Critical Reviews in Toxicology,* 22: 327-369.

Harmelin-Vivien M.L. (1979). Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : Écologie et relations trophiques. *Ph.D, Thesis University Aix-Marseille II.*

Harmelin-Vivien M.L. (2002). Energetics and fish diversity on coral reefs. *In: Sale P.F. (Ed.), Coral reef fishes, Dynamics and diversity in a complex ecosystem, Academic, San Diego,* 265-274.

Harmelin-Vivien M.L., Bodiguel X., Charmasson S., Loizeau V., Mellon-Duval C., Tronczyński J., Cossa D. (2012). Differential biomagnification of PCB, PBDE, Hg and Radiocesium in the food web of the European hake from the NW Mediterranean. *Marine pollution bulletin*, 64(5): 974-983.

Harmelin-Vivien M.L., Bouchon-Navaro Y. (1983). Feeding diets and significance of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2(2): 119-127.

Harmelin-Vivien M.L., Cossa D., Crochet S., Banaru D., Letourneur Y., Mellon-Duval C. (2009). Difference of mercury bioaccumulation in red mullets from the north-western Mediterranean and Black seas. *Marine Pollution Bulletin,* 58: 679-685.

Harmelin-Vivien M.L., Harmelin J.G., Chauvet C., Duval C., Galzin R., Lejeune P., Barnabé G., Blanc F., Chevalier R., Duclerc J., Lassarre G. (1985). Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes. *Revue d'écologie (Terre et Vie),* 40: 467-539.

Harmelin-Vivien M.L., Kaim-Malka R.A., Ledoyer M., Jacob-Abraham S.S. (1989). Food partinioning among Scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. *Journal of Fish Biology,* 34: 715-734.

Harmelin-Vivien M.L., Loizeau V.R., Mellon C., Beker B., Arlhac D., Bodiguel X., Ferraton F., Hermand R., Philippon X., Salen-Picard C. (2008). Comparison of C and N stable isotope ratios

between surface particulate organic matter and microphytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research,* 28(15): 1911-1919.

Harper J.L. (1977). The population biology of plants. *Academic Press, New York, New York, USA*.

Harrigan P., Zieman J.C., Macko S.A. (1989). The base of nutritional support for the gray snapper *(Lutjanus griseus)*: an evaluation based on combined stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science*, 44: 65-77.

Hata H., Watanabe K., Kato M. (2010). Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific. *Evolutionary Biology*, 10: 185.

Hatcher B.G. (1981). The interaction between grazing organisms and the epilithic algal community of a coral reef: a quantitative assessment. *In: Gomez E.D. et al. (Eds.), Proceeding 4th international coral Reef Symposium, Marine Sciences Center, University of the Philippines, Quezon City, Philippines,* 2: 515-524.

Hatcher B.G. (1983). Grazing in coral reef ecosystems. *In: Barnes D.J. (Ed.), Perspectives on coral reefs, Australian Institute of Marine Science, Townsville,* 164-179.

Hatcher B.G. (1988). Coral reef primary productivity: A beggar's banquet. *Trends in Ecology and Evolution,* 3: 106-111.

Hatcher B.G. (1990). Coral reef primary productivity: A hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology and Evolution,* 5: 149-155.

Hatooka K. (1986). Sexual dimorphism found in teeth of three species of moray eels. *Japanese Journal of Ichthyology,* 32(4): 379-386.

Hatooka K., Randall J.E. (1992). A new moray eel (Gymnothorax: Muraenidae) from Japan and Hawaii. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39: 183-190.

Hay M.E. (1981). The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology,* 62(3): 739-750.

Hay M.E., Duffy J.E., Fenical W. (1990). Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. *Ecology,* 71: 733-743.

Hay M.E., Duffy J.E., Pfister C.A., Fenical W. (1987). Chemical defense against different marine herbivores: are amphipods insect equivalents? *Ecology*, 68: 1567-1580.

Heatwole H. (1999). Sea Snakes. *Australian Natural History Series, Sydney, Australia: University of New South Wales Press.*

Heck K.L., Hays G., Orth R.J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 253: 123-136.

Hédouin L. (2006). Caractérisation d'espèces bioindicatrices pour la surveillance des activités minières et la gestion de l'environnement en milieu récifal et lagonaire : application au lagon de la Nouvelle-Calédonie. *Ph.D. Thesis, Université de La Rochelle, France,* 327.

Hédouin L., Bustamante P., Churlaud C., Pringault O., Fichez R., Warnau M. (2009). Trends in concentrations of selected metalloid and metals in two bivalves from the coral reefs in the SW lagoon of New Caledonia. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72(2): 372-381.

Hédouin L., Bustamante P., Fichez R., Warnau M. (2008). The tropical brown alga *Lobophora variegata* as a bioindicator of mining contamination in the New Caledonia lagoon: A field transplantation study. *Marine Environmental Research*, 66(4): 438-444.

Hédouin L., Metian M., Gates R.D. (2011a). Ecotoxicological approach for assessing the contamination of a Hawaiian coral reef ecosystem (Honolua Bay, Maui) by metals and a metalloid. *Marine environmental research*, 71(3): 149-161.

Hédouin L., Metian M., Teyssié J.L., Fowler S.W., Fichez R., Warnau M. (2006). Allometric relationship in the bioconcentration of heavy metals by the edible tropical clam *Gafrarium tumidum*. *Science of the Total Environment*, 336: 154-163.

Hédouin L., Pringault O., Bustamante P., Fichez R., Warnau M. (2011b). Validation of two tropical marine bivalves as bioindicators of mining contamination in the New Caledonia lagoon: Field transplantation experiments. *Water Research*, 45(2): 483-496.

Hédouin L., Pringault O., Metian M., Bustamante P., Warnau M. (2007). Nickel bioaccumulation in bivalves from the New Caledonia lagoon: Seawater and food exposure. *Chemosphere*, 66(8): 1449-1457.

Heithaus M.R., Frid A., Wirsing A.J., Worm B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution,* 23: 202-210.

Hemminga M.A., Mateo M.A. (1996). Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series,* 140: 285-298.

Hénin C., Cresswell G.R. (2005). Upwelling along the western barrier reef of New Caledonia. *Marine and Freshwater Research*, 56(7): 1005-1010.

Hénin C., Guillerm J.M., Chabert L. (1984). Circulation superficielle autour de la Nouvelle-Calédonie. *Océanographie tropicale,* 19(2): 113-126.

Herrel A., Choi H.F., Dumont E., De Schepper N., Vanhooydonck B., Aerts P., Adriaens D. (2011). Burrowing and subsurface locomotion in anguilliform fish: behavioral specializations and mechanical constraints. *The Journal of Experimental Biology,* 214: 1379-1385.

Hesslein R.H., Hallard K.A., Ramlal P. (1993). Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by $\delta^{34}S$, $\delta^{13}C$, and $\delta^{15}N$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 50(10): 2071-2076.

Hiatt R.W., Strasburg D.W. (1960). Ecological relationship of the fish fauna on coral reefs of the Marshall islands. *Ecological Monographs*, 30(1): 65-127.

Hill B.J. (1976). Natural food, foregut clearance-rate and activity of the crab *Scylla serrata*. *Marine biology,* 34(2): 109-116.

Hindell M.A., Bradshaw C.J.A., Harcourt R.G., Guinet C. (2003). Ecosystem monitoring: are seals a potential tool for monitoring change in marine systems? *In: Gales N.J., Hindell M.A., Kirkwood R. (Eds). Marine mammals, Fisheries, tourism and management issues, CSIRO Publishing, Melbourne,* 330-343.

Hixon M.A., Beets J.P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monograph,* 63: 77-101.

Ho C.T., Fu Y.C., Sun C.L., Kao S.J., Jan R.Q. (2009). Plasticity of feeding habits of two Plectroglyphidodon damselfishes on coral reefs in southern Taiwan: evidence from stomach content and stable isotope analyses. *Zoological Studies,* 48: 649-656.

Ho C.T., Kao S.J., Dai C.F., Hsieh H.L., Shiah F.K., Jan R.Q. (2007). Dietary separation between two blennies and the Pacific gregory in northern Taiwan: evidence from stomach content and stable isotope analyses. *Marine Biology,* 151(2): 729-736.

Hobson E.S. (1968). Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *U.S. Fish and Wildlife Service Rep.*, 73 p.

Hobson E.S. (1974). Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fishery Bulletin US,* 72: 915-1031.

Hobson K.A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia,* 120(3): 314-326.

Hobson K.A., Clark R.G. (1992a). Assessing avian diets using stable isotopes 2. Factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, 94: 189-197.

Hobson K.A., Clark R.G. (1992b). Assessing avian diets using stable isotopes 1. turnover of C-13 in tissues. *Condor*, 94: 181-188.

Hobson K.A., Welsh H.E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Marine Ecology Progress Series,* 84: 9-18.

Holbrook S.J., Schmitt R.J. (1992). Causes and consequences of dietary specialization in surfperches: patch choice and intraspecific competition. *Ecology,* 73: 402-412.

Holmer M., Duarte C.M., Boschker H.T.S., Barron C. (2004). Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquatic Microbial Ecology,* 36: 227-237.

Honebrink R. (1990). Fishing in Hawaii: a student manual. *Education Program, Division of Aquatic Resources, Honolulu, Hawaii,* 79 p.

Horn M.H. (1989). Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography* and *Marine Biology*: *An Annual Review,* 27: 167-272.

Houbrick R.S. (1987). Anatomy, reproductive biology, and phylogeny of the Planaxidae (Cerithiacea-Prosobranchia). *Smithsonian Institution Press.*

Hourigan T.F., Reese E.S. (1987). Mid-ocean isolation and the evolution of Hawaiian reef fishes. *Trends in Ecology and Evolution*, 2(7): 187-191.

Hsieh H.L., Kao W.Y., Chang-Po C., Pi-Jen L. (2000). Detrital flows through the feeding pathway of the oyster (*Crassostrea gigas*) in a tropical shallow lagoon: $\delta^{13}C$ signals. *Marine Biology*, 136(4): 677-684.

Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connolly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Guldberg O., Jackson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Nyström M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B., Roughgarden J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635): 929-933.

Hughes T.P., Connell J.H. (1999). Multiple stressors on coral reefs: a long-term perspective. *Limnology and Oceanography,* 44(3): 932-940.

Hunter E. (1999). Biology of the european spiny lobster, *Palinurus elephas* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Palinuridea). *Crustaceana*, 72(6): 545-565.

Hureau J.C. (1970). Biologie comparée de quelques poissons antartiques (Notothenidae). *Bulletins de l'Institut Océanographique de Monaco,* 68: 244 p.

Hutchinson G.E. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22: 145-477.

Hyndes G.A., Hanson C.E., Vanderklift M.A. (2013). The magnitude of spatial and temporal variation in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ differs between taxonomic groups: Implications for food web studies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 19: 176-187.

Hynes H.B.N. (1950). The food of freshwater sticklebacks *(Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius)* with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology,* 19: 36-58.

Hyslop E.J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology,* 17(4): 411-429.

I

Ineich I., Bonnet X., Brischoux F., Kulbicki M., Séret B., Shine R. (2007). Anguilliform fishes and sea kraits: neglected predators in coral-reef ecosystems. *Marine Biology,* 151(2): 793-802.

Ineich I., Laboute P. (2002). Les serpents marins de Nouvelle-Calédonie. *Paris, Collection Faune et flore tropicales,* 306 p.

Ingle R.W., Christiansen M.E. (2004). Lobsters, mud shrimps and anomuran crabs. *Synopses of the British fauna (New Series), Field Studies Council: Shrewsbury,* 55: 271 p.

Institut Agronomique néo-calédonien (2013). L'agriculture en tribu : poids et fonctions des activités agricoles et de prélèvement. *Enquête de l'Institut Agronomique néo-calédonien,* 8 p.

Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie (2009). Recensement de la population 2009. *Rapport de l'Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie, synthèse 19, Nouméa*, 4 p.

Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie (2011). Tableaux de l'Economie Calédonienne (Ed. 2011). *Rapport de l'Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie, Nouméa,* 256 p.

Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie (2012). La Nouvelle-Calédonie en bref 2012. *Note de l'Institut de la Statistique et des Etudes Economiques de Nouvelle-Calédonie, Nouméa,* 1 p.
Isaacs J.D. (1973). Potential trophic biomasses and trace-substance concentrations in unstructured marine food webs. *Marine Biology,* 22: 97-104.
Ishikawa S., Aoyama J., Tsukamoto K., Nishida M. (2001). Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* examined by mitochondrial DNA sequencing. *Fisheries Science,* 67: 246-253.
ISQG (1995). Interim sediment quality guidelines. *Environment Canada, Ottawa,* 9 p.
Itzkowitz M. (1974). A behavioural reconnaissance of some Jamaican reef fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 55: 87-118.

J

Jackson A.L., Inger R., Parnell A., Bearhop S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology,* 80: 595-602.
Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R., Beyer K. (2005). Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series,* 287: 251-253.
Jacquet S., Delesalle B., Torréton J.P., Blanchot J. (2006). Response of phytoplankton communities to increased anthropogenic influences (southwestern lagoon, New Caledonia). *Marine Ecology Progress Series*, 320: 65-78.
Jacquin A.G., Donval A., Guillou J., Leyzour S., Deslandes E., Guillou M. (2006). The reproductive response of the sea urchins *Paracentrotus lividus* (G.) and *Psammechinus miliaris* (L.) to a hyperproteinated macrophytic diet. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 339(1): 43-54.
Jardine T.D., McGeachy S.A., Paton C.M., Savoie M., Cunjak R.A. (2003). Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis and interpretation. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences N° 2656*, 39 p.
Jennerjahn T.C., Ittekkot V. (2002). Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften,* 89: 23-30.
Jennings J.R., Rainbow E.S. (1979). Studies on the uptake of Cd by the crab *Carcinus maenas* in the laboratory. I. Accumulation from seawater and a food source. *Marine Biology,* 50: 131-193.
Jennings S., Mackinson S. (2003). Abundance-body mass relationships in size-structured food webs. *Ecology Letters,* 6: 971-974.
Jennings S., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Boon T.W. (2001). Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology,* 70: 934-944.
Jennings S., Polunin N.V.C (1995). Biased underwater visual census biomass estimates for target-species in tropical reef Wsheries. *Journal of Fish Biology,* 47: 733-736.
Jennings S., Re ones O., Morales-Nin B., Polunin N.V.C., Moranta J., Coll J. (1997). Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series,* 146: 109-116.
Jobbins G. (2006). Tourism and coral-reef-based conservation: can they coexist? *Conservation Biology Series-Cambridge*, 13: 237 p.
Johnston A.M., Maberly S.C., Raven J.A. (1992). The acquisition of inorganic carbon by 4 red macroalgae. *Oecologia,* 92: 317-326.
Jones G.P., Ferrell D.J., Sale P.F. (1991). Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. *In: Sale P. (Ed.), The ecology of fishes on coral reefs, Academic Press,* 156-179.

Jones R.S., Chase J.A. (1975). Community structure and distribution of fishes in an enclosed high island lagoon in Guam. *Micronesica,* II: 127-148.

Jouan H. (1861). Notes sur quelques espèces de poissons de la Nouvelle-Calédonie. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences naturelles de Cherbourg,* 8: 241-308.

Jouan H. (1879). Quelques mots sur la faune ichthyologique de la côte nord-est d'Australie et du détroit de Torres, comparée à celle de la Nouvelle-Calédonie. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences naturelles de Cherbourg,* 21: 328-335.

Jouon A., Douillet P., Ouillon S., Fraunié P. (2006). Calculations of hydrodynamic time parameters in a semi-opened coastal zone using a 3D hydrodynamic model. *Continental Shelf Research,* 26(12-13): 1395-1415.

Juncker M. (2006). Introduction à l'étude des pressions et des menaces sur les écosystèmes littoraux de Nouvelle-Calédonie. *Coral Reef Initiatives for the Pacific*, *Nouméa,* 68 p.

K

Kaehler S., Pakhomov E.A., McQuaid C.D. (2000). Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 208: 13-20.

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-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series,* 187: 147-158.

Kapoor A.S., Ojha P.P. (1972). Functional anatomy of the olfactory organ in the moray *Muraena undulata*. *Japanese Journal of Ichthyology,* 19: 82-88.

Karez C.S., Magalhaes V.F., Pfeiffer W.C., Amado Filho G.M. (1994). Trace metal accumulation by algae in Sepetiba Bay, Brazil. *Environmental pollution*, 83(3): 351-356.

Karplus I. (1978). A Feeding association between the grouper *(Epinephelusfaseiatus)* and the Moray eel *(Gymnothorax grisseus). Copeia,* 1: 164.

Kasaï A., Nakata A. (2005). Utilization of terrestrial organic matter by the bivalve *Corbicula japonica* estimated from stable isotope analysis. *Fisheries Science*, 71: 151-158.

Kavanagh K.D., Olney J.E. (2006). Ecological correlates of population density and behaviour in the circumtropical black triggerfish *Melichthys niger* (Balistidae). *Environmental Biology of Fishes,* 76: 387-398.

Kawakami T., Tachihara K. (2005). Diet shift of larval and juvenile landlocked Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* in the Fukuji Reservoir, Okinawa Island, Japan. *Fisheries Science,* 71: 1003-1009.

Kelly B.C., Ikonomou M.G., Blair J.D., Gobas A.P.C. (2008). Bioaccumulation behaviour of polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) in a Canadian Arctic marine food web. *Science of the Total Environment,* 401: 60-72.

Kennedy H., Gacia E., Kennedy D.P., Papadimitriou S., Duarte C.M. (2004). Organic carbon sources to SE Asian coastal sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(1): 59-68.

Kennish R. (1997). Seasonal patterns of food availability: influences on the reproductive output and body condition of the herbivorous crab Grapsus albolineatus. *Oecologia*, 109(2): 209-218.

Keough M.J., Quinn G.P. (1991). Causality and the choice of measurements for detecting human impacts in marine environments. *Marine and Freshwater Research*, 42(5): 539-554.

Kerhervek P., Minagawa M., Heussner S., Monaco A. (2001). Stable isotopes ($^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea: biogeochemical implications. *Oceanologica Acta*, 24: S77-S85.

Kerr S.R., Martin N.V. (1970). Tropho-dynamics of lake trout production systems. *In: Steele J.H., Boyd O. (Eds.), Marine food chains, Edinburgh, U.K.,* 365-376.

Kevekordes K., Holland D., Häubner N., Jenkins S., Koss R., Roberts S., Raven J.A., Scrimgeour C.M., Shelly K., Stojkovic S. (2006). Inorganic carbon acquisition by eight species of *Caulerpa* (Caulerpaceae, Chlorophyta). *Journal Information,* 45(4): 442-449.

Key G.S. (1973). Reef fishes in the bay. *In: Smith S.V., Chave K.E., Kam D.T.O. (Eds.), Atlas of Kaneohe Bay: A reef ecosystem under stress, University of Hawaii Sea Grant Tech. Rept. TR-72-01,* 51-66.

Khamala C.P.M. (1971). Ecology of *Echinometra mathaei* (Echinoidea: Echinodermata) at Diani Beach, Kenya. *Marine Biology*, 11(2): 167-172.

Khoury C. (1987). Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc National de Port-Cros: composition, éthologie alimentaire et rôle dans le réseau trophique. *Doctoral dissertation, Aix Marseille 2.*

Khristoforova N.K., Bogdanova N.N. (1980). Mineral composition of seaweeds from coral Islands of the Pacific Ocean as a function of environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series,* 3: 25-29.

Kidd K.A., Schindler D.W., Muir D.C., Lockhart W.L., Hesslein R.H. (1995). High concentrations of toxaphene in fishes from a sub-arctic lake. *Science,* 269: 240-242.

Kingsford M.J. (1992). Spatial and temporal variation in predation on reef fishes by coral trout (*Plectropomus leopardus*, Serranidae). *Coral Reefs,* 11: 193-198.

Kitting C.L., Fry B., Morgan M.D. (1984). Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia,* 62: 145-149.

Klap V.A., Hemminga M.A., Boon J.J. (2000). Retention of lignin in seagrasses: angiosperms that returned to the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 1-11.

Klerks P.L., Weis J.S. (1987). Genetic adaptation to heavy metals in aquatic organisms: a review. *Environmental Pollution*, *45*(3): 173-205.

Klerks P.L., Weis J.S. (1987). Genetic adaptation to heavy metals in aquatic organisms: a review. *Environmental Pollution*, 45(3): 173-205.

Kline T.C., Goering J.J., Mathisen O.A., Poe P.H., Parker P.L., Scalan R.S. (1993). Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: II. $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ evidence in the Kvichak River watershed, Bristol Bay, Southwestern Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 50: 2350-2365.

Kline T.C., Pauly P. (1998) Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using $^{15}N/^{14}N$ data. *In: Funk F., Quinn T.J., Heifetz J., Ianelli J.N., Powers J.E., Schweigert J.F., Sullivan P.J., Zhang C.I. (Eds.), Fishery stock assessment models, Alaska Sea Grant College Program, Report N° AK-SG-98-01, University of Alaska Fairbanks,* 693-702.

Kling G.W., Fry B., O'Brien W.J. (1992). Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. E*cology,* 73: 561-566.

Knox G.A. (1986). Estuarine ecosystems: a systems approach. *CRC Press, Boca Raton, Florida,* II: 230 p.

Koch P.L., Phillips D.L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Robbins, Hilderbrand and Farley (2002). *Oecologia*, 133: 14-18.

Kojadinovic J., Potier M., Le Corre M., Cosson R.P., Bustamante P. (2007). Bioaccumulation of trace elements in pelagic fish from the Western Indian Ocean. *Environmental Pollution*, 146(2): 548-566.

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

Korb R.E., Raven J.A., Johnston A.M., Leftley J.W. (1996). Effects of cell size and specific growth rate on stable carbon isotope discrimination by two species of marine diatom. *Marine Ecology Progress Series,* 143(1): 283-288.

Koyama J., Namamori N., Segawa S. (2000). Bioaccumulation of waterborne and dietary Cadmium by oval squid *Sepioteuthis lessoniana*, and its distribution among organs. *Marine Pollution Bulletin,* 40: 961-967.

Kress N., Hornung H., Herut B. (1998). Concentrations of Hg, Cd, Cu, Zn, Fe and Mn in deep sea benthic fauna from the Southeastern Mediterranean Sea: A comparison study between fauna collected at a Pristine Area and at two Waste disposal sites. *Marine Pollution Bulletin,* 36: 911-921.

Kuipers B.R., Wilde P.A.W.J., Creutzberg F. (1981). Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 5: 215-221.

Kuiter R.H., Tonozuka T. (2001). Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Part 1. Eels- Snappers, Muraenidae - Lutjanidae. *Zoonetics, Australia,* 302 p.

Kulbicki M. (1990). Comparison between rotenone poisonings and visual counts for density and biomass estimates of coral reef fish populations. *Proceedings of the International Society for Reef Studies Congress, Noumea, Papeete, Tahiti : Université Française du Pacifique*.

Kulbicki M. (1991). Present knowledge of the structure of coral reef fish assemblages in the Pacific in Coastal resources and systems of the Pacific basin: investigation and steps toward a protective management. *UNEP Regional Seas Report and Studies,* 147: 31-53.

Kulbicki M. (1997). Bilan de 10 ans de recherche (1985-1995) par l'ORSTOM sur la diversité, la densité, la biomasse et la structure trophique des communautés des poissons lagonaires et récifaux en Nouvelle-Calédonie. *Cybium,* 21: 47-79.

Kulbicki M. (1998). How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual census. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 222: 11-30.

Kulbicki M. (2007). Ecologie des poissons lagonaires de Nouvelle-Calédonie. *Thèse Ecole Pratique des Hautes Etudes*, *Perpignan,* 195 p.

Kulbicki M., Bozec Y.M., Labrosse P., Letourneur Y., Mou-Tham G., Wantiez L. (2005). Diet composition of carnivorous fishes from coral reef lagoons of New Caledonia. *Aquatic Living Resources*, 18(3): 231-250.

Kulbicki M., Labrosse P., Ferraris J. (2004). Basic principles underlying research projects on the links between the ecology and the uses of coral reef fishes in the Pacific. *In: Visser L.E. (Ed.) Challenging Coasts, Transdisciplinary Excursions into integrated coastal zone development, Amsterdam, Amsterdam University Press,* 119-158.

Kulbicki M., Randall J.E., Rivaton J. (1994). Checklist of the fishes of the Chesterfield Islands (Coral Sea). *Micronesica,* 27: 1-43.

Kulbicki M., Williams J.T. (1997). Checklist of the shorefishes of Ouvéa atoll, New Caledonia. *Atoll Research Bulletin*. *Washington, National Museum of Natural History Smithsonian Institution,* 28 p.

Kyomo J. (1992). Variations in the feeding habits of males and females of the crab *Sesarma intermedia*. *Marine Ecology Progress Series,* 83: 151-155.

Kyomo J. (1999). Feeding patterns, habits and food storage in *Pilumnus vespertilio* (Brachyura: Xanthidae). *Bulletin of Marine Science,* 65(2): 381-389.

L

La Mesa G., La Mesa M., Tanasetti P. (2007). Feeding habits of the Madeira rockfish *Scorpaena maderensis* from central Mediterranean. *Sea. Marine Biology,* 150: 1313-1320.

Labropoulou M., Kostikas I. (1999). Patterns of resource use in deep-water decapods. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 171-182.

Labrosse P., Fichez R., Farman R., Adams T. (2000). New Caledonia. *In: Sheppard C.R.C. (Ed.), Seas at the Millennium: an Environmental Evaluation, Elsevier Science, Amsterdam,* 723-736.

Lafabrie C., Pergent G., Kantin R., Pergent-Martini C., Gonzalez J.L. (2007). Trace metals assessment in water, sediment, mussel and seagrass species - Validation of the use of *Posidonia oceanica* as a metal biomonitor. *Chemosphere*, 68(11): 2033-2039.

Lafoy Y., Auzende J.M. (2003). Exploration de la Zone économique de la Nouvelle Calédonie (Sud-Ouest Pacifique) : bilan et prospective. *GEOLOGUES-PARIS*, 69-74.

Lancaster I. (1988). *Pagurus bernhardus* (L.) – an introduction to the natural history of hermit crabs. *Field Studies*, 7(1): 189-238.

Lapointe B.E., Barile P.J., Littler M.M., Littler D.S. (2005). Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs II. Crossshelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae,* 4: 1106-22.

Lardner R., Ivantsoff W., Crowley L.E.L.M. (1993). Recolonization by fishes of a rocky intertidal pool following repeated defaunation. *Australian Zoologist*, 29(1): 85-92.

Larkum A.W.D. (1983). The primary productivity of plant communities on coral reefs. *Perspectives on coral reefs, Australian Institute of Marine Science*, 221-230.

Larkum A.W.D., Den Hartog C. (1989). Evolution and biogeography of seagrasses. *In: Larkum A.W.D., McComb A.J., Shepherd S.A. (Eds.), Biology of seagrasses, Aquatic Plant Studies, Elsevier, Amsterdam,* 112-156.

Latham M., Quantin P., Aubert G. (1978). Etude Des Sols de Nouvelle-Calédonie. Notice explicative no. 78 de la carte pédologique de la Nouvelle-Calédonie. *ORSTOM, Paris,* 139 p.

Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3): 545-562.

Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M., Allgeier J.E. (2007). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters,* 10: 937-944.

Layman C.A., Winemiller K.O., Arrington D.A., Jepsen D.B. (2005). Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology,* 86: 2530-2545.

Le Borgne R., Douillet P., Fichez R., Torréton J.P. (2010). Hydrography and plankton temporal variabilities at different time scales in the southwest lagoon of New Caledonia: a review. *Marine pollution bulletin*, 61(7): 297-308.

Lecointre G., Le Guyader H. (2001). Classification phylogénétique du vivant. *Troisième Edition, Belin,* 559 p.

Lecomte-Finiger R., Maunier C., Khafif M. (2004). Les larves leptocéphales, ces méconnues. *Cybium,* 28(2): 83-95.

Lee S.Y. (2000). Carbon dynamics of Deep Bay, eastern Pearl River estuary, China. II: Trophic relationship based on carbon-and nitrogen-stable isotopes. *Marine ecology Progress series*, 205: 1-10.

Lemouellic S., Chauvet C. (2008). *Trochus niloticus* (Linnae 1767) growth in Wallis Island. *SPC Trochus Information Bulletin*, 14: 2-6.

Lepetit A. (2012). Etude des traits d'histoire de vie de *Gymnothorax chilospilus* (Bleeker, 1864) (Muraenidae) par la technique d'otolithométrie. *Rapport de stage de Master 2, Université de Marseill*e, 30 p.

Lepoint G., Cox A.S., Dauby P., Poulicek M., Gobert S. (2006). Food sources of two detritivore amphipods associated with the seagrass *Posidonia oceanica* leaf litter. *Marine Biology Research*, 2: 355-365.

Lepoint G., Nyssen F., Gobert S., Dauby P., Bouquegneau J.M. (2000). Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Marine Biology,* 136(3): 513-518.

Leray M., Boehm J.T., Mills S.C., Meyer C.P. (2012). Moorea BIOCODE barcode library as a tool for understanding predator–prey interactions: insights into the diet of common predatory coral reef fishes. *Coral reefs*, 31(2): 383-388.

Lester S.E., Ruttenberg B.I. (2005). The relationship between pelagic larval duration and range size in tropical reef fishes: a synthetic analysis. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Science*, 272: 585-591.

Letourneur Y. (1998). Composition, structures et réseaux trophiques des peuplements de poissons de la côte au vent de l'île de La Réunion. *Cybium,* 22: 267-283.

Letourneur Y., Chabanet P., Durville P., Taquet M., Teissier E., Parmentier M., Quéro J.C., Pothin K. (2004). An updated checklist of the marine fish fauna of Reunion Island, South-Western Indian Ocean. *Cybium*, 28(3): 199-216.

Letourneur Y., de Loma T.L., Richard P., Harmelin-Vivien M.L., Cresson P., Banaru D., Fontaine M.F., Gref T., Planes S. (2013). Identifying carbon sources and trophic position of coral reef fishes using diet and stable isotope ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) analyses in two contrasted bays in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*, 1-12.

Letourneur Y., Kulbicki M., Galzin R., Harmelin-Vivien M. (1997). Comparaison des poissons marins de trois îles océaniques tropicales de l'Indo-Pacifique (Réunion, Nouvelle Calédonie, Mooréa). *Cybium*, 21 Suppl.: 129-145.

Levine S. (1980). Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *The Journal of Theoretical Biology,* 83: 195-207.

Levitus S., Antonov J.I., Boyer T.P., Stephens C. (2000). Warming of the world ocean. *Science*, 287(5461): 2225-2229.

Lieske E., Myers R. (1994). Coral reef fishes, Indo-Pacific and Caribbean including the Red Sea. *Harper Collins Publishers, London*.

Lindeman R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4): 399-417.

Linden O., Sporrong N. (1999). Coral Reef Degradation in the Indian Ocean: Status reports and project presentations, *Cordio.*

Link J. (2002). Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series*, 230(1): 9.

Littler M.M., Littler D.S., Brooks B.L. (2006). Harmful algae on tropical coral reefs: bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful algae*, 5(5): 565-585.

Lodenius M. (1991). Mercury concentrations in an aquatic ecosystem during twenty years following abatement the pollution source. *Water Air and Soil Pollution*, 56(1): 323-332.

Long E.R., MacDonald D.D., Smith S.L., Calder F.D. (1995). Incidence of adverse biological effects within ranges of chemical concentrations in marine and estuarine sediments. *Environmental Management,* (19): 18-97.

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(2): 125-133.

Lovell E., Sykes H., Deiye M., Wantiez L., Garrigue C., Virly S., Samuelu J., Solofa A., Poulasi T., Pakoa K., Sabetian A., Afzal D., Hughes A., Sulu R. (2004). Status of coral reefs in the South West Pacific: Fidji, Nauru, New Caledonia, Samoa, Solomon Islands, Tuvalu and Vanuatu. *In: Wilkinson C. (Ed.), Status of coral reefs of the world: 2004, Volume 2, Townsville,* 337-361.

Luoma S.N. (1983). Bioavailability of trace metals to aquatic organisms: a review. *Science of the Total Environment,* 28: 1-22.

Luoma S.N. (1990). Processes affecting metal concentrations in estuarine and coastal marine sediments. *CRC PRESS, BOCA RATON, FL(USA),* 51-66.

Lythgoe J., Lythgoe G. (1971). Fishes of the sea: the coastal waters of the British Isles, northern Europe and the Mediterranean. *Blandford Press, London*.

M

Maberly S.C. (1990). Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *Journal of Phycology,* 26: 439-49.

Maberly S.C., Raven J.A., Johnston A.M. (1992). Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia,* 91(4): 481-492.

MacArthur L., Phillips D., Hyndes G., Hansen C., Vanderklift M. (2011). Habitat surrounding patch reefs influences the diet, nutrition and trophic linkages of western rock lobsters, *Panulirus cygnus*. *Marine Ecology Progress Series,* 436: 191-205.

MacKay D., Fraser A. (2000). Bioaccumulation of persistent organic chemicals: mechanisms and models. *Environmental Pollution,* 110: 375-391.

Macpherson E. (1981). Resource partioning in a Mediterranean demersal fish community. *Marine Ecology Progress Series,* 4: 183-193.

Madoka I., Watanabe S. (1992). Predatory behaviour of the xanthid crab breaking the shells containing hermit crab *Pagurus geminus*. *Research Crustacea,* 21: 173-179.

Magalhães M.C., Costa V., Menezes G.M., Pinho M.R., Santos R.S., Monteiro L.R. (2007). Intra- and inter-specific variability in total and methylmercury bioaccumulation by eight marine fish species from the Azores. *Marine pollution bulletin*, 54(10): 1654-1662.

Maillaud C., Lefèvre Y. (2008). Guide de la faune marine dangereuse d'Océanie. *Au Vent des Iles (Ed.), Nature et Environnement d'Océanie,* 368 p.

Majer A.P., Petti M.A.V., Corbisier T.N., Ribeiro A.P., Theophilo C.Y.S., Ferreira P.A., Figueira R.C.L. (2013). Bioaccumulation of potentially toxic trace elements in benthic organisms of Admiralty Bay (King George Island, Antarctica). *Marine pollution bulletin*, 79(1-2): 321-325.

Malej A., Faganeli J., Pezdič J. (1993). Stable isotope and biochemical fractionation in the marine pelagic food chain: the jellyfish *Pelagia noctiluca* and net zooplankton. *Marine Biology,* 116(4): 565-570.

Manahan D.T., Davis J.P., Stephens G.C. (1983). Bacteria-free sea urchin larvae: selective uptake of neutral amino acids from seawater. *Science*, 220(4593): 204-206.

Mancinelli G., Vizzini S., Mazzola A., Maci S., Basset A. (2013). Cross-validation of $\delta^{15}N$ and FishBase estimates of fish trophic position in a Mediterranean lagoon: the importance of the isotopic baseline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 1-9.

Mank J.E., Promislow D.E.L., Avise J.C. (2006). Evolution of alternative sex-determining mechanisms in teleost fishes. *Biological Journal of the Linnean Society,* 87: 83-93.

Mann K.H. (1973). Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science,* 182(4116): 975-981.

Mann K.H. (1982). Ecology of coastal waters: a systems approach. *University of California, Blackwell Scientific Publications,* 8: 322 p.

Mann K.H. (1988). Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography,* 33: 910-930.

Marchand C., Allenbach M., Lallier-Vergès E. (2011). Relationships between heavy metals distribution and organic matter cycling in mangrove sediments of Conception Bay. *New Caledonia Geoderma,* 160: 444-456.

Marchand C., Fernandez J.M., Moreton B., Landi L., Lallier-Vergès E., Baltzer F. (2012). The partitioning of transitional metals (Fe, Mn, Ni, Cr) in mangrove sediments downstream of a ferralitized ultramafic watershed (New Caledonia). *Chemical Geology*, 300: 70-80.

Marchesiello P., Lefèvre J., Vega A., Couvelard X., Menkes C. (2010). Coastal upwelling, circulation and heat balance around New Caledonia's barrier reef. *Marine pollution bulletin*, 61(7), 432-448.

Marconi M., Giordano M., Raven J.A. (2011). Impact of taxonomy, geography, and depth on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ variation in a large collection of macroalgae. *Journal of Phycology,* 47(5): 1023-1035.

Margalef R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta*, 1(4): 493-509.

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

Martin M., Stephenson M.D., Smith D.R., Gutierrez-Galindo E.A., FloresMunoz G. (1988). Use of silver in mussels as a tracer of domestic wastewater discharge. *Marine Pollution Bulletin,* 19: 512-20.

Martineau C., Vincent W.F., Frenette J.J., Dodson J.J. (2004). Primary consumers and particulate organic matter: isotopic evidence of strong selectivity in the estuarine transition zone. *Limnology and Oceanography*. 49(5): 1679-1686.

Martinez Del Rio C., Wolf N., Carleton S.A., Gannes L.Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews,* 84: 91-111.

Martínez-Lladó X., Gibert O., Martí V., Díez S., Romo J., Bayona J.M., de Pablo J. (2007). Distribution of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and tributyltin (TBT) in Barcelona harbour sediments and their impact on benthic communities. *Environmental Pollution*, 149(1) : 104-113.

Marui M., Arai T., Miller M.J., Jellyman D.J., Tsukamoto K. (2001). Comparison of early life history between New Zealand temperate eels and Pacific tropical eels revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Ecology Progress Series,* 213: 273-284.

Maruyama A., Yamada Y., Rusuwa B., Yuma M. (2001). Change in stable nitrogen isotope ratio in the muscle tissue of a migratory goby, *Rhinogobius* sp., in a natural setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(11): 2125-2128.

Massé H. (1972). Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VI - Données sur la biologie des espèces. *Téthys*, 4(1).

Massel S.R., Done T.J. (1993). Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. *Coral Reefs,* 12(3-4): 153-166.

Matthews B., Mazumder A. (2004). A critical evaluation of intrapopulation variation of delta C-^{13} and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia,* 140: 361-371.

Mauchline J. (1980). The biology of mysids and euphausiids. *Advances in Marine Biology,* 18: 681 p.

May J.L., Maxwell J.G.H. (1986). Trawl fish from temperate waters of Australia. *CSIRO Division of Fisheries Research, Tasmania*, 492 p.

May R.M. (1973). Stability and complexity in model ecosystems. *Princeton University Press, Princeton,* 6: 265 p.

McCain J.C., Peck J.M. (1973). The effects of a Hawaiian power plant on the distribution and abundance of reef fishes. *University of Hawaii Sea Grant Advisory Rept. UNIHI-SEAGRANT AR,* 73-03.

McClanahan T.R. (1997). Dynamics of *Drupella cornus* populations on Kenyan coral reefs. *Proceeding 8th International Coral Reef Symposium, Kenya,* 633-638.

McClanahan T.R. (2002). The near future of coral reefs. *Environmental conservation,* 29: 460-483.

McConnaughey T., Mc Roy C.P. (1979). Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology,* 53: 222-257.

McCook L. (2001). Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the nearshore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19(4): 419-425.

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

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.

McMahon K.W., Berumen M.L., Mateo I., Elsdon T.S., Thorrold S.R. (2011). Carbon isotopes in otolith amino acids identify residency of juvenile snapper (Family: Lutjanidae) in coastal nurseries. *Coral Reefs,* 30: 1135-1145.

McVey J.P. (1970). Fishery ecology of the Pokai artificial reef. *Ph.D. dissertation, University of Hawaii, Honolulu,* 268 p.

Meekan M.G., Choat J.H. (1997). Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology,* 128: 373-383.

Meekan M.G., Steven A.D.L., Fortin M.J. (1995). Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a fringing coral reef. *Coral Reefs,* 14: 151-161.
Meharg A.A., Hartley-Whitaker J. (2002). Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species. *New Phytologist*, 154(1): 29-43.
Mehta R.S. (2009). Ecomorphology of the moray bite: relationship between dietary extremes and morphological diversity. *Physiological and Biochemical Zoology,* 82(1): 90-103.
Mehta R.S., Wainwright P.C. (2007a). Raptorial jaws in the throat help moray eels swallow large prey. *Nature,* 449.
Mehta R.S., Wainwright P.C. (2007b). Biting releases constraints on moray eel feeding kinematics. *The Journal of Experimental Biology,* 210: 495-504.
Mehta R.S., Wainwright P.C. (2008). Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus in moray eels. *Journal of Morphology,* 269(5): 604-619.
Melville A.J., Connolly R.M. (2005). Food webs supporting fish over subtropical mudflats are based on transported organic matter not in situ microalgae. *Marine Ecology,* 148: 363-371.
Menezes G., Silva H.M., Krug H., Balguerias E., Delgado J., Pérez J.G., Soldevilla I.L., Nespereira J.L., Carvalho D., Moralles J.S. (1998). Design optimisation and implementation of demersal cruises surveys in the Macaronesian Archipelagos. *Final report, Arquivos do DOP, Série Estudos,* 3/98: 162 p.
Menge B.A., Sutherland J.P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, 730-757.
Menu S. (2006). Les lagons de Nouvelle-Calédonie : diversité récifale et écosystèmes associés. *Dossier d'Inscription au Patrimoine Mondial de l'Humanité, Rapport Sven Menu Consultant*, *Nouméa,* 120 p.
Mercader (2013). Lien entre cheminement de la matière organique et taux de contaminations métalliques et organiques au sein des réseaux trophiques des écosystèmes coralliens : exemple du lagon de Wallis (Océan Pacifique). *Rapport de stage de Master 2,* 37 p.
Mercado J.M., de los Santos C.B., Lucas Pérez-Lloréns J., Vergara J.J. (2009). Carbon isotopic fractionation in macroalgae from Cádiz Bay (Southern Spain): Comparison with other bio-geographic regions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 85(3): 449-458.
Mercado J.M., Gordillo F.J.L., Figueroa F.L., Niell F.X. (1998). External carbonic anhydrase and affinity for inorganic carbon in intertidal macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 221: 209-220.
Mercado J.M., Niell F.X., Figueroa F.L. (1997). Regulation of the mechanisms for HCO_3^- use by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta* Thur in Le joli (Rhodophyta). *Planta,* 201: 319-325.
Merceron M. (1969). Etude des contenus stomacaux de quelques poissons carnivores du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) et des environs. *Recueil des Travraux Station marine d'Endoume (Fascicule hors-séries,* 9: 3-57.
Metian M., Bustamante P., Hédouin L., Warnau M. (2008a). Accumulation of nine metals and one metalloid in the tropical scallop *Comptopallium radula* from coral reefs in New Caledonia. *Environmental Pollution*, 152(3): 543-552.
Metian M., Giron E., Borne V., Hédouin L., Teyssié J.L., Warnau M. (2008b). The brown alga *Lobophora variegata*, a bioindicator species for surveying metal contamination in tropical marine environments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 362(1): 49-54.
Metian M., Hédouin L., Eltayeb M., Lacoue-Labarthe T., Teyssié J.L., Mugnier C., Bustamante P., Warnau M. (2010). Metal and metalloid bioaccumulation in the Pacific blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) from New Caledonia: Laboratory and field studies. *Marine Pollution Bulletin,* 61(7-12): 576-584.
Metian M., Hédouin L., Giron E., Buschiazzo E., Borne V., Paganelli J., Boudjenoun R., Cotret O., Teyssié J.L., Fowler S.W., Warnau M. (2006). Bioaccumulation of selected heavy metals in the

brown alga *Lobophora variegata*: a radiotracer study. In: Isotopes in Environmental Studies, IAEA-CSP-26, IAEA, Vienna, 323-324.

Metian M., Warnau M., Chouvelon T., Pedraza F., Rodriguez y Baena A., Bustamante P. (2013). Trace element bioaccumulation in reef fish from New Caledonia: influence of trophic groups and risk assessment for consumers. *Marine Environmental Research*, 87-88: 26-36.

Miao X.S., Woodward A.L., Swenson C., Li Q.X. (2001). Comparative concentrations of metals in marine species from French Frigate Shoals, North Pacific Ocean. *Marine pollution bulletin*, 42(11): 1049-1054.

Michener R.H., Kaufman L., Michener R., Lajtha K. (2007). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable isotopes in ecology and environmental science,* 238-282.

Michener R.H., Lajtha K. (2007). Stable isotopes in ecology and environmental science. *(Second Edition) Blackwell Publishing Ltd, Victoria,* 566 p.

Michener R.H., Schell D.M. (1994). Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. *In*: *Lajtha K., Michener R.H. (Eds), Stable isotopes in ecology and environmental science, Blackwell Scientific Publications, Oxford,* 138-157.

Mill A.C., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. (2007). Explaining isotope trophic-step fractionation: why herbivorous fish are different. *Functional Ecology,* 21: 1137-1145.

Miller M., Wouthuyzen J.S., Minagawa G., Aoyama J., Tsukamoto K. (2006). Distribution and ecology of leptocephali of the congrid eel, *Ariosoma scheelei*, around Sulawesi Island, Indonesia. *Marine Biology,* 148: 1101-1111.

Minagawa M., Wada E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 48(5): 1135-1140.

Mizukawa K., Takada H., Takeuchi I., Ikemoto T., Omori K. (2009). Bioconcentration and biomagnification of polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) through lower-trophic-level coastal marine food web. *Marine Pollution Bulletin,* 58: 1217-1224.

Mochioka N., Iwamizu M. (1996). Diet of anguilloid larvae: leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Marine Biology,* 125: 447-452.

Monniot F., Martoja R., Monniot C. (1994) Cellular sites of iron and nickel accumulation in ascidians related to the naturally and anthropic enriched New Caledonian environment. *Annales de l'Institut Océanographique,* 70: 205-216.

Monod J.L., Arnaud P.M., Arnoux A. (1995). PCB congeners in the marine Biota of Saint Paul and Amsterdam Islands, Southern Indian Ocean. *Marine Pollution Bulletin,* 30(4): 272-274.

Monteiro L.R., Isidro E.J., Lopes H.D. (1991). Mercury content in relation to sex, size, age and growth in two scorpionfish (*Helicolenus dactylopterus* and *Pontinus kuhlii*) from Azorean waters. *Water Air and Soil Pollution,* 56(1): 359-367.

Monteiro L.R., Porteiro F.M., Gonçalves J.M. (1992). Inter- and intra-specific variation of mercury levels in muscle of cephalopods from the Azores. *Archipelago,* 10: 13-22.

Montgomery W.L. (1975). Interspecific associations of sea basses (Serranidae) in the Gulf of California. *Copeia,* 4: 785-787.

Moore E.H.B. (1966). Ecology of echinoids. *In: Physiology of Echinodcrmata, Boolootia R.A. (Ed.), John Wiley and Sons, New York,* 73-83.

Moore J.W., Ramamoorthy S. (1984). Heavy metals in natural waters. Applied monitoring and impact assessment. *Springer-Verlag, New York,* 268 p.

Moore P.G., Rainbow P.S. (1987). Copper and zinc in an ecological series of talitroidean Amphipoda (Crustacea). *Oecologia,* 73: 120-126.

Morato T., Solà E., Gros M.P., Menezes G. (1999). Diets of Forkbeard (*Phycis phycis*) and Conger eel (*Conger conger*) off the Azores during spring of 1996 and 1997. *Life and Marine Science,* 17(A): 51-64.

Morris C.A., Nicolaus B., Sampson V., Harwood J.L., Kille P. (1999). Identification and characterization of a recombinant metallothionein protein from a marine alga, *Fucus vesiculosus*. *Biochemical Journal,* 338: 553-560.
Moschino V., Delaney E., Da Ros L. (2012). Assessing the significance of *Ruditapes philippinarum* as a sentinel for sediment pollution: Bioaccumulation and biomarker responses. *Environmental Pollution*, 171: 52-60.
Mouillot D., Bellwood D.R., Baraloto C., Chave J., Galzin R., Harmelin-Vivien M., Kulbicki M., Lavergne S., Lavorel S., Mouquet N. (2013). Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS one biology*, 11(5): e1001569.
Moyer J.T., Emerson W.K., Ross M. (1982). Massive destruction of sc1eractinian corals by the muricid gastropod, *Drupella,* in Japan and the Philippines. *Nautilus,* 96: 69-82.
Moyer J.T., Zaiser M.J. (1982). Reproductive behavior of moray eels at Miyake-jima, Japon. *Japanese Journal of Ichthyology,* 28(4): 466-468.
Mumby P.J., Dahlgren C.P., Harbone A.R., Kappel C.V., Micheli F., Brumbaugh D.R., Holmes K.E., Mendes J.M., Broad K., Sanchirico J.N., Buch K., Box S., Stoffle R.W., Gill A.B. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science,* 311: 98-101.
Munday P.L., Jones G.P. (1998). The ecological implications of small body size among coral-reef fishes. *Oceanography Marine Biology Annual Review,* 36: 373-411.
Mundy B.C. (2005). Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago. *Bishop Museum Bulletins in Zoology,* (6): 1-704.
Murphy P.G. (1972). Sulfuric acid for the cleanup of animal tissues for analysis of acid stable chlorinated hydrocarbons residues. *Journal Association of Official Analytical Chemists,* 55: 45-53.
Muscatine L., Kaplan I.R. (1994). Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition II. ^{15}N of zooxanthellae and animal tissue versus depth. *Pacific Science*, 48(3): 304-312.
Muthiga N.A., Jaccarini V. (2005). Effects of seasonality and population density on the reproduction of the Indo-Pacific echinoid *Echinometra mathaei* in Kenyan coral reef lagoons. *Marine Biology*, 146(3): 445-453.
Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., Kents J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature,* 403: 853-858.
Myers R.F. (1991). Micronesian reef fishes: a practical guide to the identification of the inshore marine fishes of the tropical central and western Pacific. *Coral Graphics, Guam*, 299 p.

N

Nagelkerken I., van der Velde G., Wartenbergh S.L.J., Nugues M.M., Pratchett M.S. (2009). Cryptic dietary components reduce dietary overlap among sympatric butterflyfishes (Chaetodontidae). *Journal of Fish Biology,* 75: 1123-1143.
Nakamura Y., Horimonchi M., Nakai T., Sano M. (2003). Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing reef at Iriomote Island, Southern Japan. *Ichthyological Research,* 50: 15-22.
Naumann M.S., Wild C. (2013). Foraging association of lionfish and moray eels in a Red Sea seagrass meadow. *Coral Reefs,* 32(4): 1111.
Neff J.M. (2002). Bioaccumulation in Marine Organisms: Effect of Contaminants from Oil Well Produced Water. *Elsevier, Oxford,* 468 p.
Neighbors M.A., Horn M.H. (1991). Nutritional quality of macrophytes eaten and not eaten by two temperate zone herbivorous fishes: a multivariate comparison. *Marine Biology*, 108(3): 471-476.
Nelson J.S. (1994). Fishes of the world. *Third edition, John Wiley and Sons, Inc., New York,* 600 p.
Nelson J.S. (2006). Fishes of the world. *Hoboken, New Jersey, John Wiley and Ons, Inc*.
Nelson S.G., Wilkins S. (1988). Sediment processing by the surgeonfish *Ctenochaetus striatus* at Moorea, French Polynesia. *Journal of Fish Biology*, 32(6): 817-824.

Nerot C. (2011). Invertébrés benthiques et biomarqueurs: témoins du fonctionnement trophique de l'écosystème côtier. Doctoral dissertation, Université de Bretagne occidentale-Brest.

Newman M.C., Heagler M.G. (1991). Allometry of metal bioaccumulation and toxicity. *Metal Ecotoxicology: Concepts and Applications, Lewis, Boca Raton, FL, USA*, 91-130.

Newman M.C., Unger M. (2003). Fundamentals of ecotoxicology. *Second Edition, Taylor and Francis Ltd, London,* 480 p.

Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8): 429-436.

Nfon E., Cousins I.T., Broman D. (2008). Biomagnification of organic pollutants in benthic and pelagic marine food chains from the Baltic Sea. *Sciences of the Total Environment,* 397: 190-204.

Nfon E., Cousins I.T., Järvinen O., Mukherjee A.B., Verta M., Broman D. (2009). Trophodynamics of mercury and other trace elements in a pelagic food chain from the Baltic Sea. *Science of the total environment*, 407(24): 6267-6274.

Nicol E.A. (1932). The feeding habits of the Galatheidea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)*, 18(01): 87-106.

Nier A.O. (1951). The atomic masses of H^1, C^{12}, and S^{32}. *Physical Review Letters*, 81: 624-624.

Niquil N., Arias-Gonzalez J.E., Delesalle B., Ulanowicz R.E. (1999). Characterization of the planktonic food web of Takapoto atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia,* 118: 232-241.

Nissenbaum A., Swaine D.J. (1976). Organic–metal interactions in recent sediments: the role of humic substances. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 40: 809-816.

Nolan R.S, McConnoughey R.R., Stearns C.R. (1975). Fishes inhabiting two small nuclear test craters at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Micronesica,* II: 205-217.

Nowell L.H., Capel P.D., Dileanis P.D. (1999). Pesticides in stream sediment and aquatic biota - Distribution, trends, and governing factors. *Boca Raton, Fla., Lewis Publishers,* 1001 p.

Nriagu J.O. (1994). Arsenic in the environment: part 1 cycling and characterization. *New York, États-Unis, Wiley,* 430.

O

O'Sullivan S., Moriarty C., FitzGerald R.D., Davenport J., Mulcahy M.F. (2003). Age, growth and reproductive status of the European conger eel, *Conger conger* (L.) in Irish coastal waters. *Fisheries Research,* 64(1): 55-69.

Odum E.P. (1968). A research challenge: evaluating the productivity of coastal and estuarine water. *In: Proceedings of the Second Sea Grant Conference, University of Rhode Island,* 63-64.

Odum E.P. (1980). The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt-marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling and detritus-based food chains. *In: Kennedy V. (Ed.), Estuarine Perspectives Academic Press, NewYork,* 485-495.

Odum E.P., de la Cruz A.A. (1967). Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh estuarine system. *American Association for the Advancement of Science Publication*, 83.

Odum H.T., Odum E.P. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monographs*, 25: 291-320.

Oelbermann K., Scheu S. (2002). Stable isotope enrichment ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae, Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia*, 130(3): 337-344.

Olin J.A., Hussey N.E., Grgicak-Mannion A., Fritts M.W., Wintner S.P., Fisk A.T. (2013). Variable $\delta^{15}N$ Diet-Tissue Discrimination Factors among Sharks: Implications for Trophic Position, Diet and Food Web Models. *PloS one*, 8(10): e77567.

Olive P.J., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Richards G., Welch R. (2003). Isotope trophic-step fractionation: A dynamic equilibrium model. *Journal of Animal Ecology,* 72: 608-617.

Olsen Y., Reinertsen H., Vadstein O., Andersen T., Gismervikb I., Duartec C., Agustic S., Stibord H., Sommerd U., Lignelle R., Tamminene T., Lancelotf C., Rousseauf V., Hoellg E.,

Sanderudg K.A. (2001). Comparative analysis of food webs based on flow networks: effects of nutrient supply on structure and function of coastal plankton communities. *Continental Shelf Research,* 21: 2043-2053.
Orren M.J., Eagle G.A., Hennig H.K., Green A. (1980). Variations in trace metal content of the mussel Choromytilus meridionalis (Kr.) with season and sex. *Marine Pollution Bulletin*, 11(9): 253-257.
Orth R.J. (1977). The importance of sediment stability in seagrass communities. *In: Coull B.C. (Ed.), Ecology of Marine Benthos, University of South Carolina Press, Columbia,* 122-138.
Ostrom P.H., Fry B. (1993). Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. *In: Organic geochemistry*, *Springer US,* 785-798.
Otake T., Ishii T., Nakahara M., Nakamura R. (1994). Drastic changes in otolith strontium:calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series,* 112: 189-193.
Otake T., Ishii T., Nakahara M., Nakamura R. (1997). Changes in otolith strontium: calcium ratios in metamorphosing *Conger myriaster* leptocephali. *Marine Biology,* 128: 565-572.
Otchere F.A., Joiris C., Holsbeek L. (2003). Mercury in the bivalves *Anadara (Senilis) senilis, Perna perna* and *Crassostrea tulipa* from Ghana. *Science of the Total Environment,* 304: 369-375.
Ott J.A., Maurer L. (1977). Strategies of energy transfer from marine macrophytes to consumer levels: the *Posidonia oceanica* example. *In: Keegan B., O'Ceidigh P., Boaden P. (Eds.), Biology of Benthic Organisms, Pergamon Press, Oxford,* 493-502.
Ouillon S., Douillet P., Fichez R., Panche J.Y. (2005). Enhancement of regional variations in salinity and temperature in a lagoon, New Caledonia. *Comptes-Rendus Geoscience,* 337: 1509-1517.
Ouillon S., Douillet P., Lefebvre J.P., Le Gendre R., Jouon A., Bonneton P., Fernandez J.M., Chevillon C., Magand O., Lefèvre J. (2010). Circulation and suspended sediment transport in a coral reef lagoon: The south-west lagoon of New Caledonia. *Marine pollution bulletin*, 61(7): 269-296.
Owens N.J.P. (1987). Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in marine biology*, 24: 389.

P

Paddack M.J., Cowen R.K., Sponaugle S. (2006). Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs*, 25(3): 461-472.
Paez-Osuna F., Ruiz-Fernandez C. (1995). Trace metals in the Mexican shrimp *Penaeus vannamei* from estuarine and marine environments. *Environmental Pollution,* 87: 243-247.
Paine R.T. (1988). Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology,* 69: 1648-1654.
Paine R.T., Vidas R.L. (1969). Calorific values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. *Marine Biology,* 4: 79-86.
Pandolfi J.M., Bradbury R.H., Sala E., Hughes T.P., Bjorndal K.A., Cooke R.G., McArdle D., McClenachan L., Newman M.J.H., Paredes G., Warner R.R., Jackson J.B.C. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science,* 301: 955-58.
Papadimitriou S., Kennedy H., Kennedy D.P., Duarte C.M., Marbá N. (2005). Sources of organic matter in seagrass-colonized sediments: A stable isotope study of the silt and clay fraction from *Posidonia oceanica* meadows in the western Mediterranean. *Organic geochemistry*, 36(6): 949-961.
Paris J.P. (1981). Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse. *Mémoire BRGM,* 113: 278 p.
Parker P.L. (1964). The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 28: 1155-1164.
Parnell A.C., Inger R., Bearhop S., Jackson A.L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos One,* 5(3): e9672.

Parrish F.A., Boland R.C. (2004). Habitat and reef-fish assemblages of banks in the Northwestern Hawaiian Islands. *Marine Biology,* 144: 1065-1073.

Parrish J.D. (1989). Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 143-160.

Parrish J.D., Norris J.E., Callahan M.W., Callahan J.K., Magarifuji E.J., Schroeder R.E. (1986). Piscivory in a coral reef fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 14: 285-297.

Paterson A.W., Whitfield A.K. (1997). A stable carbon isotope study of the food-web in a freshwater-deprived South African estuary, with particular emphasis on the ichthyofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 45: 705-715.

Patriti G., Yoon W.D. (1995). Type trophique et rythme nutritionnel de quelques Euphausiacés méditerranéens. *Marine Nature*, 4.

Payri C., de Forges B.R. (2007). Une vue d'ensemble de la biodiversité marine de la Nouvelle-Calédonie. *In*: *Payri C., Richer de Forges B.R. (Eds.), Compendium of Marine Species from New Caledonia*, *Documentation Scientifique et Technique du centre IRD Nouméa,* II.7: 13-17.

Pease J.S. (1969). Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II. The Echinoid *Echinometra mathaei*. *Bulletin of Marine Science,* 19: 580-613.

Pelletier B. (2007). Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. *In*: Payri C.E., Richer de Forges *B.R. (Eds), Compendium of Marine Species from New Caledonia, Documents Scientifiques et Techniques du centre IRD,* II.7: 19-32.

Penedo de Pinho A., Guimaraes J.R.D., Martins A.S., Costa P.A.S., Olavo G., Valentin J. (2002). Total mercury in muscle tissues of five shark species from Brazilian offshore waters: effects of feeding habit, sex, and length. *Environmental Research*, *Section A,* 89: 250-258.

Perez T., Wafo E., Fourt M., Vacelet J. (2003). Marine Sponges as biomonitor of Polychlorobiphenyl Contamination: concentration and fate of 24 Congeners. *Environmental Science and Technology*, 37(10): 2152-2158.

Pergent-Martini C., Pergent G. (2000). Marine phanerogams as a tool in the evaluation of marine trace-metal contamination: an example from the Mediterranean. *International Journal of Environment and Pollution*, 13(1): 126-147.

Pernice M., Boucher J., Boucher-Rodoni R., Joannot P., Bustamante P. (2009). Comparative bioaccumulation of trace elements between *Nautilus pompilius* and *Nautilus macromphalus* (Cephalopoda: Nautiloidea) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72(2): 365-371.

Persson L. (1999). Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 385-397.

Peterson B.J. (1999). Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica*, 20(4): 479-487.

Peterson B.J., Fry B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 18: 293-320.

Peterson B.J., Howarth R.W., Garritt R.H. (1985). Multiple Stable Isotopes Used to Trace the Flow of Organic Matter in Estuarine Food Webs. *Science,* 227(4692): 1361-1363.

Pfannkuche O. (1993). Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47 N, 20 W. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 40(1): 135-149.

Phillips D. (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia,* 127: 166-170.

Phillips D., Gregg J. (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia,* 136(2): 261-269.

Phillips D., Newsome S., Gregg J. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia,* 144(4): 520-527.

Phillips D.J.H. (1990). Arsenic in aquatic organisms: a review, emphasizing chemical speciation. *Aquatic Toxicology,* 16: 151-186.
Phillips D.J.H. (1994). The chemical forms of arsenic in aquatic organisms and their interrelationships. *In: Nriagu J.O. (Ed.), Arsenic in the Environment. Part I: Cycling and Characterization, John Wiley and Sons, New-York,* 263-288.
Phillips D.J.H. (1995). The chemistries and environmental fates of trace metals and organochlorines in aquatic ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 31(4-12): 193-200.
Phillips D.J.H., Rainbow P.S. (1988). Barnacles and mussels as biomonitors of trace elements: A comparative study. *Marine ecology progress series,* 49(1): 83-93.
Phillips D.J.H., Rainbow P.S. (1993). Biomonitoring of trace aquatic contaminants.
Phillips D.J.H., Rainbow P.S. (1994). Biomonitoring of trace aquatic contaminants. *Second Edition, London: Chapman and Hall*.
Phillips D.L., Gregg J.W. (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, 127: 171-179.
Phipps T., Tank S.L., Wirtz J., Brewer L., Coyner A., Ortego L.S., Fairbrother A. (2002). Essentiality of nickel and homeostatic mechanisms for its regulation in terrestrial organisms. *Environmental Reviews,* 10: 209-261.
Piet G.J. (1998). Ecomorphology of a size structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes,* 51: 67-86.
Pimm S.L. (1982). Food webs. *Chapman and Hall (Eds.), Springer Netherlands,* 1-11.
Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. (1999). Differential fractionation of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology,* 13(2): 225-231.
Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. (2000). Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia,* 122(3): 399-409.
Polis G.A., Strong D.R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist,* 147(5): 813-846.
Polivka K.M., Chotkowski M.A. (1998). Recolonization of experimentally defaunated tidepools by northeast Pacific intertidal fishes. *Copeia,* 1998: 456-462.
Polunin N.V.C., Klumpp D.W. (1992). Algal food supply and grazer demand in a very productive coral-reef zone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 164(1): 1-15.
Poore A.G., Steinberg P.D. (1999). Preference-performance relationships and effects of host plant choice in an herbivorous marine amphipod. *Ecological Monographs*, 69(4): 443-464.
Porte C., Albaiges J. (1994). Bioaccumulation patterns of hydrocarbons and polychlorinated biphenyls in bivalves, crustaceans, and fishes. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 26(3): 273-281.
Post D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions. *Ecology,* 83(3): 703-718.
Post D.M., Pace M.L., Hairston N.G. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature,* 405(6790): 1047-1049.
Poupin J., Juncker M. (2010). Guide Des Crustacés Décapodes Du Pacifique Sud. *SPC FAME Digital Library,* 317 p.
Power M., Klein G.M., Guiguer K.R.R.A., Kwan M.K.H. (2002). Mercury accumulation in the fish community of a sub-Arctic lake in relation to trophic position and carbon sources. *Journal of Applied Ecology,* 39(5): 819-830.
Pratchett M.S. (2005). Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology,* 148(2): 373-382.
Pratchett M.S., Wilson S.K., Graham N.A.J., Munday P.L., Jones G.P., Polunin N.V.C. (2007). Coral bleaching and consequences for motile reef organisms: past, present and uncertain future. *In: Van Oppen M., Lough J. (Eds.), Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences, Springer, Hieldelberg.*

Prus T. (1971). The assimilation efficiency of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Freshwater Biology,* 1: 287-304.
Purcell S.W., Bellwood D.R. (1993). A functional analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofuscus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae). *Environmental Biology of Fishes,* 37: 139-159.

Q

Quéro J.C., Saldanha L. (1995). Poissons Anguilliformes de l'île de la Réunion (Océan Indien) : description d'une nouvelle espèce. *Cybium,* 19(1): 61-88.
Quinn M.R., Feng X., Folt C.L., Chamberlain P. (2003). Analyzing trophic transfer of metals in stream food webs using nitrogen isotopes. *Science of the Total Environment,* 317: 73-89.

R

Ragan M.A., Jensen A. (1979). Widespread distribution of sulfated polyphenols in brown algae. *Phytochemical*, 18: 261-262.
Rainbow P.S. (1985). Accumulation of Zn, Cu and Cd by crabs and barnacles. *Estuarine Coastal and Shelf Science,* 21: 669-686.
Rainbow P.S. (1990). Heavy metal levels in marine invertebrates. In: Furness R.W., Rainbow P.S. (Eds.), Heavy Metals in the Marine Environment, CRC Press, Boca Raton, Florida, 67-79.
Rainbow P.S. (1993). The significance of trace metal concentrations in marine invertebrates. *In: Dallinger R., Rainbow P.S. (Eds.) Ecotoxicology of metals in invertebrates, Lewis Publishers, Boca Raton, FL,* 4-23.
Rainbow P.S. (1995). Physiology, physicochemistry and metal uptake - a crustacean perspective. *Marine Pollution Bulletin,* 31: 55-59.
Rainbow P.S. (1998). Phylogeny of trace metal accumulation in crustaceans. *In: Langston W.J., Bebianno M. (Eds.), Metal metabolism in aquatic environments, London: Chapman and Hall,* 285-319.
Rainbow P.S. (2002). Trace metal concentrations in aquatic invertebrates: why and so what? *Environmental Pollution,* 120(3): 497-507.
Rainbow P.S., Emson R.H., Smith B.D., Moore P.G., Mladenov P.V. (1993). Talitrid amphipods as biomonitors of trace metals near Dunedin, New Zealand. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 27(2): 201-207.
Rainbow P.S., Phillips D.J., Depledge M.H. (1990). The significance of trace metal concentrations in marine invertebrates: a need for laboratory investigation of accumulation strategies. *Marine Pollution Bulletin*, 21(7): 321-324.
Rainbow P.S., Wang W.X. (2001). Comparative assimilation of Cd, Cr, Se, and Zn by the barnacle *Elminius modestus* from phytoplankton and zooplankton diets. *Marine Ecology Progress Series,* 218: 239-248.
Randall D.J., Connell D.W., Yang R., Wu S.S. (1998). Concentrations of persistent lipophilic compounds in fish are determined by exchange across the gills, not through the food chain. *Chemosphere,* 37(7): 1263-1270.
Randall J.E. (1963). An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science,* 3: 31-47.
Randall J.E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography,* 5: 665-847.
Randall J.E. (1985). Guide to Hawaiian reef fishes. *Harrowood Books, Newtown Square, PA 19073, USA,* 74 p.

Randall J.E. (2005). Reef and shore fishes of the South Pacific - New Caledonia to Tahiti and the Pitcairn Islands. *University of Hawaii Press, Honolulu,* 1.

Randall J.E., Allen G.R., Steene R.C. (1990). Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. *Crawford House Press, Bathurst, Australia.*

Randall J.E., Golani D. (1995). Review of the moray eels (Anguilliformes: Muraenidae) of the Red Sea. *Bulletin of Marine Science*, 56(3): 849-880.

Rao R.G., Woitchik A.F., Goeyens L., Vanriet A., Kazungu J., Dehairs F. (1994). Carbon, nitrogen contents and stable carbon isotope abundance in mangrove leaves from an East-African coastal lagoon (Keyna). *Aquatic Botany,* 47: 175-183.

Rasmussen J.B., Rowan D.J., Lean D.R.S., Carey J.H. (1990). Food chain structure in Ontario lakes determines PCB levels in lake trout (*Salvelinus namaycush*) and other pelagic fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(10): 2030-2038.

Rastorgueff P.A., Harmelin-Vivien M., Richard P., Chevaldonne P. (2011). Feeding strategies and resource partitioning mitigate the effects of oligotrophy for marine cave mysids. *Marine Ecology Progress Series,* 440: 163-176.

Rau G.H., Ainley D.G., Bengtson J.L., Torres J.J., Hopkins T.L. (1992). $^{15}N/^{14}N$ and $^{13}C/^{12}C$ in Weddell sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series,* 84: 1-8.

Rau G.H., Takahashi T., Des Marias J.D. (1989). Latitudinal variations in plankton $\delta^{13}C$: implications for CO_2 and productivity in past oceans. *Nature,* 341: 516-518.

Raven J.A. (1997). CO2 concentrating mechanisms: a role for thylakoid lumen acidification. *Plant, Cell and Evironment,* 24: 261-265.

Raven J.A., Beardall J. (2003). Carbon acquisition mechanisms of algae: carbon dioxide diffusion and carbon dioxide concentrating mechanisms. *In: Larkum W.D., Douglas S.E., Raven J.A. (Eds.), Photosynthesis in Algae, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht,* 225-244.

Raven J.A., Beardall J., Griffiths H. (1982). Inorganic C-sources for *Lemanea*, *Cladophora* and *Ranunculus* in a fast-flowing stream: measurements of gas exchange and carbon isotope ratios and their ecological implications. *Oecologia,* 53: 68-78.

Raven J.A., Beardall J., Johnston A.M., Kübler J.E., Geoghegan (1995). Inorganic carbon acquisition by *Hormosira banksii* (Phaeophyta: Fucales) and its epiphyte *Notheia anomala* (Phaeophyta: Fucales). *Phycologia,* 34: 267-77.

Raven J.A., Cockell C.S., De La Rocha C.L. (2008). The evolution of inorganic carbon concentrating mechanisms in photosynthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 363(1504): 2641-2650.

Raven J.A., Johnston A.M., Kübler J.E., Korb R., McInroy S.G., Handley L.L., Scrimgeour C.M., Walker D.I., Beardall J., Clayton M.N., Vanderklift M., Fredriksen S., Dunton K.H. (2002a.) Seaweeds in cold seas: evolution and carbon acquisition. *Annals of Botany,* 90: 525-36.

Raven J.A., Johnston A.M., Kübler J.E., Korb R., McInroy S.G., Handley L.L., Scrimgeour C.M., Walker D.I., Beardall J., Vanderklift M., Fredriksen S., Dunton K.H. (2002b). Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology,* 29(3): 355-378.

Reece J.S., Bowen B.W., Joshi K., Goz V., Larson A. (2010). Phylogeography of Two Moray Eels Indicates High Dispersal Throughout the Indo-Pacific. *Journal of Heredity,* 101: 391-402.

Reed R.N., Shine R., Shetty S., Montgomery W.L. (2002). Sea kraits (Squamata: *Laticauda* spp.) as a useful bioassay for assessing local diversity of eels (Muraenidae, Congridae) in the Western Pacific Ocean. *Copeia*, 2002(4): 1098-1101.

Reich K.J., Bjorndal K.A., del Rio C.M. (2008). Effects of growth and tissue type on the kinetics of C^{-13} and N^{-15} incorporation in a rapidly growing ectotherm. *Oecologia,* 155: 651-663.

Reich K.J., Worthy G.A.J. (2006). An isotopic assessment of the feeding habits of free ranging manatees. *Marine Ecology Progress Series*, 322: 303-309.

Reinfelder J.R., Fisher N.S., Luoma S.N., Nichols J.W., Wang W.X. (1998). Trace element trophic transfer in aquatic organisms: a critique of the kinetic model approach. *Science of the Total Environment,* 219: 117-135.

Relini G., Relini M., Torchia G., De Angelis G. (2002). Trophic relationships between fishes and an artificial reef. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 59(suppl): S36-S42.

Renones O., Polunin N.V.C., Goni R. (2002). Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, 61(1): 122-137.

Richer de Forges B. (1998). La diversité du benthos marin de Nouvelle-Calédonie : de l'espèce à la notion de patrimoine. *Muséum National d'Histoire Naturelle,* 327 p.

Richer de Forges B., Bargibant G., Menou J.L., Garrigue C. (1987). Le Lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Observations préalables à la cartographie bionomique des fonds meubles. *ORSTOM,* 115 p.

Richer de Forges B., Garrigue C. (1997). First observations of a major coral bleaching in New Caledonia. *Proceedings Marine Benthic Habitat and their living resources: Monitoring, Management et applications to Pacific island nations*, Nouméa, *New Caledonia*.

Richmond R.H. (1993). Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbance. *American Zoologist*, 33: 524-536.

Riebesell U., Zondervan I., Rost B., Tortell P.D., Morel F.M.M. (2000). Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO_2. *Nature*, 407: 364-367.

Riera P. (1995). Origine et devenir de la matière organique dans un écosystème estuarien à vocation conchylicole. Utilisation du traçage isotopique naturel. *Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I,* 214 p.

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(3): 347-360.

Riera P., Richard P. (1997). Temporal variation of delta C-13 in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France): Effect of freshwater inflow. *Marine Ecology-Progress Series,* 147(1-3): 105-115.

Riera P., Stal L.J., Nieuwenhuize J. (2000). Heavy $\delta^{15}N$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt Estuary (The Netherlands): Effect of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 51(3): 365-372.

Riera P., Stal L.J., Nieuwenhuize J., Richard P., Blanchard G., Gentil F. (1999). Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Oldendorf, ALLEMAGNE, Inter-Research.*

Riordan C., Hussain M., McCann J. (2004). Moray Eel Attack in the Tropics: A Case Report and Review of the Literature. *Wilderness and Environmental Medicine,* 15(3): 194-197.

Risk M.J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin,* 153: 1-6.

Rivaton J., Fourmanoir P., Bourret P., Kulbicki M. (1990). Catalogue des poissons de Nouvelle-Calédonie. *Institut Français de Recherche Scientifique pour le développement en coopération*, *Nouméa,* 176 p.

Robbins C.T., Felicetti L.A., Florin S.T. (2010). The impact of protein quality on stable nitrogen isotope ratio discrimination and assimilated diet estimation. *Oecologia,* 162: 571-579.

Robbins C.T., Felicetti L.A., Sponheimer M. (2005). The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. *Oecologia*, 144: 534-540.

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: 1280-84.

Robertson A.I., Hatcher B.G. (1994). Trophic relations, food webs and energy flow. *In: Hammond L.S., Synnot R.N. (Eds.), Marine biology, Longman Cheshire, Melbourne,* 131-151.
Robertson D.R. (1982). Fish feces as fish food on a Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 7: 253-265.
Robertson L.W., Hansen L.G. (2001). PCBs: Recent advances in environmental toxicology and health effects. *The University Press of Kentucky.*
Robins C.R (1989). The phylogenetic relationships of the anguilliform fishes. *In: Böhlke E.B. (Ed.), Fishes of the Western North Atlantic, Sears Foundation for Marine Research Memoir, Yale University, New Haven, Connecticut*, 9-23.
Rodelli M.R., Gearing J.N., Gearing N., Marshall N., Sasekumar A. (1984). Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia,* 61: 326-333.
Rodríguez M.M.A., Herrera M.L.G. (2013). Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. *Oecologia*, 171: 537-544.
Roger C. (1973). Recherches sur la situation trophique d'un groupe d'organismes pélagiques (Euphausiacea). I. Niveaux trophiques des espèces. *Marine Biology*, 18(4): 312-316.
Rogers C.S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine ecology progress series,* 62(1): 185-202.
Rolff C. (2000). Seasonal variation in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology Progress Series,* 203: 47-65.
Rolff C., Broman D., Näf C., Zebühr Y. (1993). Potential biomagnification of PCDD/Fs. New possibilities for quantitative assessment using stable isotope trophic position. *Chemosphere,* 27: 461-468.
Rossier O., Kulbicki M. (2000). A comparison of fish assemblages from two types of algae beds and coral reefs in the South-West lagoon of New Caledonia. *Cybium,* 24: 3-26.
Rothans T.C., Miller A.C. (1991). A link between biologically imported particulate organic nutrients and the detritus food web in reef communities. *Marine Biology,* 110: 145-150.
Rougerie F. (1986). Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : spécificité hydrologique, dynamique et productivité. *Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris,* 233 p.
Rounick J.S., Winterbourn M.J. (1986). Stable Carbon Isotopes and Carbon Flow in Ecosystems. *BioScience,* 36(3): 171-177.
Roussiez V., Ludwig W., Monaco A., Probst J.L., Bouloubassi I., Buscail R., Saragoni G. (2006). Sources and sinks of sediment-bound contaminants in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea): a multi-tracer approach. *Continental Shelf Research*, 26(16): 1843-1857.
Ruíz J.M., Boudouresque C.F., Enríquez S. (2009). Mediterranean seagrasses. *Botanica Marina,* 52(5): 369-381.
Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. (2004). Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach. *7th edition, Brooks/Cole, Thomson Learning Inc., Belmont, CA*.

S

Sackett W.M., Eckelmann W.R., Bender M.L., Bé A.W. (1965). Temperature dependence of carbon isotope composition in marine plankton and sediments. *Science*, 148(3667): 235-237.
Sadovy de Mitcheson Y., Liu M. (2008). Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish and Fisheries,* 9: 1-43.
Saint Girons H. (1964). Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpentes : Hydrophiidae) en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'écologie (Terre et Vie),* 111(2): 185-214.
Sakka A., Legendre L., Gosselin M., Niquil N., Delesalle B. (2002) Carbon budget of the planktonic food web in an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Journal of Plankton Research,* 24: 301-320.
Sale P.F. (1997). Visual census of reef fishes: how well do we see what is there? *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium,* 2: 1435-1440.

Sale P.F., Douglas W. (1981). Precision and accuracy of visual census technique for fish assemblages on coral patch reefs. *Environmental Biology of Fishes,* 6(3-4): 333-339.

Salen-Picard C., Darnaude A.M., Arlhac D., Harmelin-Vivien M.L. (2002). Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia*, 133(3): 380-388.

Salini J.P., Blaber S.J.M., Brewer D.T. (1994). Diets of trawled predatory fish of the gulf of Carpentaria, Australia, with particular reference to predation on prawns. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research,* 45: 397-411.

Salvat B. (1992). Coral Reefs: a challenging ecosystem for human societies. *Global Environmental Change,* 2: 12-18.

Salvat B., Rives C., Revercé P. (1988). Coquillages de Nouvelle-Calédonie. *Les Éditions du Pacifique: Singapore,* ISBN 981-204-017-X, 143 p.

Salvat B., Roche H., Berny P., Ramade F. (2012). Recherches sur la contamination par les pesticides d'organismes marins des réseaux trophiques récifaux de Polynésie Française. Paris, FRANCE: *Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France*, 19 p.

Salvat B., Wilkinson C. (2008). Bilan 2005-2007 des apports du CRISP à l'avancement des connaissances sur les récifs coralliens. *Rapport de l'initiative pour la protection et la gestion des récifs coralliens dans le Pacifique (CRISP)*, 31 p.

Sandin S.A., Sampayo E.M., Vermeij M.J.A. (2008a). Coral reef fish and benthic community structure of Bonaire and Curacao, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science,* 44: 137-1449.

Sandin S.A., Smith J.E., DeMartini E.E., Dinsdale E.A., Donner S.D., Friedlander A.M., Konotchick T., Malay M., Maragos J.E., Obura D., Pantos O., Paulay G., Richie M., Rohwer F., Schroeder R.E., Walsh S., Jackson J.B.C., Knowlton N., Sala E. (2008b). Baselines and Degradation of Coral Reefs in the Northern Line Islands. *PLoS One,* 1543-1548.

Sano M. (1989). Feeding habits of Japanese butterflyfishes (Chaetodontidae). *Environmental Biology of Fishes,* 25: 195-203

Sano M., Shimizu M., Nose Y. (1984). Food habits of the teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Japan. *The University Museum, The University of Tokyo, Bulletin,* 25.

Santos F.B., Castro R.M.C. (2003). Activity, habitat utilization, feeding behaviour, and diet of the sand moray *Gymnothorax ocellatus* (Anguilliformes, Muraenidae) in the South Western Atlantic. *Biota Neotropica,* 3(1).

Sañudo-Willhelmy S., Flegal R. (1992). Anthropogenic silver in the Southern California Bight: a new tracer of sewage in coastal waters. *Environmental Science and Technology,* 26: 2147-2151.

Sastry A. (1983). Ecological aspects of reproduction. *In: Bliss D. (Ed.), The Biology of Crustacea, Academic Press, New York,* 8: 179-269.

Savage C., Elmgren R. (2004). Macroalgal (*Fucus vesiculosus*) $\delta^{15}N$ values traces decrease in sewage influence. *Ecological Applications,* 14: 517-526.

Savazzi E. (1991). Constructional morphology of strombid gastropods. *Lethaia*, 24(3): 311-331.

Savoye N., Aminot A., Treguer P., Fontugne M., Naulet M., Kerouel R. (2003). Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series,* 255: 27-41.

Sayer M.D.J., Cameron K.S., Wilkinson G. (1994). Fish species found in the rocky sublittoral during winter months as revealed by the underwater application of the anaesthetic quinaldine. *Journal of Fish Biology,* 44: 351-353.

Schaal G., Riera P., Leroux C. (2009). Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(4): 565-572.

Schaal G., Riera P., Leroux C. (2010). Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research,* 63(1): 24-35.

Schmidt T.C., Zwank L., Elsner M., Berg M., Meckenstock R.U., Haderlein S.B. (2004). Compound-specific stable isotope analysis of organic contaminants in natural environments: a critical review of the state of the art, prospects, and future challenges. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 378(2): 283-300.

Schmidt-Nielsen K. (1984). Scaling: why is animal size so important? *Cambridge University Press,* 241 p.

Schoener T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science,* 185: 27-39.

Schroeder R.E. (1989). The ecology of patch reef fishes in a subtropical Pacific atoll: recruitement variability, community structure and effects of fishing predators. *Ph.D. thesis, University of Hawaii,* 321 p.

Schumacher M., Hoagland P., Gaines A. (1996). Land-based marine pollution in the Caribbean Incentives and prospects for an effective regional protocol. *Marine Policy*, 20(2): 99-121.

Schwarcz H.P. (1969). Isotopes in nature. I. The stable isotopes of carbon. *In: Wedepohl K.H. (Ed.), Handbook of Geochemistry II-1, Berlin: Springer-Verlag*, 6B:1-16.

Sergio F., Newton I., Marchesi L., Pedrini P. (2006). Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology,* 43: 1049-1055.

Shipp R.L. (1986). Guide to fishes of the Gulf of Mexico. *Dauphin Island Sea Lab, Dauphin Island,* 256 p.

Shirai S. (1986). Ecological encyclopedie of the marine animals of the Indo-Pacific. Vol. 1 Vertebrata (Mammals, Reptiles, Fishes). *Shin Nippon Kyoiku Tosho, Tokyo*.

Short F.T., McRoy C.P. (1984). Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica Marina*, 27(12): 547-556.

Shpigel M., Fishelson L. (1989). Food habits and prey selection of three species of groupers from the genus *Cephalopholis* (Serranidae: Teleostei). *Environmental Biology of Fishes,* 24: 67-73.

Silvano R.A.M., Güth A.Z. (2006). Diet and feeding behavior of *Kyphosus* spp. (Kyphosidae) in a Brazilian subtropical reef. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(4): 623-629.

Simenstad C.A., Wissmar R.C. (1985). $\delta^{13}C$ evidence of the origins and fates of organic carbon in estuarine and nearshore food webs. *Marine Ecology Progress Series,* 22: 141-152.

Sinkkonen S., Paasivirta J. (2000). Degradation half-life times of PCDDs, PCDFs and PCBs for environmental fate modeling. *Chemosphere,* 40(9-11): 943-949.

Smit A.J., Brearley A., Hyndes G.A., Lavery P.S., Walker D.I. (2005). Carbon and nitrogen stable isotope analysis for an *Amphibolis griffithii* seagrass bed. E*stuarine, Coastal and Shelf Science,* 65: 454-56.

Smit A.J., Brearley A., Hyndes G.A., Lavery P.S., Walker D.I. (2006). $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ analysis of a *Posidonia sinuosa* seagrass bed. *Aquatic botany,* 84(3): 277-282.

Smith B.N., Epstein S. (1970). Biogeochemistry of the stable isotopes of hydrogen and carbon in salt marsh biota. *Plant Physiology*, 46(5): 738-742.

Smith C.L. (1973). Small rotenone stations: a tool for studying coral reef fish communities. *American Museum Novitates,* 2512: 1-22.

Smith C.L., J.C. Tyler (1972). Space resource sharing in a coral reef fish community. *In: Collette B.B., Earle S.A. (Eds), Results of the Tektite Program: Ecology of Coral Reef Fishes, Bulletin of the Natural History Museum*, *Los Angeles,* 125-170.

Smith D.G. (1999). Congridae. *In: Carpenter K.E., Niem V.H. (Eds.), FAO species identification guide for fishery purposes, The living marine resources of the western central Pacific*, 3(1): 1680-1687.

Smith D.G., McCosker J.E. (1999). Ophichthidae: snake eels, worm eels. *FAO species identification guide for fishery purposes, The living marine resources of the Western Central Pacific,* 3: 1662-1669.

Smith M.P.L. (1988). Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series,* 43: 223-231.

Smith R.G., Bidwell R.G.S. (1989). Mechanism of photosynthetic carbon dioxide uptake by the red macroalga *Chondrus crispus*. *In: seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications, Oecologia*, 78: 97-105.

Smith S.V. (1978). Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature,* 273: 225-226.

Söderlund S., Forsberg A., Pedersen M. (1988). Concentrations of cadmium and other metals in *Fucus vesiculosus* L. and *Fontinalis dalecarlica* Br. Eur. from the northern Baltic Sea and the southern Bothnian Sea. *Environmental Pollution,* 51: 197-212.

Sorokin Y.I. (1993). Coral reef ecology. Ecological studies. *Springer, Berlin Heidelberg New York.*

Southwood T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology,* 46: 337-365.

Southwood T.R.E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos,* 52: 3-18

Speed C.W., Meekan M.G., Field I.C., McMahon C.R., Abrantes K., Bradshaw C.J.A. (2012). Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. *Coral reefs*, 31(2): 357-367.

St John J., Russ G.R., Gladstone W. (1990). Accuracy and bias of visual estimates of numbers, size structure and biomass of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series,* 64: 253-262.

Starck W.A.II, Davis W.P. (1966). Night habits of fishes of Alligator Reef, Florida. *Ichthyologica,* 38: 313-356.

Steneck R.S., Dethier M.N. (1988). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos,* 69: 476-498.

Steneck R.W. (1988). Herbivory on coral reefs: a synthesis. *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium, Contributed Papers, Townsville, Australia,* 1: 37-49.

Stephenson R.L., Tan F.C., Mann K.H. (1984). Stable isotope variability in marine macrophytes and its implications for food web studies. *Marine Biology,* 81: 223-230.

Stephenson T.A., Stephenson A. (1972). Life between tide marks on rocky shores. *Freeman W.H., San Francisco, California, USA.*

Stepien C.A. (1990). Population structure, diets and biogeographic relationships of rocky intertidal fish assemblages in central Chile: high levels of herbivory in a temperate system. *Bulletin of Marine Science,* 47: 598-612.

Stergiou K.I., Karpouzi V.S. (2001). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in fish biology and fisheries*, 11(3): 217-254.

Stewart B.D., Beukers J.S. (2000). Baited technique improves censuses of cryptic fish in complex habitat. *Marine Ecology Progress Series,* 197: 259-272.

Stöhr S., O'Hara T.D., Thuy B. (2012). Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE,* 7(3): 1932-6203.

Stoner A.W., Zimmerman R.J. (1988). Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuarine. *Fishery Bulletin,* 86: 543-551.

Storelli M.M., Giacominelli S.R., Marcotrigiano G.O. (1998). Total mercury in muscle of benthic and pelagic fish from the South Adriatic Sea (Italy). *Food Additives and Contaminants,* 15: 876-883.

Stork N.E. (1994). Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. *In: Forey P.L., Humphries C.J., Vane-Wright R.I. (Eds), Systematics and conservation evaluation*, *Clarendon Press*, 81-100.

Struck T.H., Paul C., Hill N., Hartmann S., Hösel C., Kube M., Lieb B., Meyer A., Tiedemann R., Purschke G., Bleidorn C. (2011). Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*, 471(7336): 95-98.

Sturgis R.B., Murray L. (1997). Scaling of nutrient inputs to submersed plant communities: temporal and spatial variations. *Marine Ecology Progress Series,* 152: 89-102.

Suedel B.C., Boraczek J.A., Peddicord R.K., Clifford P.A., Dillon T.M. (1994). Trophic transfer and biomagnification potential of contaminants in aquatic ecosystems. *In: Reviews of Environmental Contamination and Toxicology, Springer New York,* 21-89.
Sullivan M.J., Moncreiff C.A. (1990). Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series,* 62: 149-159.
Sulzman E.W. (2007). Stable isotope chemistry and measurement. *In: Michener R., Lajtha K. (Eds.), Stables Isotopes in Ecology and Environmental Science, Blackwell Publisher Oxford,* 1-21.
Surif M.B., Raven J.A. (1989). Exogenous inorganic carbon sources for photosynthesis in seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications. *Oecologia,* 78(1): 97-105.
Suring E., Wing S.R. (2009). Isotopic turnover rate and fractionation in multiple tissues of red rock lobster (*Jasus edwardsii*) and blue cod (*Parapercis colias*): consequences for ecological studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 370: 56-63.
Swaileh K.M., Adelung D. (1995). Effect of body size and season on the concentrations of Cu, Cd, Pb and Zn in *Diastylis rathkei* (kröyer) (Crustacea: Cumacea) from Kiel Bay, Western Baltic. *Marine Pollution Bulletin*, 31(1-3): 103-107.
Sweeting C.J., Barry J., Barnes C., Polunin N.V.C., Jennings S. (2007a). Effects of body size and environment on diet-tissue delta N-15 fractionation in fishes. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology,* 340: 1-10.
Sweeting C.J., Barry J.T., Polunin N.V.C., Jennings S. (2007b). Effects of body size and environment on diet-tissue delta C-13 fractionation in fishes. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology,* 352: 165-176.
Sweeting C.J., Polunin N.V.C., Jennings S. (2006). Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry,* 20: 595-601.

T

Tanabe S. (2002). Contamination and toxic effects of persistent endocrine disrupters in marine mammals and birds. *Marine Pollution Bulletin,* 45: 1-12.
Tannenbaum R., Fishelson L., Harpaz S. (1992). Prey odors as chemical stimulants of feeding behaviour in the Red Sea moray eel *Sidereagrisea. In: Dody R.L., Muller-Schwartz D. (Eds.), Chemical Signals in Vertebrates, Plenum Press, New York,* 383-387.
Tariq J., Jaffar M., Ashraf M., Moazzam M. (1993). Heavy metal concentrations in fish, shrimp, seaweed, sediment, and water from the Arabian Sea, Pakistan. *Marine pollution bulletin*, 26(11): 644-647.
Temara A., Warnau M., Jangoux M., Dubois P. (1997). Factors influencing the concentrations of heavy metals in the asteroid *Asterias rubens* L. (Echinodermata). *Science of the total environment*, 203(1): 51-63.
Tenore K.R., Hanson R.B., Mc Clain J., Maccubbin A.E., Hodson R.E. (1984). Changes in composition and nutritional value to a benthic deposit feeder of decomposing detritus pools. *Bulletin of Marine Science,* 35: 299-311.
Tenório M.M.B., Le Borgne R., Rodier M., Neveux J. (2005). The impact of terrigeneous inputs on the Bay of Ouinné (New Caledonia) phytoplankton communities: a spectrofluorometric and microscopic approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 64: 531-545.
Tesi T., Miserocchi S., Goni M.A., Langone L., Boldrin A., Turchetto M. (2007). Organic matter origin and distribution in suspended particulate materials and surficial sediments from the Western Adriatic Sea (Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 73: 431-446.
Tessier A., Campbell P.G.C., Bisson M. (1979). Sequential extraction procedure for the speciation of particulate trace metals. *Analytical Chemistry,* 51(7): 844-851.

Testau J.L., Conand F. (1983). Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle-Calédonie.

Thollot P. (1996). Les poissons de mangrove du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. *ORSTOM, Paris*.

Thollot P., Kulbicki M., Harmelin-Vivien M. (1999). Réseaux trophiques et fonctionnement trophodynamique de l'ichtyofaune des mangroves de Nouvelle Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series III, Sciences de la Vie*, 322(7): 607-619.

Thomas C.J., Cahoon L.B. (1993). Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 95: 19-24.

Thompson A.A., Mapstone B.D. (1997). Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series,* 154: 53-63.

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.

Thresher R.E., Colin P.L. (1986). Trophic structure, diversity and abundance of fishes of the deep reef (30-300 m) at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science,* 38(1): 253-272.

Thresher R.E., Gunn J.S. (1986). Comparative analysis of visual census techniques for highly mobile, reef-associated piscivores (Carangidae). *Environmental Biology of Fishes,* 17: 93-116.

Tibbetts I.R., Carseldine L. (2005). Trophic shifts in three subtropical Australian halfbeaks (Teleostei: Hemiramphidae). *Marine and Freshwater Research,* 56: 925-932.

Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G., Slade N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues - implications for delta C-13 analysis of diet. *Oecologia,* 57: 32-37.

Timmermans K.R., Van Hattum B., Kraak M.H.S., Davids C. (1989). Trace metals in a littoral footweb. Concentrations in organisms sediment and water. *Science of the Total Environment,* 87-88: 477-494.

Titlyanov E.A., Kivashko S.I., Titlyanova T.V., Kalita T.L., Raven J.A. (2008). $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values in reef corals *Porites lutea* and *P. cylindrica* and their epilithic and endolithic algae. *Marine Biology,* 155: 353-361.

Titlyanov E.A., Kiyashko S.I., Titlyanova T.V., Raven J.A. (2010). $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ in tissue of coral polyps and epilithic algae inhabiting damaged coral colonies under the influence of different light intensities. *Aquatic Ecology,* 44: 13-21.

Toda H., Wada E. (1990). Use of $^{15}N/^{14}N$ ratios to evaluate the food source of the mysid, *Neomysis intermedia* Czerniawsky, in a eutrophic lake in Japan. *Hydrobiologia,* 194: 85-90.

Tokeshi M. (1999). Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. *Cambridge University Press, Cambridge.*

Tsai W.L., Chen H.M., Hsieh C.H., Lin W.F., Hwang D.F. (2009). A potential methodology for differentiation of ciguatgoxin-carrying species of moray eel. *Food Control,* 20: 575-579.

Tsakovski S., Kudłak B., Simeonov V., Wolska L., Garcia G., Namieśnik J. (2012). Relationship between heavy metal distribution in sediment samples and their ecotoxicity by the use of the Hasse diagram technique. *Analytica chimica acta*, 719: 16-23.

Tu N.P.C., Agusa T., Ha N.N., Tuyen B.C., Tanabe S., Takeuchi I. (2011). Stable isotope-guided analysis of biomagnification profiles of arsenic species in a tropical mangrove ecosystem. *Marine pollution bulletin*, 63(5): 124-134.

Turner S.J. (1994). Spatial variability in the abundance of the corallivorous gastropod *Drupella cornus*. *Coral Reefs*, 13(1): 41-48.

U, V, W

Uchihashi K. (1953). Ecological study of Japanese teleosts in relation to the brain morphology. *Bulletin of Japanese Progress Fish Research Laboratory*, 2: 1-166.

Uitz J., Claustre H., Gentili B., Stramski D. (2010). Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations. *Global Biogeochemical Cycles,* 24(3): 1944-9224.

Umezawa Y., Miyajima T., Tanaka Y., Koike I., Hayashibara T. (2007). Variation in internal $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ distributions and their bulk values in the brown macroalga *Padina australis* growing in subtropical oligotrophic waters. *Journal of Phycology*, 43(3): 437-448.

Vail A.L., Manica A., Bshary R. (2013). Referential gestures in fish collaborative hunting. *Nature communications*, *4*: 1765.

Valoppi L., Petreas M., Donohoe R.M., Sullivan L., Callahan C.A. (2000). Use of PCB congener and homologue analysis in ecological risk assessment. *In: Price F.T., Brix K.V., Lane N.K. (Eds.), Environmental Toxicology and Risk Assessment: Recent Achievements in Environmental Fate and Transport, ASTM International, West Conshohocken, USA,* 9: 147-161.

Valoppi L., Petreas M., Donohoe R.M., Sullivan L., Callahan C.A. (2000). Use of PCB congener and homologue analysis in ecological risk assessment. *ASTM SPEC TECH PUBL*, (1381): 147-161.

Van de Beuque S. (1999). Evolution Géologique du domaine péri-Calédonien (Sud-Ouest Pacifique). *Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidental, Brest,* 270 p.

Vander Zanden M.J., Cabana G., Rasmussen J.B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}N$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 54: 1142-1158.

Vander Zanden M.J., Casselman J.M., Rasmussen J.B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasion in lakes. *Nature*, 401: 464-467.

Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. (1996). A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs*, 451 477.

Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. (1999). Primary consumer $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology,* 80: 1395-1404.

Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. (2001). Variation in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and oceanography*, 46(8), 2061-2066.

Vanderklift M.A., Ponsard S. (2003). Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169-182.

Vaslet A., France C., Phillips D.L., Feller I.C., Baldwin C.C. (2011). Stable-isotope analyses reveal the importance of seagrass beds as feeding areas for juveniles of the speckled worm eel *Myrophis punctatus* (Teleostei: Ophichthidae) in Florida. *Journal of Fish Biology,* 79(3): 692-706.

Vega A., Ganachaud A., Bosson J. (2005). Atlas Climatologique Satellite des Courants, Vent, Elévation et Température en surface dans la Zone Economique Exclusive de Nouvelle Calédonie. *Annexe au rapport du programme ZoNéCo : Etude et prévisions de la circulation océanique dans la ZEE de Nouvelle Calédonie : courants, upwelling le long de la pente externe de Nouvelle-Calédonie et conséquences sur les ressources naturelles. http://www.ird.nc/UR65/ROMS/Biblio/atlas.pdf*

Vermeij G.J. (1977). Patterns in crab claw size: the geography of crushing. *Systematic Biology*, 26(2): 138-151.

Vermeij M.J., van Moorselaar I., Engelhard S., Hörnlein C., Vonk S.M., Visser P.M. (2010). The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS One*, 5(12): e14312.

Vermeulen S., Sturaro N., Gobert S., Bouquegneau J.M., Lepoint G. (2011). Potential early indicators of anthropogenically derived nutrients: a multiscale stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 422.

Vinogradov M.E. (1968). Vertical distribution of oceanic zooplankton. *Nauka Publications,* 1-320.

Viso A.C., Pesando D., Bernard P., Marty J.C. (1993). Lipid components of the mediterranean seagrass *Posidonia Oceanica*. *Phytochemistry,* 34(2): 381-387.

Vivien M.L. (1973). Régime et comportement alimentaire de quelques poissons des récifs coralliens de Tuléar, Madagascar. *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, 27(4): 551-577.

Vizzini S., Mazzola A. (2003). Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Marine Biology,* 142(5): 1009-1018.

Vizzini S., Mazzola A. (2004). Stable isotope evidence for the environmental impact of a land-based fish farm in the western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin,* 49(1): 61-70.

Vizzini S., Mazzola A. (2006a). The effects of anthropogenic organic matter inputs on stable carbon and nitrogen isotopes in organisms from different trophic levels in a southern Mediterranean coastal area. *Science of the total environment,* 368(2): 723-731.

Vizzini S., Mazzola A. (2006b). Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 66(3-4): 459-467.

Vizzini S., Sarà G., Michener R.H., Mazzola A. (2002). The role and contribution of *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecologica*, 23: 277-85.

Volkman J.K., Tanoue E. (2002). Chemical and biological studies of particulate organic matter in the ocean. *Journal of oceanography*, 58(2): 265-279.

Wada E., Kadonaga T., Matsuo S. (1975). ^{15}N abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint. *Geochemical Journal, 9*: 139-148.

Wada E., Terazaki M., Kabaya Y., Nemoto T. (1987). 15N and 13C abundances in the Antartic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(5): 829-841.

Wafo E., Risoul V., Schembri T., Lagadec V., Dhermain F., Mama C., Portugal H. (2012). PCBs and DDTs in *Stenella coeruleoalba* dolphins from the French Mediterranean coastal environment (2007-2009): Current state of contamination. *Marine Pollution Bulletin*, 64(11): 2535-2541.

Wafo E., Sarrazin L., Diana C., Dhermain F., Schembri T., Lagadec V., Pecchia M., Rebouillon P. (2005). Accumulation and distribution of organochlorines (PCBs and DDTs) in various organs of *Stenella coeruleoalba* and a *Tursiops truncatus* from Mediterranean littoral environment. *Science of the Total Environment,* 348: 115-127.

Wainright S.C., Fogarty M.J., Greenfield R.C., Fry B. (1993). Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotope compositions of fish scales. *Marine Biology,* 115: 481-493.

Wainright S.C., Fuller C.M., Michener R.H., Richards R.A. (1996). Spatial variation of trophic position and growth rate of juvenile striped bass (*Morone saxatilis*) in the Delaware River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 53: 685-692.

Walker D.I., Ormond R.F.G. (1982). Coral death from sewage and phosphate pollution at Aqaba, Red Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 13(1): 21-25.

Wall F. (1921). Snakes of Ceylon. *Cottle H.R. (Ed.), Government Printer, Ceylon*, 1-581.

Wang W.L., Yeh H.W. (2003). $\delta^{13}C$ values of marine macroalgae from Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica,* 44: 107-12.

Wang W.X. (2002). Interactions of trace metal and different marine food chains. *Marine Ecology Progress Series*, 243: 295-309.

Wang W.X., Fisher N.S. (1997). Modeling the influence of body size on trace element accumulation in the mussel Mytilus edulis. *Marine Ecology Progress Series*, 161: 103-115.

Wang W.X., Fisher N.S. (1999). Delineating metal accumulation pathways for marine invertebrates. *Science of the Total Environment*, 237: 459-472.

Wang W.X., Ke C. (2002). Dominance of dietary intake of cadmium and zinc by two marine predatory gastropods. *Aquatic Toxicology,* 56: 153-165.

Wangensteen O.S., Turon X., García-Cisneros A., Recasens M., Romero J., Palacín C. (2011). A wolf in sheep's clothing: carnivory in dominant sea urchins in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series,* 441: 117-128.

Wantiez L. (1994). Réseaux trophiques de l'ichtyofaune des fonds meubles lagonaires de Nouvelle-Calédonie. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie/Life sciences,* 31(7): 847-856.
Wantiez L. (2008). Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie en 2006: état des lieux et réseau de suivi. *Revue d'écologie*, 63(1-2): 117-132.
Wantiez L., Château O., Le Mouellic S. (2006). Initial and mid-term impacts of cyclone Erica on coral reef fish communities and habitat in the South Lagoon Marine Park of New Caledonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(5): 1229-1236.
Ward N.I. (1989). Multielement contamination of British motorway environments. *In: Vernet J.P. (Ed.), Heavy Metals in the Environment, CEP Consultants Ltd, Edinburgh,* 279-282.
Ward T.J., Correll R.L., Anderson R.B. (1986). Distribution of cadmium, lead and zinc amongst the marine sediments, seagrasses and fauna, and the selection of sentinel accumulators, near a lead smelter in South Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research,* 37: 567-85.
Warlen S.M., Burke J.S. (1990). Immigration of larvae of fall/winter spawning marine fishes into a North Carolina estuary. *Estuaries*, 13(4): 453-461.
Warnau M., Biondo R., Temara A., Bouquegneau J.M., Jangoux M., Dubois P. (1998). Distribution of heavy metals in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lmk) from the Mediterranean *Posidonia oceanica* ecosystem: seasonal and geographical variations. *Journal of Sea Research,* 39: 267-280.
Warnau M., Dutrieux S., Ledent G., Rodriguez y Baena A.M., Dubois P. (2006). Heavy metals in the holothuroid *Holothuria tubulosa* (Echinodermata) from the Mediterranean *Posidonia oceanica* ecosystem: body compartment, seasonal, geographical and depth variations. *Environmental Bioindicators,* 1: 268-285.
Warnau M., Fowler S.W., Teyssié J.L. (1996). Biokinetics of selected heavy metals and radionuclides in two marine macrophytes: the seagrass *Posidonia oceanica* and the alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Environmental Research,* 41: 343-362.
Warnau M., Ledent G., Temara A., Alva V., Jangoux M., Dubois P. (1995). Allometry of heavy metal bioconcentration in the echinoid *Paracentrotus lividus*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 29(3): 393-399.
Warner G. (1982). Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. *Echinoderm nutrition. Balkema, Rotterdam*, 161-181.
Watson R.A., Carlos G.M., Samoilys M.A. (1995). Bias introduced by the non-random movement of fish in visual transect surveys. *Ecological Modelling,* 77: 205-214.
Webb S.C., Hedges R.E.M., Simpson S.J. (1998). Diet quality influences the delta C-13 and delta N-15 of locusts and their biochemical components. *Journal of Experimental Biology*, 201: 2903-2911.
Wefer G., Killingley J.S. (1986). Carbon isotopes in organic matter from a benthic alga *Halimeda incrassata* (Bermuda): effect of light intensity. *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section),* 59: 321-326.
Wells D.E., Cowan A., Christie A.E.G. (1985). Separation of organochlorine residue by absorption chromatography prior to capillary gas chromatography. *Journal of Chromatography*, 328: 372-377.
Wells R.D., Cowan J.H., Patterson W.F., Walters C.J. (2008). Effect of trawling on juvenile red snapper (*Lutjanus campechanus*) habitat selection and life history parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(11): 2399-2411.
Wessels H., Hagen W., Molis M., Wiencke C., Karsten U. (2006). Intra- and interspecific differences in palatability of Arctic macroalgae from Kongsfjorden (Spitsbergen) for two benthic sympatric invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 329: 20-33.
Wheeler A. (1978). Key to the Fishes of Northern Europe. *Warne, London.*
Wheeler A. (1985). The world encyclopedia of fishes. *London, Sydney, Macdonald,* 368 p.
White S.L., Rainbow P.S. (1982). Regulation and accumulation of copper, zinc and cadmium by the shrimp Palaemon elegans. *Marine Ecology Progress Series*.

Wilkinson C. (2004). Status of coral reefs of the world: 2004. *Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville.*

Wilkinson C. (2006). Status of coral reefs of the world: summary of threats and remedial action. *Coté I.M., Reynolds J.D. (Eds), Coral reefs Conservation, Cambridge University Press, Melbourne,* 3-39.

Wilkinson C. (2008). Status of Coral Reefs of the World: 2008. *Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville.*

Williams D.M. (1982). Patterns in the distribution of fish communities across the Central Great Barrier Reef. *Coral Reefs,* 1(1): 35-43.

Williams J.T. (1990) Phylogenetic relationships and revision of the bleniidish genus *Scartichthys*. *Smithson Contr Zool,* 492: 1-30.

Willis J.N., Sunda W.G. (1984). Relative contributions of food and water in the accumulation of zinc by two species of marine fish. *Marine Biology,* 80: 273-279.

Willis T.J. (2001). Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology,* 59(5): 1408-1411.

Willis T.J., Roberts C.D. (1996). Recolonisation and recruitment of fishes to intertidal rockpools at Wellington, New Zealand. *Environmental Biology of Fishes,* 47: 329-343.

Wilson S., Bellwood D.R., Choat J.H., Furnas M.J. (2003). Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology*, 41: 279-309.

Wilson S.K. (2000). Trophic status and feeding selectivity of blennies (Blenniidae: Salariini). *Marine Biology*, 136(3): 431-437.

Wilson S.K., Bellwood D.R. (1997). Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidei). *Marine Ecology Progress Series,* 153: 299-310.

Wolanski E., Mazda Y., King B., Gray S. (1990). Dynamics, flushing and trapping in Hinchinbrook Channel, a giant mangrove swamp, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 31: 555-580.

Wolf N., Carleton S.A., Martínez del Rio C. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology,* 23: 17-26.

Woodcock P., Edwards D., Newton R., Edwards F., Khen C., Bottrell S., Hamer K. (2012). Assessing trophic position from nitrogen isotope ratios: effective calibration against spatially varying baselines. *Naturwissenschaften,* 99: 275-283.

Woodward G., Hildrew A.G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology,* 71: 1063-1074.

Wooton J.T., Power M.E. (1993). Productivity, consumers, and the structure of a river food chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.,* 90: 1384-1387.

Wren C.D., Maccrimmon H.R. (1983). Examination of bioaccumulation and biomagnification of metals in a Precambrian shield lake. *Water, Air, and Soil Pollution,* 19: 277-291.

Wright D.A. (1977). The uptake of cadmium into the haemolymph of the shore crab *Carcinus maenas*: the relationship with copper and other divalent cations. *The Journal of Experimental Biology*, 67(1): 147-161.

Wyatt A.S.J., Waite A.M., Humphries S. (2010). Variability in isotope discrimination factors in coral reef fishes: Implications for diet and food web reconstruction. *PLoS ONE,* 5: e13682.

Wyatt A.S.J., Waite A.M., Humphries S. (2012). Stable isotope analysis reveals community-level variation in fish trophodynamics across a fringing coral reef. *Coral reefs*, 31(4): 1029-1044.

X, Y, Z

Xu Y., Wang W.X. (2002). Exposure and food chain transfer factor of Cd, Se, and Zn in a marine fish, *Lutjanus argentimaculatus*. *Marine Ecology and Progress Series,* 238: 173-186.

Yoneyama T. (1995). Nitrogen metabolism and fractionation of nitrogen isotopes in plants. *In: Wada E., Yoneyama T., Minagawa M., Ando T., Fry B.D. (Eds.), Stable Isotopes in Biosphere, Kyoto University Press, Kyoto, Japan,* 92-102.

Young D.R., Mearns A.J. (1979). Pollutant flow through food webs. Annual Report for the Year 1978. *In: Bascom W. (Ed.), Coastal Water Research Project. Southern California Coastal Water Research Project, El Segundo,* 185-202.

Young D.R., Mearns A.J., Jan T.K., Heesen T.C., Moore M.D., Eganhouse R.P., Hershelman G.P., Gossett R.W. (1980). Trophic structure and pollutant concentrations in marine ecosystems of southern California. *CalCOFI Rep. XXI,* 197-206.

Young R.F., Winn H.E. (2003). Activity patterns, diet, and shelter site use for two species of morays eels, *Gymnothorax moringa* and *Gymnothorax vicinus*, in Belize. *Copeia,* 2003(1): 44-55.

Yukihira H., Shibuno T., Hashimoto H., Gushima K. (1994). Feeding habits of moray eels (Pisces: Muraenidae) at Kuchierabu-jima. *Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University*, 33(2): 159-166.

Zakai D., Chadwick-Furman N.E. (2002). Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biological Conservation*, 105(2): 179-187.

Zayed M.A., Nour El-Dien F.A., Rabie A.A. (1994). Comparative study of seasonal variation in concentrations in River Nile sediment, fish and water by atomic absorbtion spectrometry. *Microchemical Journal,* 49: 27-35.

Zeebe R.E., Wolf-Gladrow D. (2001). CO_2 in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes. *Elsevier Oceanography Series 65, Elsevier, Amsterdam,* 346 p.

Zhang L., Wang W.X. (2006). Significance of subcellular metal distribution in prey in influencing the trophic transfer of metals in a marine fish. *Limnology and Oceanography,* 51(5): 2008-2017.

Zieman J.C., Macko S.A., Mills A.L. (1984). Role of seagrass and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bulletin of Marine Science,* 35: 380-392.

Žižek S., Horvat M., Gibičar D., Fajon V., Toman M.J. (2007). Bioaccumulation of mercury in benthic communities of a river ecosystem affected by mercury mining. *Science of the Total Environment*, 377(2): 407-415.

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

Chapitre I :

Figure 1.1 : Localisation géographique de la Nouvelle-Calédonie *(O. Château, fond de carte IFRECOR)*.
Figure 1.2 : Températures moyennes des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en été austral (gauche) et en hiver austral (droite) *(Données de la NOAA pour la période 1982-2000, IRD 2012)*.
Figure 1.3 : Salinité des eaux de surface de la Nouvelle-Calédonie en saisons chaude (à gauche) et fraîche (à droite) *(Vega et al. 2005)*.
Figure 1.4 : Circulation océanique à l'échelle du Pacifique Sud-Ouest *(Marchesiello et al. 2009)*. *Légende : en bleu le système du courant sud équatorial (SEC) avec le jet nord de Calédonie (NCJ) ; en rouge le système du courant est australien (EAC) avec le contre-courant subtropical (STCC).*
Figure 1.5 : Circulation océanique dans la région calédonienne *(Marchesiello et al. 2010)*.
Figure 1.6 : Population de la Nouvelle-Calédonie par province entre 1969 et 2009 *(INSEE-ISEE, recensements de la population 2009)*.
Figure 1.7 : Répartition de la valeur ajoutée du PIB en 2010 *(ISEE 2011)*.
Figure. 1.8 : Implantation des centres miniers et métallurgiques actifs en 2011 *(DIMENC : www.dimenc.gouv.nc)*. *Note : l'usine métallurgique de Koniambo « Koniambo Nickel SAS » a été récemment mise en route, au premier semestre 2013.*
Figure 1.9 : Les exploitations agricoles recensées en Nouvelle-Calédonie *(Bonvallot et al. 2012)*.
Figure 1.10 : Répartition des grands complexes récifaux autour de la Nouvelle-Calédonie et localisation des différents sous-ensembles récifo-lagonaires de la Grande-Terre et des îles Loyauté *(fond de carte Andréfouët et al. 2004)*.
Figure 1.11 : Carte des régions néo-calédoniennes ; A : lagon sud, B : lagon sud-ouest, C : lagon ouest, D : lagon nord-ouest, E : lagon nord, F : Récifs d'Entrecasteaux, G : lagon est, H : Ride Loyauté, J : Matthew et Hunter, L : Monts sous-marins, K : Chesterfield et Bellona *(Gabrié et al. 2008)*.
Figure 1.12 : Les poissons côtiers dans le Pacifique tropical *(Bonvallot et al. 2012, source IRD).*
Figure 1.13 : a) mine de nickel « à ciel ouvert », Tiébaghi (côte ouest), b) embouchure de la rivière koua (cote est), c) hypersédimentation après ruissellement, entre Canala et Nakety (côte est) Risques *(photos © Sébastien Mérion).*
Figure 1.14 : Sites reconnus au Patrimoine mondial de l'Unesco et localisation des aires marines protégées en Province Nord et Sud *(cartes du comité ZCO-Province-Sud et de l'Agence des aires marines protégées)*.
Figure 1.15 : Description morphologique d'une murène (Muraenidae). Détail des différences anatomiques entre les deux sous-familles a) Muraeninae et b) Uropterygiinae *(Böhlke et al. 1999)*.
Figure 1.16 : Les mâchoires pharyngiennes des murènes. A gauche, des radiographies mettant en évidence l'appareil de la mâchoire pharyngienne bien développé chez A) *Anarchias seychellensis*, B) *Gymnothorax javanicus*, C) *Uropterygius macrocephalus* et D) *Echidna nebulosa* (barre d'échelle = 1cm). A droite, une représentation schématique de la morphologie fonctionnelle des mâchoires pharyngiennes durant le transport d'une proie chez *Muraena retifera* ; 1) appareil rétracté « au repos », 2) phase de prolongation, 3) phase de contact, 4) phase de rétractation *(Mehta and Wainwright, 2007a).*
Figure 1.17 : Description morphologique d'un congre (Congridae). Détail des différences anatomiques de la tête entre les trois sous-familles A) Congrinae, B) Heterocongrinae et C) Bathymyrinae (Fiche FAO, Castle 1983).

Figure 1.18 : Description morphologique des poissons-serpents (Ophichthidae). Détail des différences anatomiques entre les deux sous-familles a) Myrophinae et b) Ophichthinae *(Smith et McCosker 1999)*.
Figure 1.19 : Critères d'identification de *Gymnothorax chilospilus (Böhlke 1999 ; Randall 2005)*.
Figure 1.20 : Morphologie générale (en haut) et anatomie interne (en bas) de *G. chilospilus (réalisation Komornicki-Magat, IRD, Bunel 2012)*.
Figure 1.21 : Otolithes (Astericus, lapillus et sagitta) de G. *chilospilus (Lepetit 2012)*.
Figure 1.22 : Comparaison de la dentition de chaque partie de la mâchoire des individus mâles (B, D, F) et femelles (A, C, E) chez *G. chilospilus*. De haut en bas : mandibule, prémaxillaire, maxillaire *(Bunel 2012)*.
Figure 1.23 : Critères d'identification de *Conger cinereus (Castle 1986 ; Smith 1999 ; Randall 1985)*.
Figure 1.24 : Critères d'identification de *Conger wilsoni (Castle 1986 ; Smith 1999 ; Randall 1985)*.
Figure 1.25 : *Conger verreauxi (photos © SeaFIC, © B. Coates).*
Figure 1.26 : Liste des espèces étudiées : (a) *Gymnothorax. albimarginatus*, (b) *G. eurostus*, (c) *G. fimbriatus*, (d) *G. margaritophorus*, (e) *G. pindae*, (f) *G. reticularis*, (g) G. undulatus, (h) *Cirrimaxilla formosa*, (i) *Scuticaria tigrina*, (j) *Uropterygius supraforatus (photos Fishbase, © Randall, © CSIRO, ©Shao).*
Figure 1.27 : Réseaux trophiques simplifiés des écosystèmes récifo-lagonaires comprenant les poissons anguilliformes. *Codification : MOP = matière organique particulaire ; MOD = matière organique dissoute ; NT = niveau trophique.*

Chapitre II :

Figure 2.1 : Le lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie, scindé en deux principales zones : le « Grand Nouméa » (lagon Sud-Ouest) et le « Grand Lagon Sud » (lagon Sud) *(fond de carte georep.nc)*.
Figure 2.2 : Localisation des sites d'échantillonnages distribués sur deux gradients côte-large : le Kuendu Beach (CO1), l'îlot Signal (IR1) et l'îlot Amédée (BR1) au sein du Grand Nouméa et l'île Ouen (CO2), l'îlot Grand Mato (IR2) et l'îlot N'Da (BR2) au sein du Grand Lagon Sud. Codification : CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières. Les étoiles indiquent les zones d'activités humaines telles que la zone industrielle de Ducos (1), l'usine de nickel la « SLN » de Nouméa (2) et l'usine « Goro-Nikel » du sud (3). Les terres émergées sont indiquées en noir, les aires grises représentant les récifs coralliens.
Figure 2.3 : Sites d'échantillonnage : a) Kuendu Beach (CO1), b) îlot Signal (IR1), c) îlot Amédée, d) île Ouen (CO2), e) îlot Grand Mato (IR2) et f) îlot N'da (BR2).
Figure 2.4 : Les deux espèces de tricots rayés de Nouvelle-Calédonie, *Laticauda saintgironsi* (gauche) et *Laticauda laticaudata* (droite) *(photos C. Goiran)*.
Figure 2.5 : Scène de chasse du tricot rayé jaune (*L. saintgironsi*) sur deux murènes (*G. fimbriatus* et *Uropterygius* sp.).
Figure 2.6 : Méthode de marquage permettant un suivi des individus selon la méthode CMR (capture-marquage-recapture) *(photos T. Chevance)*.
Figure 2.7 : Collecte des poissons anguilliformes par régurgitation forcée des tricots rayés. *L. saintgironsi* régurgitant une murène *G. chilospilus* (à gauche), *L. laticaudata* régurgitant un congre *C. cinereus* (à droite) *(photos T. Fauvel)*.
Figure 2.8 : Méthodes de mesure des paramètres morphologiques des poissons anguilliformes (exemple avec l'individu AG036, *G. chilospilus*). Les paramètres suivants ont été mesurés : la longueur de la tête au cloaque (SVL, en cm), la longueur de la queue (LQ, en cm) et le diamètre moyen (D, en mm) résultant de la moyenne entre le diamètre latéral (d1) et le diamètre dorso-ventral (d2) *(photo M. Briand)*.

Figure 2.9 : Protocole de préparation des échantillons d'eau de mer : étape de filtration de l'eau (gauche), récupération du filtre (milieu), étape de séchage à l'étuve (droite) *(photos M. Briand)*.
Figure 2.10 : Système de capture des microinvertébrés par piège lumineux. (1) ouvertures latérales (entrée d'eau), (2) filtres d'évacuation (sortie d'eau), (3) source lumineuse, (4) appât *(M. Briand)*.
Figure 2.11 : Représentation schématique d'un réseau trophique basé sur l'utilisation de deux sources de matière organique distinctes A (cercles blancs) et B (cercles noirs). Les organismes dépendant des deux sources de MO sont également représentés (cercles gris). P1 : producteurs primaires de MO, C1 : consommateurs primaires (herbivores), C2 : consommateurs secondaires (carnivores) *(d'après Darnaude 2003)*.
Figure 2.12 : Préparation des échantillons destinés aux analyses isotopiques : a) broyage de l'échantillon sur tamis en acier, b) poudre fine obtenue après broyage, c) mise en capsule de l'échantillon, d) microplaque de boulettes d'échantillons destinée aux analyses *(photos M. Briand)*.
Figure 2.13 : Procédure de décarbonatation par acidification à l'HCl 1 % des échantillons contenant des traces de carbonates et destinés aux analyses isotopiques du carbone. a) étape de décarbonatation par dégagement gazeux, b) sédimentation de la matière organique utilisée pour les analyses.

Chapitre III :

Figure 3.1 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$ minimal et maximal, ‰) des principaux producteurs et réservoirs de MO des écosystèmes récifo-lagonaires et associés de Nouvelle-Calédonie.
Figure 3.2 : Signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}N$ minimal et maximal, ‰) des principaux producteurs et réservoirs de MO des écosystèmes récifo-lagonaires et associés de Nouvelle-Calédonie.
Figure 3.3 : Importance relative de la MOP de rivière, de la MOP marine et des blooms de *Trichodesmium* spp. dans la composition isotopique de la MOP aux sites côtiers, intermédiaires et barrières du lagon. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.
Figure 3.4 : Importance relative de la MOP de rivière, de la MOP marine et des blooms de *Trichodesmium* spp. dans la composition isotopique de la MOP aux sites côtiers, intermédiaires et barrières des deux régions étudiées (Grand Nouméa et Grand Lagon Sud). Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.
Figure 3.5 : Importance relative de différentes sources dans la composition isotopique de la MOS aux sites situés sur un gradient côte-large. Codification des sources : MOP de rivière (1), MOP marine (2), bloom de *Trichodesmium* spp. (3), plantes de mangroves (4), phanérogames marines (5), turf (6), macroalgues 1 « calcaires » (7), macroalgues 2 « non calcaires et non palatables » (8), macroalgues 3 « non calcaires et palatables » (9). Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.
Figure 3.6 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des quatre types de macrophytes : Chlorophytes (6 espèces), Ochrophytes (7 espèces), Rhodophytes (3 espèces) et phanérogames marines (3 espèces). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les quatre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0.001$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes s'apparentent au premier et troisième quartile, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les points exotiques.*
Figure 3.7 : Représentation graphique des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différentes espèces de macrophytes récoltées, regroupées par groupe taxonomique (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes et phanérogames marines). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés.

Figure 3.8 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, en haut) et en azote ($\delta^{15}N$, en bas) des sources de MO : la matière organique particulaire (MOP), la matière organique sédimentaire (MOS), le turf (Turf) et les 13 autres groupes de macrophytes (Halimeda 1, Halimeda 2, Halimeda 3, Cystoseira, Padina, Sargassum 1, Sargassum 2, Turbinaria, Acanthophora, Liagora, Phanérogame 1, Phanérogame 2 et Phanérogame 3). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les quatre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,05$).

Figure 3.9: Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO : la matière organique particulaire (MOP), la matière organique sédimentaire (MOS), le turf (Turf), les Chlorophytes (Hali1, Hali2, Hali3), les Ochrophytes (Cysto, Padi, Sarg1, Sarg2 et Turbi), les Rhodophytes (Acan et Liag) et les phanérogames marines (Phan1, Phan2, Phan 3). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes de sources potentielles de MO obtenus pas les analyses ACH *(cf. Annexe 3.5)*.

Figure 3.10 : Contamination par les éléments traces des sources de matière organique (MOS, macroalgues, turf et phanérogames). Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de répartition des éléments traces dans les différentes sources de matière organique (droite) et la contribution de ces éléments pour chaque source (gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 73,8% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Zn, Cr, As, Fe et Ni pour l'axe 1 et le Co, Mn, Se et Cu pour l'axe 2.

Chapitre IV :

Figure 4.1 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différents groupes taxonomiques d'invertébrés : grands crabes (CrabG), petits crabes (CrabP), grands pagures (PagG), petits pagures (PagP), micro-crustacés (mCru), cônes (Con), cérithes (Ceri), murex (Mur), nasses (Nas), nérites (Neri), planaxides (Plan), strombes (Strom), trocas (Tro), turbos (Turb), astéries (Ast), échinides (Ech), ophiures (Oph) et annélides polychètes (Pol). Les différences significatives de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,001$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes s'apparentent au premier et troisième quartile, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les points exotiques.*

Figure 4.2 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone (δ13C, gauche) et en azote (δ15N, droite) des trois principaux groupes trophiques d'invertébrés: les organismes herbivores, omnivores/détritivores et carnivores. Les différences significativement de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,05$). *(Explications des boxplots cf. Fig.4.1)*.

Figure 4.3 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone (δ13C) et en azote (δ15N) des invertébrés : les macro-crustacés (rouge), les micro-crustacés (orange), les gastéropodes (vert), les échinodermes (violet), et les annélides polychètes (jaune). Les trois groupes trophiques (herbivores, omnivores/détritivores et carnivores) sont symbolisés sur le graphique. Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes d'invertébrés obtenus pas les analyses ACH *(cf. Tab. 4.6)*.

Figure 4.4 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différentes familles de poissons récifaux : Acanthuridae (Acan), Apogonidae (Apo), Blenniidae (Blen), Chaetodontidae (Chae), Cirrhitidae (Cirr), Labridae (Lab), Monacanthidae (Mona), Opistognathidae (Opis), Pinguipedidae (Ping), Platycephalidae (Platy), Pomacanthidae (Pomca), Pomacentridae (Poma), Pseudochromidae (Pseu), Scaridae (Scar), Scorpaenidae (Scor) et Tetraodontidae (Tetra). Les différences significatives entre valeurs moyennes des familles sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,001$) *(explication des boxplots, cf. Fig. 4.1*).

Figure 4.5 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, gauche) et en azote ($\delta^{15}N$, droite) des sept principaux groupes trophiques de poissons: les microherbivores (mH), les macroherbivores (MH), les microcarnivores (mC), les macrocarnivores (MC), les corallivores (Co), les zooplanctonophages (Zpk) et les piscivores (P). Les différences significativement de valeurs moyennes entre les groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,001$).

Figure 4.6 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des poissons : Acanthuridae (jaune), Apogonidae (rouge), Blenniidae (vert clair), Chaetodontidae (bleu clair), Cirrhitidae (bleu foncé), Labridae (violet), Moncanthidae (noir), Opistognathidae (rouge foncé), Pinguipedidae (beige), Platycephalidae (marron), Pomacanthidae (rose), Pocamentridae (orange), Pseudo (vert kaki), Scaridae (vert foncé), Scorpaenidae (gris), Tetraodontidae (bleu ciel). Les sept groupes trophiques (corallivores, microcarnivores, macrocarnivores, microherbivores, macroherbivores, piscivores, zooplanctonophages) sont symbolisés sur le graphique. Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes de poissons obtenus pas les analyses ACH.

Figure 4.7 : Contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de répartition des éléments traces dans les différents groupes (b) et sous-groupes (c) taxonomiques d'invertébrés et la contribution de ces éléments pour chaque groupe (a). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 46,1% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Cr, Co, Fe et Ni pour l'axe 1 et As, Ag, Cu et Se pour l'axe 2.

Figure 4.8 : Contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination des différents groupes trophiques (droite) et la contribution de chaque élément trace (gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 45,8% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Cr, Co, Fe et Ni pour l'axe 1 et Ag, As, Cu et Se pour l'axe 2.

Figure 4.9 : Relations entre le $\delta^{15}N$ des invertébrés et leurs concentrations en Hg (gauche) et en Zn (droite). Dans les deux cas, les corrélations effectuées sur les concentrations transformées en *log* se sont avérées significatives ($p < 0,05$, coefficients ρ étant de 0,54 et de 0,34 pour le Hg et Zn respectivement).

Figure 4.10 : Représentation graphique des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO, des invertébrés et des poissons des écosystèmes récifaux du lagon Sud de Nouvelle-Calédonie (tous sites confondus). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les rectangles pointillés symbolisent les groupes et sous-groupes obtenus pas les analyses ACH.

Chapitre V :

Figure 5.1 : Représentation relative (en %) des poissons anguilliformes des dix taxons les plus abondants.

Figure 5.2 : Répartition spatiale de la côte au large de deux espèces de poissons anguilliformes (*G. chilospilus* et *Conger* spp., à gauche) et des deux espèces prédatrices de serpents marine (*L. saintgironsi* et *L. laticaudata*, à droite). Pour chaque espèce, l'abondance relative aux sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) est présentée.

Figure 5.3 : Répartition spatiale de la côte au large de deux espèces de poissons anguilliformes, *G. undulatus* et *G. fimbriatus*. Pour chaque espèce, l'abondance relative des deux espèces dans les sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (1) et du Grand Lagon Sud (2) est présentée.

Figure 5.4 : Composition du régime alimentaire, exprimé en pourcentage numérique (%), de trois espèces de Muraenidae (*G. chilospilus*, *G. fimbriatus* et *G. eurostus*), ainsi que des Congridae et des Ophichthidae.
Figure 5.5 : Régressions linéaires entre la taille (LT, mm) des individus et le poids (Poids, g de masse humide) de leurs proies ingérées, toutes espèces d'anguilliformes confondues et chez différentes espèces (*G. chilospilus*, *G. undulatus* et *Conger* spp.).
Figure 5.6 : Comparaison de la taille moyenne des poissons (gauche) et du poids moyen du contenu stomacal (droite) chez quatre espèces de poissons anguilliformes (*G. chilospilus*, *G. fimbriatus*, *G. undulatus* et *Conger* spp.). Les différences significatives de valeurs moyennes entre groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,01$). *Les boxplots s'interprètent ainsi ; la ligne horizontale représente la médiane, les limites inférieures et supérieures des boîtes indiquent les premier et troisième quartiles, et les moustaches indiquent les valeurs extrêmes (moyenne ± 1.5 × écart interquartile) en excluant les outliers.*
Figure 5.7 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des proies « crustacés » récupérées dans les contenus stomacaux de *G. chilospilus, Conger* Ll et *Conger* Ls. Les signatures des proies identifiées comme étant des « crevettes » ou des « crabes » sont nettement discriminées par leur $\delta^{13}C$, correspondant aux valeurs obtenues pour les crustacés échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires *(cf.* IV-3.1.a*)*. La nature des crustacés « non identifiés » et des « purées » (hors « purée rose ») a donc été déterminée. *Codification : Cv = crevette ; Cb = crabe ; Po = purée orange ; Pr = purée rouge ; Pj = purée jaune ; Pm = purée marron ; Amph,..., PagP2 (cf. Annexe A).*
Figure 5.8 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des proies « poissons » identifiées dans les contenus stomacaux de trois poissons anguilliformes, la murène *G. chilospilus* et les congres *Conger* Ll et *Conger* Ls. Sont représentés sur ce graphique les signatures isotopiques des poissons issus des contenus stomacaux (CS) identifiés et « non identifiés », ainsi que les signatures des poissons échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires (*cf.* IV-3.2.a). Codification : Blenn = Blenniidae ; Lab = Labridae; Opis = Opistognathidae ; Acan1,…, Tetra (*cf. Annexe A*).
Figure 5.9 : Biplot de la composition isotopique des différentes proies récupérées dans les contenus stomacaux des poissons anguilliformes et issu de l'analyse en composantes principales (ACP). Seules deux variables (δ13C et δ15N) ont été prises en compte et les deux axes de dimensions expliquent donc 100 % de la variabilité des données. Les différences significatives entre groupes sont illustrées par les ellipses de confiance à 95 %.
Figure 5.10 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de la « purée rose » récupérée dans les contenus stomacaux de trois poissons anguilliformes, la murène *G. chilospilus* et les congres *Conger* Ll et *Conger* Ls. Les signatures isotopiques des proies de contenus stomacaux (CS) identifiées (« crabes », « crevettes », « poissons »), ainsi que celles des crustacés, des poissons et des annélides polychètes échantillonnés dans les sites récifaux-lagonaires sont représentées *(cf.* IV-3.1.a et IV-3.2.a*). Codification : Cb= crabe ; Cv = crevette; P1 = poissons 1 ; P2 = poissons 2.*
Figure 5.11 : Régressions linéaires entre les signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des prédateurs et celles de leurs proies, *G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls confondues.
Figure 5.12 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de trois poissons anguilliformes, *G. chilospilus* (Chilo), *Conger* Ll (Cong Ll) et *Conger* Ls (Cong Ls), ainsi que des proies « crustacés » (CR) et « poissons » (POI) récupérées dans leurs estomacs (CS).
Figure 5.13 : Régressions linéaires entre les signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des prédateurs et les facteurs de discrimination, toutes espèces de poissons anguilliformes confondues (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls).
Figure 5.14 : Importance relative des différentes proies issues des contenus stomacaux (crabes, crevettes, poissons 1 et poissons 2) dans la composition isotopique de *G. chilospilus*, *Conger* Ll et

Conger Ls. Les boîtes représentent 50 %, 75 % et 95 % (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens.

Figure 5.15 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des Muraenidae, Congridae et Ophichthidae. Les différences significativement de valeurs moyennes entre les trois groupes sont indiquées par des lettres (ANOVA, $p < 0,01$).

Figure 5.16 : Comparaison des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des différents poissons anguilliformes : *Conger* Ll (Cong1), *Conger* Ls (Cong2), *C. formosa* (Form), *G. albimarginatus* (Albi), *G. chilospilus* (Chilo), *G. eurostus* (Euro), *G. fimbriatus* (Fimb), *G. margaritophorus* (Marg), *G. moluccensis* (Molu), *G. pindae* (Pind), *G. reticularis* (Reti), *G. undulatus* (Undu), *S. tigrina* (Tigri), *U. macrocephalus* (Macro), *U. supraforatus* (Supra), *Uropterygius* sp1 (Uro1), *Uropterygius* sp2 (Uro2), *Muraenichthys* sp. (Murae), Ophichthidae sp1 (Oph1). Les différences significatives de valeurs moyennes sont indiquées par des lettres a, b, c et d (ANOVA, $p < 0,001$).

Figure 5.17 : Représentation graphique des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des poissons anguilliformes : *Conger* Ll (Cong1), *Conger* Ls (Cong2), *C. formosa* (Form), *G. albimarginatus* (Albi), *G. chilospilus* (Chilo), *G. eurostus* (Euro), *G. fimbriatus* (Fimb), *G. margaritophorus* (Marg), *G. moluccensis* (Molu), *G. pindae* (Pind), *G. reticularis* (Reti), *G. undulatus* (Undu), *S. tigrina* (Tigri), *U. macrocephalus* (Macro), *U. supraforatus* (Supra), *Uropterygius* sp1 (Uro1), *Uropterygius* sp2 (Uro2), *Muraenichthys* sp. (Murae), Ophichthidae sp1 (Oph1). Les écarts-types sont représentés par les barres d'erreurs en pointillés. Les cercles pointillés symbolisent les groupes (Gp) et sous-groupes de poissons obtenus pat l'analyse ACH (Annexe 5.1).

Figure 5.18 : Importance relative des différentes proies potentielles dans la composition isotopique de trois grands groupes de poissons anguilliformes. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens. *Codification : A = amphipodes ; C1 et 2 = crabes 1 et 2 ; Cv = crevettes ; I = isopodes ; P 1à3 = poissons 1 à 3 ; Po = polychètes.*

Figure 5.19 : Importance relative des différentes proies potentielles dans la composition isotopique des sous-groupes (SG) de deux des trois grands groupes de poissons anguilliformes. Les boîtes représentent 50%, 75% et 95% (du gris sombre au gris clair) des intervalles de crédibilité Bayésiens. *Codification : A = amphipodes ; C1 et 2 = crabes 1 et 2 ; Cv = crevettes ; I = isopodes ; P 1à3 = poissons 1 à 3 ; Po = polychètes.*

Figure 5.20 : Relations entre la taille moyenne (LT, mm) des différentes espèces de poissons anguilliformes et leurs signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) *(Codification des espèces, cf. Annexe A)*.

Figure 5.21 : Contamination des poissons anguilliformes par les éléments traces sur le gradient côte-large (gauche) et contribution des contaminants analysés à cette différentiation spatiale (droite) chez *G. chilospilus* (A) et *Conger* spp. (B). CO = sites côtiers ; IR = sites intermédiaires ; BR = sites barrières. Les variables contribuant le plus chez les deux espèces sont les concentrations en Cr, Cu, Fe et Ni pour le premier axe et les concentrations de Cd et de Mn pour le second axe. Les différences intersites significatives sont mises en évidence par les ellipses de confiance des barycentres à 95 %.

Chapitre VI :

Figure 6.1 : Réseaux trophiques récifo-lagonaires aboutissant aux poissons anguilliformes. Les couloirs des voies de transfert de la matière organique ont été tracés ainsi : +1 ‰ en $\delta^{13}C$ et +4,5 ‰ en $\delta^{15}N$ (ligne gauche) et +2 ‰ en $\delta^{13}C$ et +2,5 ‰ en $\delta^{15}N$ (Darnaude *et al.* 2004b, *Codification en Annexe A).*

Figure 6.2 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient général côte-large (côte « CO », intermédiaire « IR », barrière « BR »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques

des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.
Figure 6.3 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient côte-large du Grand Nouméa (côte « CO1 », intermédiaire « IR1 », barrière « BR1 »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.
Figure 6.4 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires le long du gradient côte-large du Grand Lagon Sud (côte « CO2 », intermédiaire « IR2 », barrière « BR2 »). La variabilité spatiale des signatures isotopiques des sources (So) et des poissons anguilliformes (Ag) impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux différents sites *(Codification des organismes en Annexe A)*.
Figure 6.5 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires des sites du Grand Nouméa pendant la saison chaude (SC) et fraîche (SF). La variabilité temporelle des signatures isotopiques des sources et des poissons anguilliformes impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux deux saisons *(Codification des organismes en Annexe A*).
Figure 6.6 : Structure des réseaux trophiques récifo-lagonaires des sites du Grand Lagon Sud pendant la saison chaude (SC) et fraîche (SF). La variabilité temporelle des signatures isotopiques des sources et des poissons anguilliformes impliqués dans les voies de transfert A à D est mise en évidence (rectangles) par un code couleur correspondant aux deux saisons *(Codification des organismes en Annexe A*).
Figure 6.7 : Représentation des différents groupes trophiques dans l'espace isotopique $\delta^{13}C - \delta^{15}N$ (en haut) et des aires associées à chaque surface (en bas). Dans le graphique du haut sont représentées les surfaces totales (AT, trait pointillé) couvertes par chaque groupe et l'ellipse standard (SEAc, trait plein). Dans le graphique du bas sont représentés l'aire totale (AT) associée à chaque groupe (carrés) et les intervalles de crédibilité des probabilités à 95, 75 et 50 % associés à l'aire de l'ellipse standard (points et boxplot).
Figure 6.8 : Signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des poissons anguilliformes et de certains de leurs prédateurs avérés et potentiels. Les réseaux trophiques auxquels appartiennent ces poissons ont été replacés sur la figure (voies B, C et D). Toutes les données isotopiques sont issues de prédateurs échantillonnés en Nouvelle-Calédonie (données non publiées de Letourneur *et al.* et Kulbicki *et al.*, Brischoux *et al.* 2011), à l'exception des requins (C1à C4) dont les prélèvements ont été réalisés sur la côte ouest australienne (Speed *et al.* 2012) *(Codification en Annexe A)*.

Chapitre VII :

Figure 7.1 : Relations de corrélation entre les éléments traces d'origine minière (Cr, Fe, Mn et Ni), tous compartiments confondus. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).
Figure 7.2 : Relations de corrélation entre le Co et les autres éléments traces d'origine minière (Cr, Fe, Mn et Ni), tous compartiments confondus. Les concentrations mesurées dans les producteurs primaires (ronds vides), la MOS (carrés vides) et les consommateurs (rond pleins) sont graphiquement différenciées. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

Figure 7.3 : Relations de corrélation entre les autres éléments traces (Ag, As, Cd, Cu, Hg, Pb, Se, Zn), tous compartiments confondus. La droite de régression (trait noir) et le coefficient de corrélation (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

Figure 7.4 : Concentrations moyennes en éléments traces « miniers » (Co, Cr, Mn, Ni et Fe) entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (vert foncé), par la MOS (marron) et le turf (vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues *(Codifications des organismes et concentrations en éléments traces associées en Annexe 7.5)*.

Figure 7.5 : Concentrations moyennes en éléments traces « urbains » et autres (Ag, As, Cd, Cu, Hg et Zn) entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (vert foncé), par la MOS (marron) et le turf (vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues *(Codifications des organismes et concentrations en éléments traces associées en Annexe 7.5)*.

Figure 7.6 : Relations entre le niveau trophique (NT) des organismes des réseaux trophiques récifo-lagonaires, tous compartiments confondus, et le logarithme népérien de leurs concentrations en As (gauche) et en Hg (droite). Dans les deux cas, les régressions linéaires effectuées sont significatives ($p < 0,001$).

Figure 7.7 : Distribution spatiale des éléments traces dans le lagon calédonien, le long du gradient général côte - large et entre les deux zones d'étude, le Grand Nouméa et le Grand Lagon Sud. Les cercles n'apportent qu'une indication qualitative de l'importance de la contamination.

Conclusion :

Figure 8.1 : Schéma fonctionnel des réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie incluant les poissons anguilliformes. Les principaux flux de matière organique sont qualitativement représentés par des flèches, dont la taille n'est pas représentative de leur intensité. Des flux hypothétiques non évalués dans ce travail sont également symbolisés (flèches en pointillés). Un code couleur est utilisé pour différencier les voies trophiques majeures, et l'influence de leurs sources de MO principales sur les autres réseaux ; la voie « pélagique lagonaire » (bleu), la voie benthique « récifale » (vert clair), la voie benthique « sédimentaire » (marron) et la voie benthique détritique « herbiers » (vert foncé).

MOP : matière organique particulaire ; MOS : matière organique sédimentaire. (1.1) copépodes ; (1.2) mysidacés, euphausiacés, crevettes, copépodes ; (1.3) astéries, échinides ; (1.4)Pomacanthidae, Opistognathiae, Stegastes ; (1.5) Pomacentridae, Apogonidae, Cirrhitidae ; (2.1) Monacanthidae, Chaetodontidae ; (2.2) Apogonidae, Pinguipedidae, Labridae, Pseudochromidae, Tetraodontidae, Scorpaenidae ; (3.1) strombes, trocas, planaxides, nérites, turbos ; (3.2) isopodes, crabes, pagures, polychètes, cérithes nasses, ophiures) ; (3.3) Scaridae, Blennidae, Acanthuridae ; (3.4) astéries, échinides, cônes, murex.

Figure 8.2 : Schéma fonctionnel de l'intégration et du cheminement des éléments traces dans les réseaux trophiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie incluant les poissons anguilliformes. Les principaux transferts de contaminants sont représentés par des flèches, dont la taille donne une indication qualitative de leur intensité. Des transferts hypothétiques non évalués dans ce travail sont également symbolisés (flèches en pointillés). La bioamplification (BAF) des éléments traces Hg et As dans les réseaux trophiques est rappelée. Un code couleur est utilisé pour différencier les éléments traces d'origine « minière » (Co, Cr, Fe, Mn et Ni, bleu foncé), « urbaine » (As, Hg et Zn, violet) et « agro-industrielle » (Ag, Cd, Cu, Se, Pb et V, orange) dans la voie « pélagique lagonaire » (bleu clair), la voie benthique « récifale » (vert clair), la voie benthique « sédimentaire » (marron) et la voie benthique détritique « herbiers » (vert foncé)*(Codification et numérotation en Fig. 8.1)*.

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre I :

Tableau 1.1 : Nombre d'espèces valides de poissons anguilliformes recensées par famille dans le monde et en Nouvelle-Calédonie. En gras, les trois familles principales faisant l'objet de cette étude *(Eschmeyer et Fong 2013 ; Fricke et al. 2011)*.

Chapitre II :

Tableau 2.1 : Isotopes des éléments HCNOS et leurs proportions dans la nature *(d'après Fry, 2008)*.

Chapitre III :

Tableau 3.1 : Sources de MO prélevées dans différents habitats récifaux et associés de Nouvelle-Calédonie *(cf. Annexe 3.1 pour la localisation des sites)*.

Tableau 3.2 : Sources de matière organique prélevées dans les sites récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. L'échantillonnage a été réalisé dans les sites côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR » du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF) *(cf. Fig. 2.2 pour la localisation des sites)*.

Tableau 3.3 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des principales sources de matière organique dans différents habitats récifaux de Nouvelle-Calédonie.

Tableau 3.4 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de l'ensemble des macrophytes échantillonné. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf. Annexe 3.4*), le ratio en carbone sur azote (C/N), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 3.5 : Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) de la matière organique particulaire (MOP) et de la matière organique sédimentaire (MOS). Le ratio carbone sur azote (C/N), le nombre d'échantillons (*N*) ainsi que la statistique appliquée (test τ de Student) sont indiqués.

Tableau 3.6 : Signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des sources potentielles de MO des réseaux trophiques récifo-lagonaires. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf. Annexe 3.5*) et le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 3.7 : Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique particulaire (MOP) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

Tableau 3.8 : Variabilité spatiale de la composition isotopique de la MOP (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) à différents sites côtiers du Grand Nouméa (récif frangeant et Grande Rade adjacente). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA à 1 facteur, site).

Tableau 3.9 : Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique sédimentaire (MOS) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

Tableau 3.10 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des producteurs primaires de MO (turf et macrophytes) sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zones d'étude (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS). Les différences inter-sites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA).

Tableau 3.11 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique particulaire (MOP) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Le nombre d'échantillons (N), ainsi que les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

Tableau 3.12 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) de la matière organique sédimentaire (MOS) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Le nombre d'échantillons (N), ainsi que les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

Tableau 3.13 : Résumé de la variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, ‰) des producteurs primaires (turf algal et macrophytes) entre la saison chaude « SC » et la saison fraîche « SF ». Les différences inter-saisons et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Tableau 3.14 : Concentrations moyennes en éléments traces (± écart-type) en $\mu g.g^{-1}$ poids sec des différentes sources de matière organique, tous sites confondus. La significativité de la variabilité entre les groupes (ANOVA, *p*), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 3.15 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces de la MOS. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 3.16 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces du turf algal. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc Tukey).

Tableau 3.17 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations moyennes en élément traces de *Halimeda cylindracea*. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc Tukey).

Tableau 3.18 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations moyennes en élément traces de la MOS. Les différences de concentrations entre la saison chaude « SC « et la saison fraîche « SF » ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 3.19 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations moyennes en élément traces A) du turf algal et B) de *H. opuntia*. Les différences de concentrations entre la saison chaude « SC « et la saison fraîche « SF » ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) (ANOVA).

Tableau 3.20 : Compositions isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$ en ‰) et en azote ($\delta^{15}N$ en ‰) des principaux producteurs primaires en milieu terrestre et aquatique (Ostrom et Fry 1993), et comparaison avec ceux de Nouvelle-Calédonie.

Chapitre IV :

Tableau 4.1 : Invertébrés prélevées aux sites lagonaires (récifs côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF).

Tableau 4.2 : Poissons récifaux prélevées aux sites récifaux (côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN), en été 2010. La gamme de taille des individus échantillonnés est donnée pour chaque espèce (LT, en mm).

Tableau 4.3 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des crustacés échantillonnés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf. Annexe 4.3*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Tableau 4.4 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des molllusques gatéropodes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf. Annexe 4.4*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Tableau 4.5 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) et ratio C/N (moyenne ± écart-type) des échinodermes et annélides polychètes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf. Annexe 4.5*), le groupe trophique (GT) ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Tableau 4.6 : Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des invertébrés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf.* Annexe 4.6), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Tableau 4.7 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zone d'études (Grand Nouméa « GN »

et Grand Lagon Sud « GS »). Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Tableau 4.8 : Résumé de la variabilité temporelle des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés sur le gradient général, ainsi qu'aux deux zone d'études (Grand Nouméa « GN » et Grand Lagon Sud « GS »). Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Tableau 4.9 : Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des groupes de poissons récifaux. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf.* Annexe 4.9), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

Tableau 4.10 : Résumé de la variabilité spatiale des signatures isotopiques moyennes en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des poissons récifaux de la côte au large. Les différences intersites et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA ou test de Student).

Tableau 4.11: Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type) en $\mu g.g^{-1}$ poids sec des principaux taxons d'invertébrés (crustacés, gastéropodes, échinodermes), tous sites confondus. La significativité de la variabilité inter-taxons (ANOVA, *p*) ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 4.12: Résumé de la variabilité des concentrations moyennes en élément traces au sein des crustacés, des gastéropodes et entre les sous-groupes taxonomiques, tous sites confondus. Les différences inter-taxons et leur significativité (*p*) sont indiquées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 4.13: Résumé des variations significatives des concentrations moyennes en élément traces au sein des différentes espèces de crustacés, gastéropodes et échinodermes, tous sites confondus (ANOVA, post-hoc de Tukey) (Codification : *cf. Annexe 4.13)*.

Tableau 4.14: Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type) en $\mu g.g^{-1}$ poids sec des différents groupes trophiques (herbivores, omnivores, carnivores), tous sites confondus. La significativité de la variabilité inter-groupes (ANOVA, *p*), la signature moyenne en azote ($\delta^{15}N$, ‰) ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 4.15 : Résumé des corrélations de Pearson entre les éléments traces et la position trophique ($\delta^{15}N$, ‰) des invertébrés. La relation a été testée tous sites confondus (TOT), mais également le long du gradient général aux sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR). La significativité (*p*) et le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 4.16 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces, tous invertébrés confondus et en fonction des groupes trophiques (herbivores, omnivores et carnivores). Seules les significativités des différences de concentrations sur le gradient général ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 4.17 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces du crabe *Grapsus albolineatus*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 4.18 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces de l'oursin *Echinometra mathaei*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 4.19 : Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces de la nérite *Nerita albicilla*. Les significativités des différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 4.20 : Résumé de la variabilité temporelle des concentrations en élément traces de différents invertébrés récifaux. Les significativité des différences de concentrations entre les deux saisons (fraîche : SF et chaude : SC) ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud (ANOVA, post-hoc de Tukey).

Chapitre V :

Tableau 5.1 : Poissons anguilliformes prélevées aux sites lagonaires (récifs côtiers « CO », intermédiaires « IR » et barrières « BR ») du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), à la saison chaude (SC) et à la saison fraîche (SF). La gamme de taille (LT min et max, en mm) des individus échantillonnés est donnée pour chaque espèce.

Tableau 5.2: Nombre (*N*) de poissons analysés dans les sites côtiers (CO), intermédiaires (IR) et barrières (BR) du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS). La longueur moyenne (± écart-type) (LT, mm), la position trophique (exprimé avec $\delta^{15}N$, ‰) et le contenu en lipides (Lp, %) des poissons sont donnés, avec les valeurs minimales et maximales indiquées entre parenthèses. Aucune variation de LT, $\delta^{15}N$ et Lp entre sites n'a été observée (ANOVA, $p > 0,05$).

Tableau 5.3 : Liste des poissons anguilliformes pris en compte dans l'analyse des contenus stomacaux. Pour chaque taxon, le nombre total de contenus stomacaux analysés (Nt), le coefficient de vacuité (CV) ainsi que le nombre moyen de proies par estomac (Np) sont indiqués.

Tableau 5.4 : Analyse quantitative du régime alimentaire de trois espèces de Muraenidae (*G. chilospilus*, *G. eurostus* et *G. fimbriatus*), deux Congridae (*Conger* Ll et *Conger* Ls) et des Ophichthidae. Pour chaque taxon, le nombre d'estomacs contenant un type de proie (n), le nombre d'individus pour une catégorie de proies (N), l'indice de fréquence (f) ainsi que le pourcentage numérique (Cn, en %) sont indiqués.

Tableau 5.5: Signatures isotopiques moyennes (± écart-type) en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des trois poissons anguilliformes étudiés (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls), ainsi que de leurs proies respectives. Le nombre d'échantillons (*N*) est indiqué.

Tableau 5.6: Facteurs de fractionnement moyens (± écart-type, min-max) en carbone (ΔC) et en azote (ΔN) obtenus pour les poissons anguilliformes en général (toutes espèces confondues), et pour chaque espèce étudiée (*G. chilospilus*, *Conger* Ll et *Conger* Ls). Le nombre d'échantillons (N) est indiqué.

Tableau 5.7: Signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote (± écart-type) des groupes de l'ensemble des poissons anguilliformes échantillonnés. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH, *cf.* Annexe 5.1), le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Tableau 5.8: Régressions linéaires entre la longueur totale (log(LT), mm) et la signature en azote (δ15N, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r^2, r et p) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (N) sont indiqués.

Tableau 5.9: Régressions linéaires entre la longueur totale (log(LT), mm) et la signature en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r^2, r et *p*) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (*N*) sont indiqués.

Tableau 5.10: Régressions linéaires entre la signature en carbone ($\delta^{13}C$, ‰) et en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des poissons anguilliformes. Les paramètres de régression (F, r^2, r et *p*) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (*N*) sont indiqués.

Tableau 5.11: Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) de *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANCOVA de covariable LT, post-hoc de Tukey).

Tableau 5.12 : Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) de *Gymnothorax chilospilus* et *Conger* spp. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-saisons (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANCOVA, post-hoc de Tukey).

Tableau 5.13 : Concentrations en éléments traces et en polluants organiques (moyenne ± écart-type et gamme de valeurs, en $\mu g.g^{-1}$ poids sec) mesurées dans le muscle de *G. chilospilus* et *Conger* spp., tous sites confondus.

Tableau 5.14 : Concentrations moyennes en éléments traces (± écart-type ; $\mu g.g^{-1}$ poids sec) chez *G. chilospilus* and *Conger* spp. aux différents sites d'étude. Des ANOVA ou ANCOVA et des tests de comparaisons de Tukey ont été utilisées pour les analyses spatiales.

Tableau 5.15 : Concentrations moyennes en polluants organiques (± écart-type ; $\mu g.g^{-1}$ poids sec) chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. aux différents sites d'étude. Des ANOVA ou ANCOVA et des tests de comparaisons de Tukey ont été utilisées pour les analyses spatiales.

Tableau 5.16 : Résumé des corrélations significatives entre les concentrations en contaminants (éléments traces, PCB et pesticides) et la taille (LT), la position trophique (δ15N) et le contenu en lipides (Lp) de *G. chilospilus* et *Conger* spp.

Tab. 5.17 : Tableau récapitulatif de quelques caractéristiques morphologiques et écologiques de certaines des espèces de poissons anguilliformes étudiées. La mesure de la longueur totale (LT) des poissons réalisée dans cette étude est présentée, ainsi que les données sur la taille maximale et le groupe trophique (macrocarnivore, MC ; piscivore, P) de ces espèces tirées de la littérature (en gris).

Chapitre VI :

Tableau 6.1 : Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des sources de MO récifales dans différentes régions biogéographiques.
Tableau 6.2 : Niveaux trophiques (NT) estimés des consommateurs récifaux étudiés. Pour chaque organisme, le NT a été calculé en fonction de sa voie trophique principale (A, B ou C) et à l'aide de la formule suivante : $\mathbf{NT = \lambda + (\delta^{15}N_{cs} - \delta^{15}N_{base}) / 3{,}4}$, où λ est le niveau trophique de l'organisme utilisé pour estimer $\delta^{15}N_{base}$ ($\lambda = 1$ pour les producteurs primaires, $\lambda = 2$ pour les consommateurs primaires), $\delta^{15}N_{cs}$ est la signature isotopique moyenne mesurée pour le consommateur et $\delta^{15}N_{base}$ est la signature de la « ligne de base ». Dans chaque réseau, deux types d'organismes de référence ont été choisis, soit un producteur primaire (P), soit un consommateur primaire (C) ; *Turbinaria* spp. ($\delta^{15}N$ de 2,60 ‰) et les nérites *Nerita* spp. (Nérite 3, $\delta^{15}N$ de 3,10 ‰) pour la voie trophique A, *Halimeda discoïdea* (Halimeda 2, $\delta^{15}N$ de 2,33 ‰) et le troca *Tectus niloticus* ($\delta^{15}N$ de 3,64 ‰) pour la voie trophique B, le turf algal ($\delta^{15}N$ de 2,02 ‰) et les amphipodes ($\delta^{15}N$ de 2,97 ‰) pour la voie trophique C *(cf. détail des espèces dans chaque guilde trophique en Annexe 6.1).*
Tableau 6.3 : Résumé des caractéristiques trophiques des différentes espèces de poissons anguilliformes.

Chapitre VII :

Tableau 7.1 : Comparaison des concentrations moyennes (en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les sédiments côtiers de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune). Les recommandations pour la qualité des sédiments préconisées par le NOAA (Long *et al.* 1995) et Environnement Canada (ISQG 1995) sont également mentionnées.
Tableau 7.2 : Comparaison des concentrations moyennes (en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les producteurs primaires de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune).
Tableau 7.3 : Comparaison des concentrations moyennes (en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les invertébrés de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune).
Tableau 7.4 : Comparaison des concentrations moyennes (en µg.g-1 de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans les poissons de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions géographiques (les concentrations moyennes les plus élevées sont en gras). Le niveau de contamination des sédiments de Nouvelle-Calédonie est estimé par un code couleur indiquant si la contamination est plutôt forte (rouge), modérée (orange) ou faible (jaune). Les poissons anguilliformes échantillonnés dans cette étude et à Hawaï (Miao *et al.* 2001) sont soulignés.
Tableau 7.5 : Comparaison des concentrations moyennes (± écart-type, en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « miniers » (a) et « urbains » ou autres (b), mesurées dans le muscle et le foie des poissons de Nouvelle-Calédonie Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences de concentration entre tissus (*p*) et leur significativité (*) sont indiqués (ANOVA).
Tableau 7.6 : Concentrations moyennes (en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « miniers » mesurées dans les différents compartiments des réseaux tropiques des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Les concentrations moyennes les plus élevées (rouge) et les plus faibles (jaune) sont indiquées par un code couleur.

Tableau 7.7 : Concentrations moyennes (en $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) en éléments traces « urbains » et autres mesurées dans les différents compartiments des réseaux tropiques des écosystèmes récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Les concentrations moyennes les plus élevées (rouge) et les plus faibles (jaune) sont indiquées par un code couleur.

Tableaux 7.8 : Régressions linéaires entre les concentrations en éléments traces (concentrations en log, $\mu g.g^{-1}$ de poids sec) et la signature en azote ($\delta^{15}N$, ‰) des organismes récifaux, tous compartiments confondus. Les paramètres de régression (*p*, *r* et *b*) ainsi que le nombre de d'échantillons utilisés (*N*) sont indiqués. Les régressions significatives sont en gras.

ANNEXES

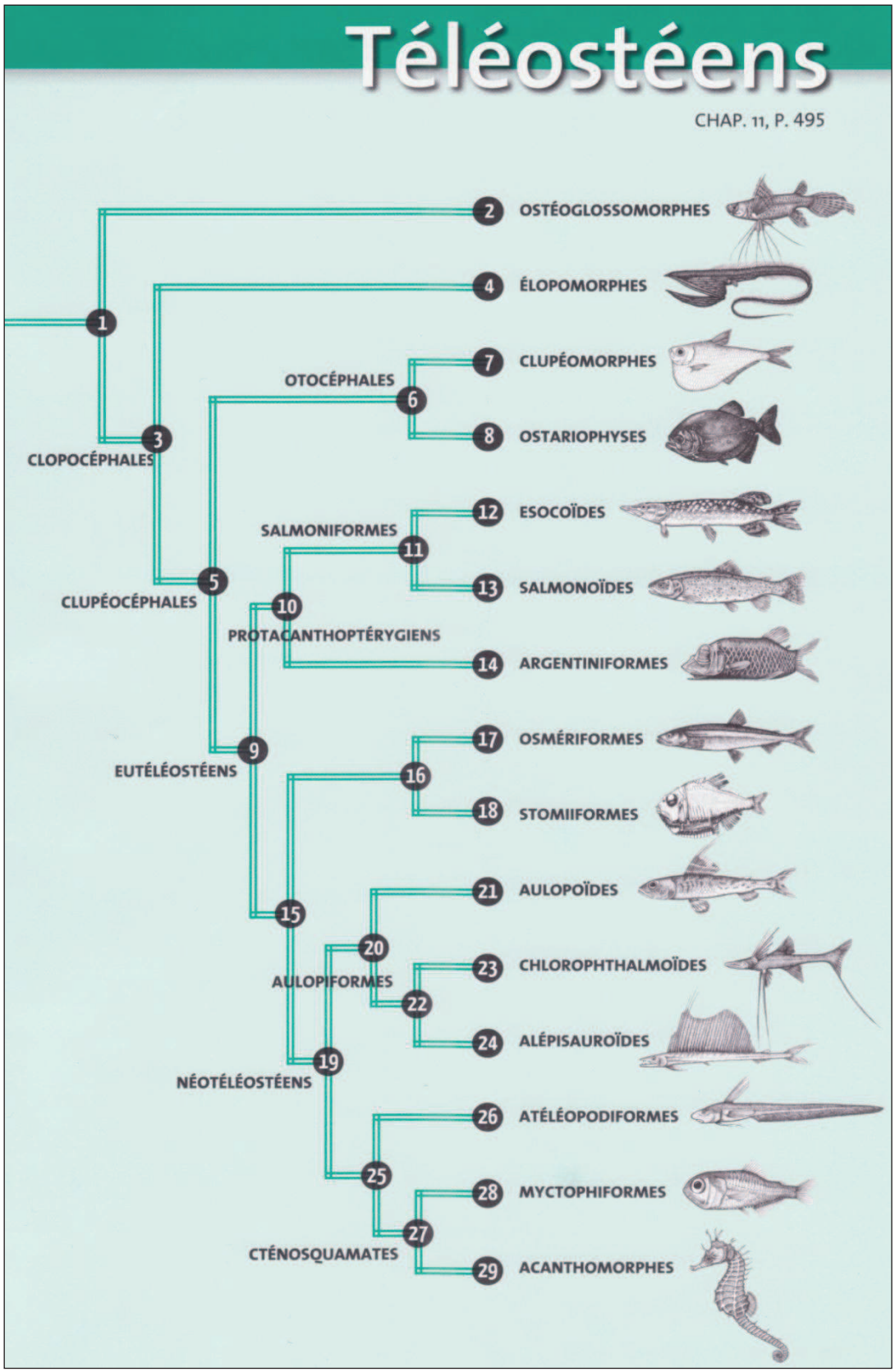
Annexe 1.1 – Diversité des espèces marines de Nouvelle-Calédonie *(Payri et Richer de Forges 2007)*.

Taxa	Families	Genera	Species	Authors
Mangroves flora	16	23	34	J. Munzinger & M. Lebigre
Foraminifera	99	226	585	J.P. Debenay & G. Gabioch
Algae & Marine angiosperms	64	191	454	C. Payri
Porifera	54	94	149	J. Hooper & M. Schlacher-Hoenlinger
Hydrozoa	16	34	109	N. Gravier-Bonnet
Actinia	2	10	13	D. Fautin
Ceriantha	2	2	5	T. Molodtsova
Antipatharia	5	8	21	T. Molodtsova
Stylasterida	1	12	49	A. Lindner
Zoantharia	3	7	11	F. Sinniger
Alcyonaria	8	20	173	L. Van Ofwegen
Gorgonacea	13	45	93	M. Grasshoff
Scleractinia	17	66	310	M. Pichon
Bryozoa	85	190	407	D. Gordon
Brachiopoda	3	3	4	A. Bitner
Phoronida	1	2	4	C. Emig
Fish parasites	28	70	130	J.L. Justine
Polychaeta	34	145	286	F. Pleijel
Mollusca	160	669	2151	V. Héros et al.
Pycnogonida	9	24	74	R. Bamber
Copepoda	45	119	313	G. Boxshall & R. Huys
Isopoda	16	54	83	N. Bruce
Ostracoda	16	47	70	L. Komicker ; R.F. Maddocks
Amphipoda	58	121	198	J. Lowry
Cirripedia	20	53	166	D. Jones
Caridea	13	70	154	T.Y. Chan & M. Mitsuhashi
Peneoidea	6	30	102	A. Crosnier
Macroura	2	7	12	T.Y. Chan
Thalassinidea	8	14	26	P. Dworschak
Galatheoidea	2	24	141	E. MacPherson
Paguroidea	4	27	90	P. MacLaughlin
Brachyura	42	268	552	P. Ng & B. Richer de Forges
Stomatopoda	9	35	62	S. Ayhong
Echinodermata	61	135	257	N. Ameziane
Tunicata	12	86	290	F. Monniot
Fish	152	596	1695	R. Fricke & M. Kulbicki
Sea-Snakes	1	7	15	I. Ineich
Sea turtles	2	3	4	J.L. d'Auzon
Sea birds	11	24	55	J. Spaggiari et al.
Sea mammals	7	18	25	C. Garrigue
TOTAL	**1107**	**3582**	**9372**	

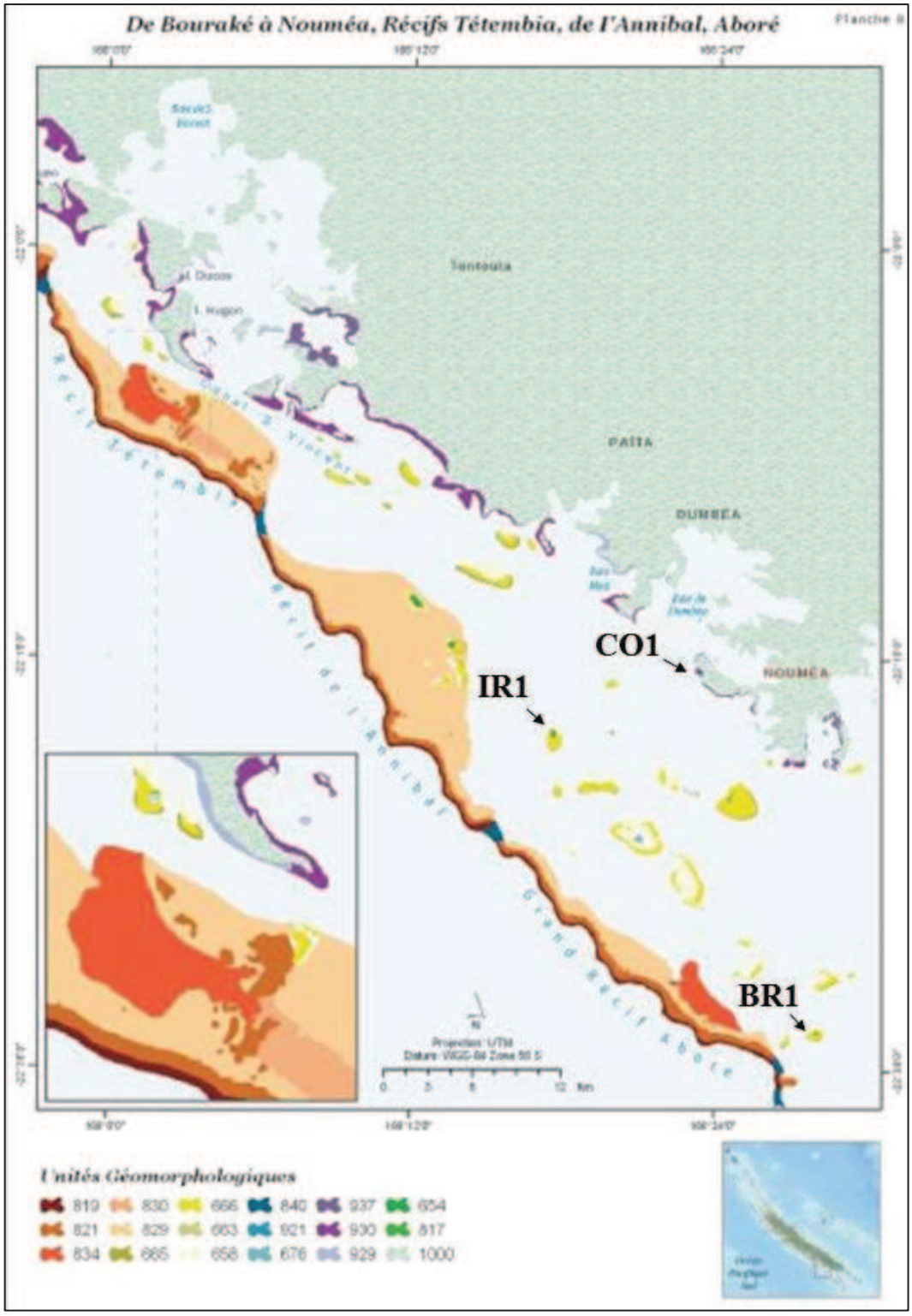
Annexe 1.2 – Diversité spécifique des principales familles de poissons coralliens de l'Indo-Pacifique et comparaison avec la Nouvelle-Calédonie. Les familles présentant une grande proportion d'espèces encore non décrites (soulignées) ou difficiles à échantillonner (*en italique*), et donc potentiellement sous-représentées dans les listes, sont indiquées. Les trois familles principales des poissons anguilliformes sont également mentionnées (en gras) *(d'après Kulbicki et al. 2011 et Fricke et al. 2011).*

Familles	Indo-Pacifique	Nouvelle-Calédonie
GOBIIDAE	681	187
LABRIDAE	347	126
POMACENTRIDAE	252	104
BLENNIIDAE	241	68
APOGONIDAE	230	85
SERRANIIDAE	219	78
SCORPAENIDAE	155	57
MURAENIDAE	128	49
SYNGNATHIDAE	120	36
OPHICHTHIDAE	107	28
TRIPTERYGIIDAE	106	31
CHAETODONTIIDAE	87	33
PSEUDOCHROMIDAE	84	17
ACANTHURIDAE	71	37
CARANGIDAE	66	34
POMACANTHIDAE	64	21
SCARIDAE	56	28
HOLOCENTRIDAE	53	29
MICRODESMIDAE	50	18
LUTJANIDAE	45	27
CONGRIDAE	32	23

Annexe 1.3 - Arbre phylogénétique des Téléostéens. Les élopomorphes (nœud 4) y sont représentés, parmi lesquels se trouve le groupe des anguilliformes *(Lecointre et Le Guyader 2013)*.

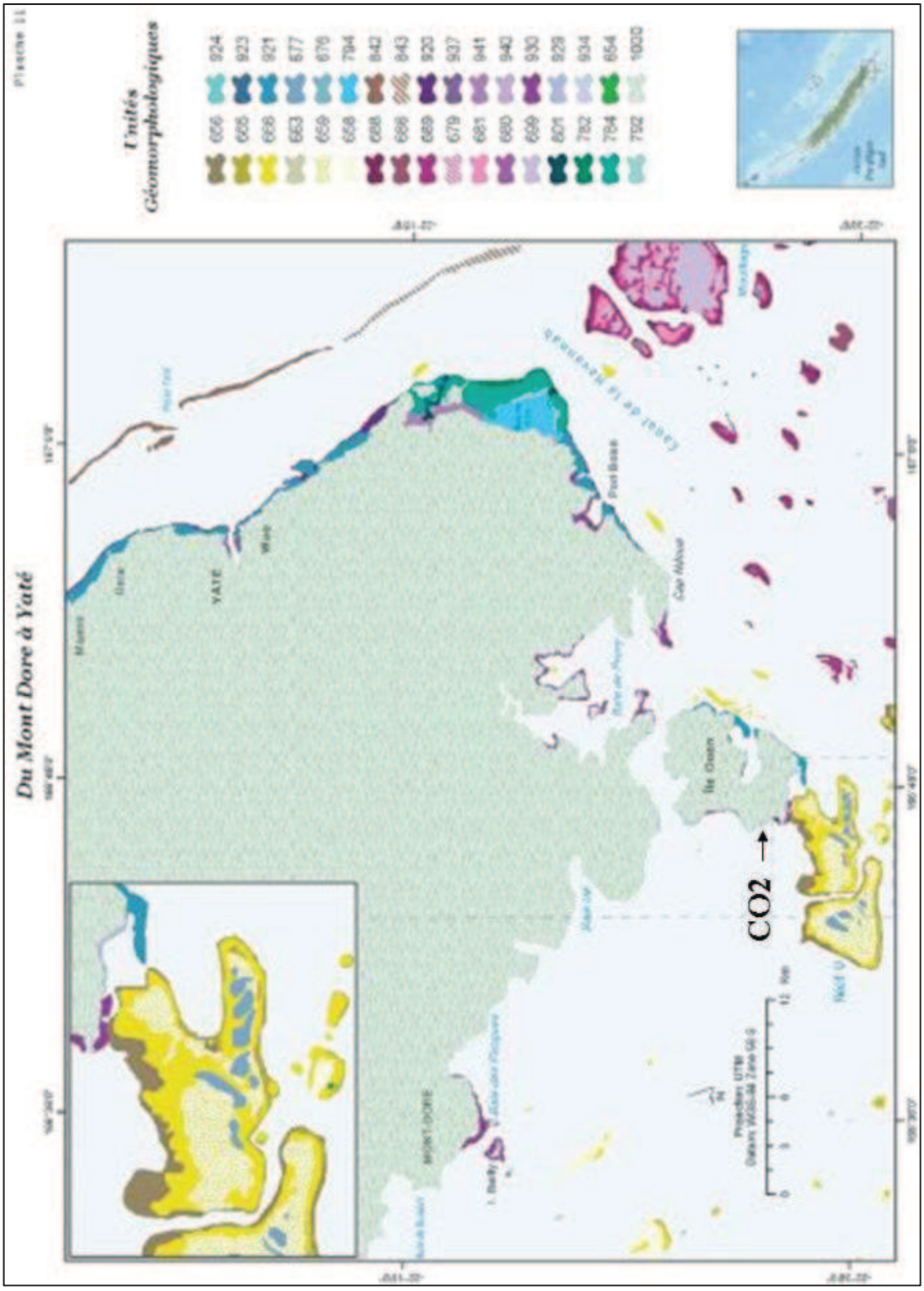


Annexe 2.1 - Planche cartographique détaillant les unités géomorphologiques présentes aux récifs de Bouraké à Nouméa (Récifs Tétembia, de l'Annibal et Aboré). Les sites du Grand Nouméa (CO1, IR1, BR1) ont été localisés *(Andréfouët et Torres-Pulliza, 2004)*.



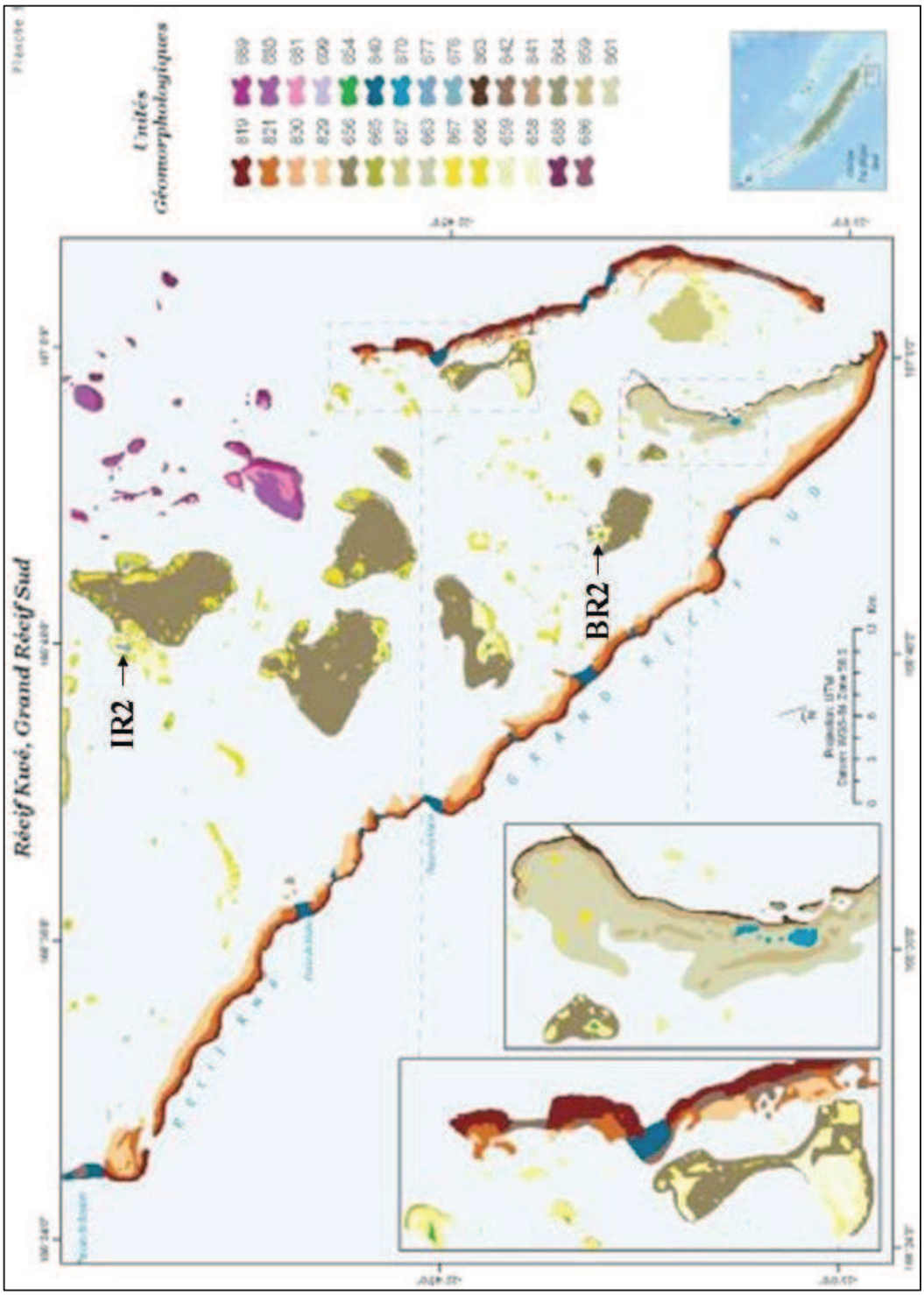
Note : UG 666 : massif corallien de lagon (platier récifal intertidal de massif corallien ; UG 930 : récif frangeant protégé de lagons (platier récifal).

Annexe 2.2 - Planche cartographique détaillant les unités géomorphologiques présentes aux récifs de du Mont Dore à Yaté. Le site côtier du Grand Lagon Sud (CO2) a été localisé *(Andréfouët et Torres-Pulliza, 2004)*.



Note : UG 930 : récif frangeant protégé de lagons (platier récifal).

Annexe 2.3 - Planche cartographique détaillant les unités géomorphologiques présentes aux Récif Kwé et aux Grand Récif Sud. Le autres site du Grand Lagon Sud (IR2 et BR2) ont été localisés *(Andréfouët et Torres-Pulliza, 2004)*.



Note : UG 658 : massif corallien de lagon (terrasse lagonaire peu profonde) ; UG 666 = massif corallien de lagon (platier récifal intertidal de massif corallien ; 656 = massif corallien de lagon (terrasse lagonaire profonde).

Annexe 2.4 – Campagne d'échantillonnage réalisée dans le cadre de ce travail de thèse. Les missions ont été effectuées aux sites du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS), en saison chaude (jaune) et en saison fraîche (bleu), de janvier 2011 à Février 2012.

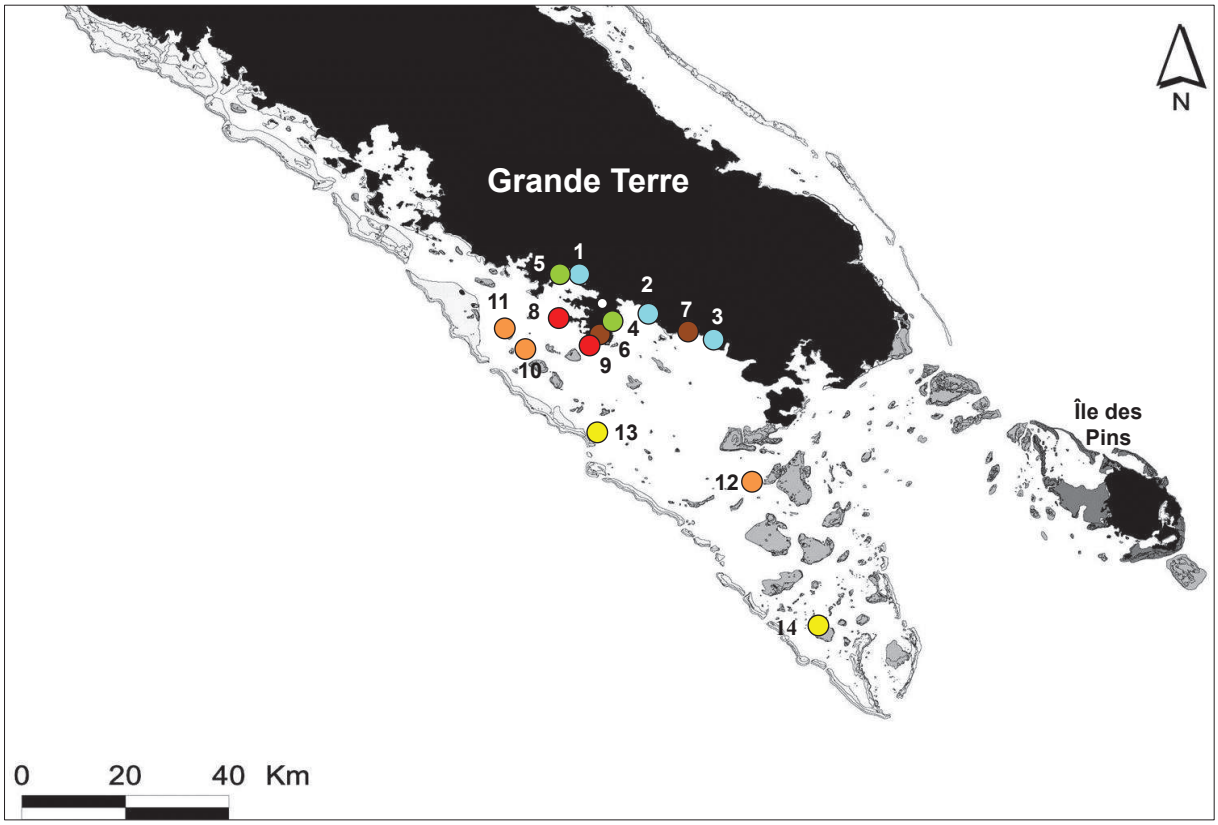
Mission	Site	Station	Date
1	GS	N'da	18.01.11 au 22.01.11
2	GN	Signal	25.01.11 au 26.01.11
3	GS	Grand Mato	06.02.11 au 09.02.11
4	GN	Amédée	12.02.11 au 15.02.11
5	GN	Signal	28.02.11 au 03.03.11
6	GN	Kuendu	14.03.11 au 29.03.11
7	GN	Amédée	15.04.11
8	GN	Signal	21.04.11 au 22.04.11
9	GS	Ouen	25.04.11 au 30.04.11
10	GS	Ouen	02.08.11 au 07.08.11
11	GN	Amédée	10.08.11 au 14.08.11
12	GS	Grand Mato	17.08.11 au 21.08.11
13	GS	N'da	29.08.11 au 01.08.11
14	GN	Kuendu	23.08.11 au 07.09.11
15	GN	Signal	12.09.11 au 15.09.11
16	GN	Signal	15.02.12 au 17.02.12
17	GN	Grande Rade	15.02.12 au 17.02.12

Annexe 2.5 – Relations allométriques utilisées pour reconstruire la taille estimée des poissons anguilliformes de cette étude. Pour chaque espèce, l'équation, les paramètres de régression (F, r² et p-value) ainsi que le nombre de spécimens utilisés (N) sont donnés. TL : taille totale, SVL : longueur de la tête au cloaque, LQ : longueur de la queue, D : diamètre moyen.

Espèce	Equation	F	r²	pvalue	*N*	Etude
G. chilospilus	Ln (TL) = 0,92*Ln(SVL) + 1,15	1258	0,93	< 0,0001	92	cette étude
	Ln (TL) = 0,97*Ln(LQ) + 0,95	2206	0,96	< 0,0001	92	cette étude
	Ln (TL) = 0,61*Ln(D) + 1,77	226,5	0,85	< 0,0001	42	cette étude
Conger spp.	Ln (TL) = 0,98*Ln(SVL) + 1,18	438,1	0,97	< 0,0001	14	cette étude
	Ln (TL) = 0,99*Ln(LQ) + 0,47	1592	0,99	< 0,0001	14	cette étude
	Ln (TL) = 0,83*Ln(D) + 1,26	293	0,96	< 0,0001	14	cette étude
G. fimbriatus	Ln (TL) = 0,91*Ln(SVL) + 1,25	406,4	0,98	< 0,0001	12	cette étude
	Ln (TL) = 1,04*Ln(LQ) + 0,38	451,6	0,98	< 0,0001	12	cette étude
	Ln (TL) = 0,75*Ln(D) + 1,34	230,3	0,97	< 0,0001	8	Brischoux *et al.* 2007
G. undulatus	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,59*Ln(D) + 1,76	55,56	0,83	< 0,0001	114	cette étude
G. eurostus	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,78*Ln(D) + 1,26	490,4	0,78	< 0,0001	143	Brischoux *et al.* 2007
G. moluccensis	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,59*Ln(D) + 1,76	55,56	0,83	< 0,0001	114	cette étude
G. margaritophorus	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,59*Ln(D) + 1,76	55,56	0,83	< 0,0001	114	cette étude
G. albimarginatus	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
G. pindae	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,59*Ln(D) + 1,76	55,56	0,83	< 0,0001	114	cette étude
G. reticularis	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,73*Ln(D) + 1,40	384	0,7	< 0,0001	163	Brischoux *et al.* 2007
Poissons-serpents	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 1,02*Ln(LQ) + 0,52	2610	0,99	< 0,0001	118	cette étude
Uropterygius	Ln (TL) = 0,93*Ln(SVL) + 1,12	2582	0,99	< 0,0001	118	cette étude
	Ln (TL) = 0,73*Ln(D) + 1,40	384	0,7	< 0,0001	163	Brischoux *et al.* 2007

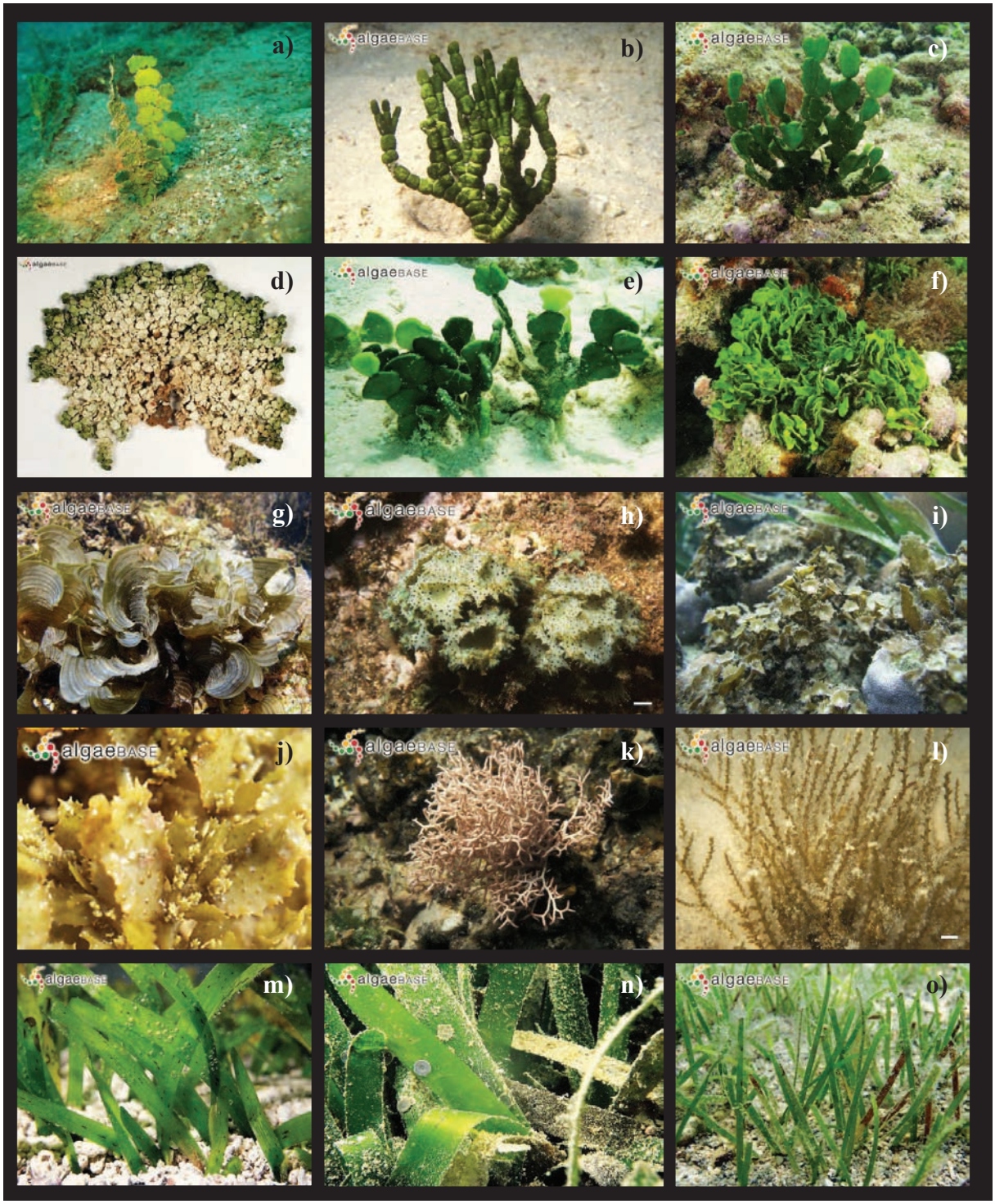
Annexe 3.1 - Localisation des sites d'échantillonnages des principales sources de matière organiques du lagon sud de Nouvelle-Calédonie. Les différents habitats récifaux et associés prospectés sont les suivants :
- des rivières (●) : Dumbéa (1), La Coulée (2) et Pirogues (3) ;
- des mangroves (●) : Ouémo (4) et Dumbéa (5) ;
- des fonds meubles (●) : Sainte-Marie (6) et Plum (7) ;
- des récifs frangeants (●) : Nouville (8) et Ricaudy (9) ;
- des récifs lagonaires intermédiaires (●) : Larégnière (10), M'ba (11) et Petit Mato (12) ;
- des récifs lagonaires barrières (●) : Amédée (13) et N'da (14).

Les terres émergées sont indiquées en noir, les aires grises représentant les récifs coralliens.



Annexe 3.2 – Illustrations des espèces de macrophytes récoltées aux sites récifaux-lagonaires.

a) *Halimeda borneensis*, **b)** *Halimeda cylindracea*, **c)** *Halimeda discoïdea*, **d)** *Halimeda heteromorpha*, **e)** *Halimeda macroloba*, **f)** *Halimeda opuntia*, **g)** *Padina australis*, **h)** *Turbinaria ornata*, **i)** *T urbinaria conoïdes*, **j)** *Sargassum cristaefolium*, **k)** *Liagora* sp., **l)** *Acanthophora* sp., **m)** *Cymodocea rotundata*, **n)** *Cymodocea serrulata*, **o)** *Halodule uninervis*. (© Algaebase)

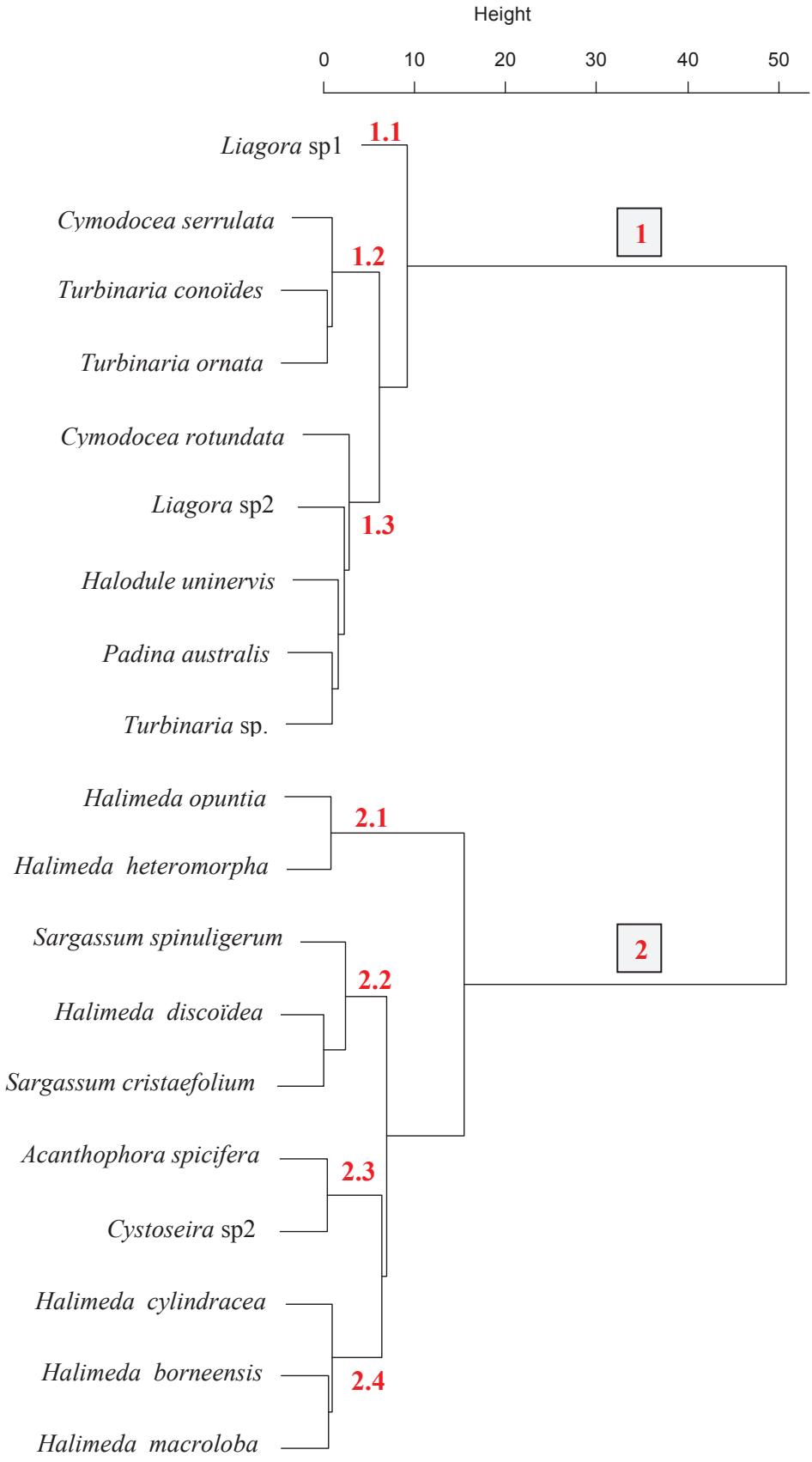


Annexe 3.3 - Diversité (générique/spécifique) et distribution des macrophytes prélevées dans les sites récifo-lagonaires.

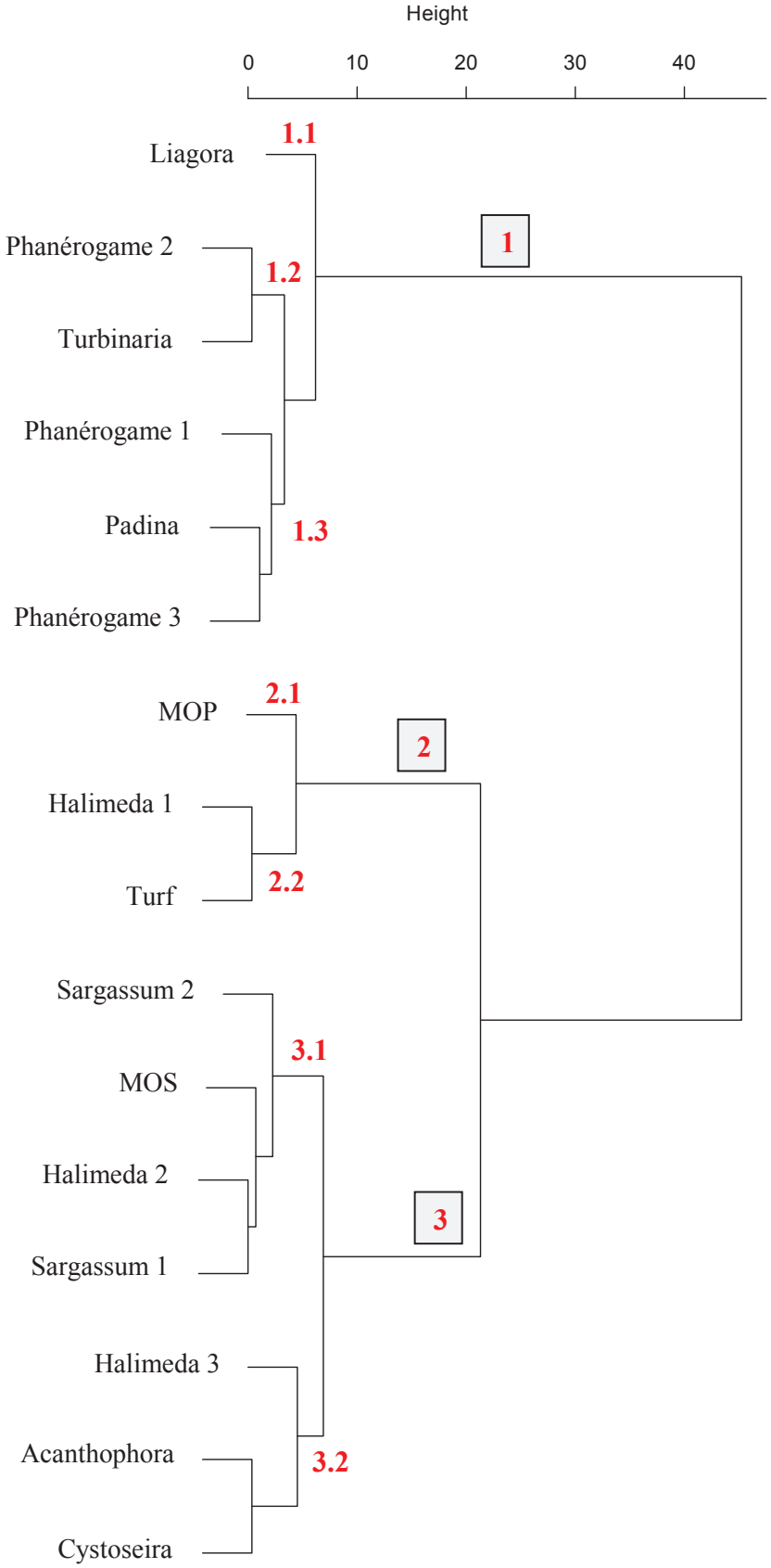
Macrophytes	diversité générique	diversité spécifique	distribution
Chlorophytes	faible (1/41)[a]	moyenne (6/19)[b]	abondante (6/6)[c]
Ochrophytes	moyenne (4/28)	faible (7/38)	moyenne (5/6)
Rhodophytes	faible (2/118)	moyenne (3/8)	faible (2/6)
Magnoliophytes	moyenne (2/6)	forte (3/4)	moyenne (3/6)

Note : [a] nombre de genre échantillonnées / nombre de genre recensées en NC ;
[b] nombre d'espèces échantillonnées / nombre d'espèces recensées en NC (pour les genres considérés) ;
[c] nombre de sites répertoriant ces espèces / nombre de sites échantillonnés
données de recensement en Nouvelle-Calédonie issues de Payri et Richer de Forges 2007.

Annexe 3.4 – Dendrogramme des espèces de macrophytes (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes et Magnoliophytes) obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 3.5 - Dendrogramme des sources potentielles de MO des écosystèmes récifo-lagonaires (réservoirs et producteurs primaires) obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 3.6 – Variabilité spatio-temporelle des sources de MO. Résultats des ANOVA à trois facteurs (zone x site x saison) réalisées pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$.

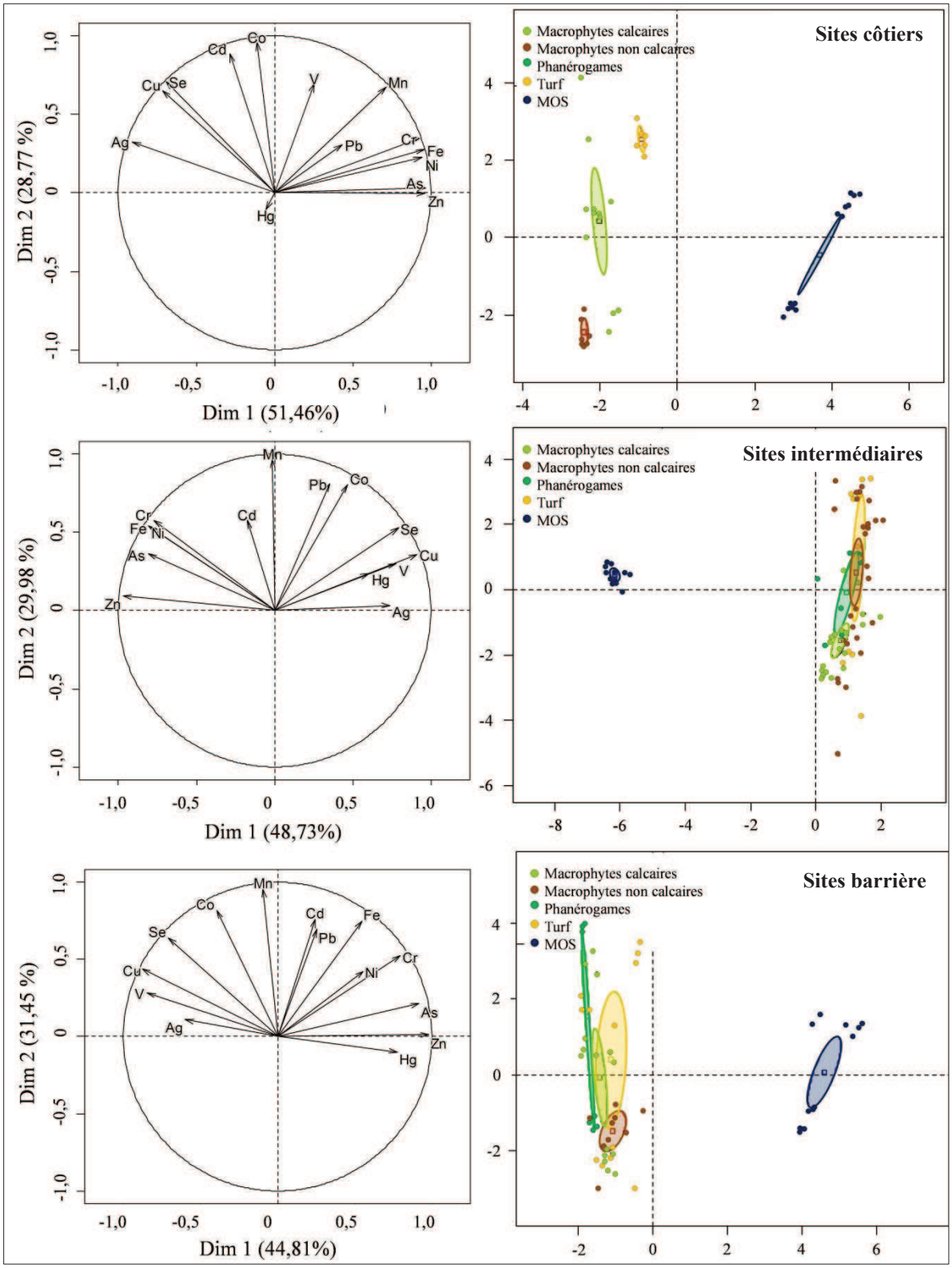
Sources	Facteurs	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
Réservoirs de MO			
POM	*site*	***	***
	saison	***	ns
	site x saison	ns	ns
	zone x site	***	*
	zone x site x saison	***	*
SOM	*site*	***	***
	saison	***	ns
	site x saison	***	*
	zone x site	***	***
	zone x site x saison	ns	ns
Producteurs			
Turf	*site*	ns	***
	saison	**	***
	site x saison	***	***
	zone x site	ns	***
	zone x site x saison	*	***
Halimeda borneensis	*site*	***	***
	saison	ns	*
Halimeda cylindracea	*site*	***	ns
	saison	**	**
	site x saison	***	ns
	zone x site	**	***
Halimeda opuntia	*site*	*	***
	saison	*	ns
	site x saison	***	**
	zone x site	ns	***
Halimeda discoïdea	*site*	***	***
	saison	**	***
Cymodocea serrulata	*site*	**	ns
Halodule uninervis	*site*	ns	***
	saison	*	**
	site x saison	ns	ns
Padina australis	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
Turbinaria conoïdes	*site*	*	ns
Turbinaria ornata	*site*	ns	ns

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 3.7 – Concentrations en élément traces (moyenne ± écart-type) des différents producteurs primaires, tous sites confondus. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences interspécifiques et leur significativité (*p*) sont indiqués (ANOVA).

Eléments traces	**Turf** (Tf)	***Halimeda opuntia*** (Hopu)	***Halimeda cylindracea*** (Hcyl)	***Sargassum spinulligerum*** (Sspi)	***Sargassum cristaefolium*** (Scri)	***Turbinaria conoïdes*** (Tcon)	***Turbinaria ornata*** (Torn)	***Turbinaria sp.*** (Turbi)	***Padina australis*** (Padi)	***Halodule uninervis*** (Huni)
Ag	7,49 (6,39)	6,64 (5,32)	11,97 (9,64)	21,24 (13,31)	6,17 (0,24)	15,77 (12,46)	12,45 (12,05)	9,54 (8,96)	6,17 (2,43)	11,5 (12,44)
As	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	< *dl*	0,3 (0,18)	< *dl*
Cd	1,44 (1,26)	0,89 (0,43)	1,47 (2,27)	0,7 (0,26)	0,92 (0,08)	0,78 (0,23)	0,49 (0,19)	0,47 (0,28)	0,86 (0,28)	1,35 (1,77)
Co	9,72 (8,18)	5,25 (5,59)	8,97 (21,28)	3,31 (2,18)	13,46 (3,67)	1,22 (1,59)	1 (0,77)	0,25 (0,18)	8,62 (6,46)	18,9 (30,78)
Cr	1,11 (1,01)	0,6 (0,46)	0,47 (0,65)	0,65 (0,34)	0,85 (0,14)	0,64 (0,51)	0,21 (0,04)	0,22 (0,11)	0,95 (0,72)	0,57 (0,22)
Cu	654,20 (720,83)	263,81 (326,17)	611,17 (1609,69)	172,9 (110,09)	619,68 (167,97)	28,34 (14,50)	49,66 (38,01)	14,7 (8,95)	344 (250,26)	1091,62 (1667,79)
Fe	30 (36,48)	9,1 (6,26)	12,9 (19,43)	20,8 (22,11)	20 (6,73)	4,9 (0,86)	4 (0,45)	4,4 (0,77)	15,6 (7,05)	18,8 (23,29)
Hg	0,014 (0,013)	0,002 (0,001)	0,002 (0,001)	0,004 (0,001)	0,006 (0,001)	0,004 (0,001)	0,008 (0,002)	0,007 (0,001)	0,007 (0,006)	0,004 (0,001)
Mn	17,76 (19,55)	6,33 (5,86)	10,08 (21,73)	6,18 (4,69)	20,79 (4,59)	1,62 (0,59)	1,3 (0,65)	2,21 (2,11)	12,43 (8,27)	18 (26,00)
Ni	1,18 (1,96)	0,18 (0,25)	0,07 (0,04)	0,13 (0,08)	0,19 (0,05)	0,74 (0,75)	0,1 (0,07)	0,05 (0,01)	0,21 (0,12)	0,36 (0,33)
Pb	0,24 (0,19)	0,14 (0,14)	0,1 (0,13)	0,16 (0,07)	0,34 (0,13)	0,03 (0,01)	0,07 (0,05)	0,04 (0,01)	0,32 (0,19)	0,14 (0,10)
Se	6,88 (6,74)	3,74 (4,53)	8,36 (19,19)	6,37 (6,90)	9,75 (1,04)	1,1 (0,40)	0,81 (0,57)	1,25 (0,68)	6,5 (4,27)	4,94 (5,29)
V	14,77 (13,99)	6,8 (3,91)	7,66 (3,99)	20,19 (13,63)	8,46 (2,79)	8,65 (1,97)	6,78 (3,20)	5,98 (2,94)	11,79 (7,69)	13,52 (4,66)
N	*30*	*27*	*21*	*9*	*3*	*6*	*9*	*6*	*12*	*12*

Annexe 3.8 – Contamination par les éléments traces des sources de matière organique (MOS, macroalgues, turf et phanérogames) le long du gradient général. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination par les éléments traces des différentes sources de matière organique (graphique droit) et la contribution de ces éléments pour chaque source (graphique gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 80,2 %, 78,7 % et 71,1 % de la variabilité des données au cites côtiers, intermédiaires et barrières respectivement.

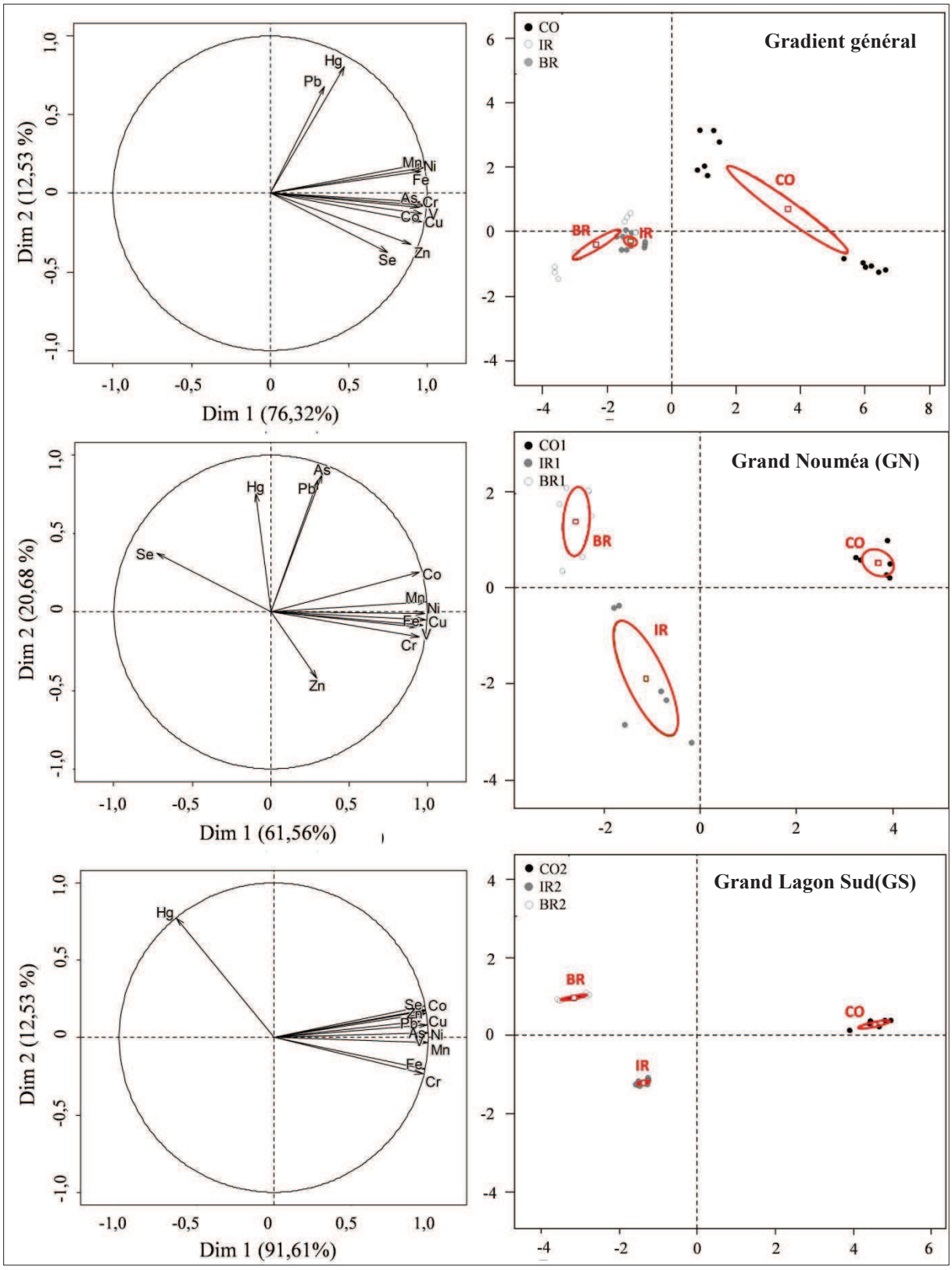


Annexe 3.9 – Variabilité spatio-temporelle des concentrations en éléments traces mesurés dans les sources de MO. Résultats des ANOVA à trois facteurs (zone x site x saison) réalisées pour les 14 éléments traces.

SOURCE	Facteur	Ag	As	Cd	Co	Cr	Cu	Fe	Hg	Mn	Ni	Pb	Se	V	Zn
SOM	*site*		***		***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	saison		ns		ns	**	*	**	***	**	ns	ns	ns	***	ns
	site x saison		*		*	ns	*	**	***	*	ns	ns	ns	ns	ns
	zone x site		***		***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	zone x site x saison		*		*	ns	***	ns	***	*	ns	***	ns	***	ns
Turf	*site*	***	ns	**	ns	***	ns	***	***	***	***	*	**	**	
	saison	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	**	ns	ns	
	site x saison	***	***	ns	ns	***	ns	**	***	ns	***	***	***	***	
	zone x site	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	**	ns	
	zone x site x saison	***	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	***	ns	ns	**	
Halimeda opuntia	*site*	**		***	***	***	***	***	*	***	***	***	***	**	
	saison	***		***	***	***	***	ns	ns	*	ns	ns	***	ns	
	site x saison	***		***	***	***	***	*	***	***	***	ns	***	ns	
	zone x site	*		***	***	***	***	***	ns	**	***	***	**	ns	
Halimeda cylindracea	*site*	***	ns	***	***	***	***	***	ns	***	**	***	***	ns	
	saison	ns	**	*	***	ns	***	ns	ns	***	ns	ns	***	ns	
	site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	**	***	ns	**	ns	ns	ns	*	
	zone x site	ns	***	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	***	
Padina australis	*site*	ns	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	
	saison	ns	***	**	*	***	**	ns	ns	ns	***	ns	*	**	
	zone x site	***	*	ns	***	***	**	***	***	***	***	***	***	ns	

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 3.10 - Variabilité spatiale de la contamination par les éléments traces de la MOS. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination par les éléments traces de la MOS entre les sites (graphique droit) et la contribution de ces éléments à chacun des sites (graphique gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 88,8 %, 82,2 % et 98,7 % de la variabilité des données du gradient général, du GN et du GS respectivement.



Annexe 3.11 – Concentrations en élément traces (moyenne ± écart-type) de la matière organique sédimentaire (MOS) aux différents sites récifo-lagonaires du gradient général et dans les deux zones d'étude (GN et GS). Le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	Gradient général			Gradient GN			Gradient GS		
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
As	10,94 (9,39)	1,03 (0,40)	1,33 (0,86)	2,42 (0,25)	1,05 (0,58)	2,06 (0,61)	19,46 (4,44)	1,01 (0,12)	0,61 (0,07)
Co	5,11 (4,49)	0,45 (0,02)	0,42 (0,01)	0,90 (0,06)	0,43 (0,02)	0,43 (0,01)	9,33 (1,33)	0,47 (0,01)	0,41 (0,01)
Cr	26,75 (22,18)	7,10 (1,58)	3,47 (1,39)	7,77 (0,60)	5,80 (0,41)	4,74 (0,45)	45,72 (14,77)	8,39 (1,15)	2,20 (0,46)
Cu	6,59 (7,25)	0,17 (0,02)	0,12 (0,02)	0,51 (0,07)	0,16 (0,02)	0,10 (0,01)	12,68 (5,17)	0,18 (0,02)	0,13 (0,02)
Fe	84823 (7870)	230 (29)	56 (48)	1110 (68)	249 (25)	101 (6)	15856 (2408)	212 (20)	10 (2)
Hg	0,013 (0,018)	0,001 (0,0002)	0,0004 (0,0001)	0,024 (0,021)	0,001 (0,0001)	0,0004 (0,0001)	0,002 (0,0001)	0,001 (0,0003)	0,0003 (0,0001)
Mn	97,42 (68,76)	5,66 (0,80)	2,92 (1,29)	32,49 (3,78)	5,92 (1,07)	4,14 (0,28)	162,34 (16,48)	5,40 (0,32)	1,70 (0,16)
Ni	25,38 (14,57)	2,38 (0,26)	1,21 (0,19)	12,13 (1,15)	2,59 (0,22)	1,35 (0,14)	38,62 (6,70)	2,18 (0,10)	1,08 (0,11)
Pb	0,42 (0,28)	0,05 (0,02)	0,37 (0,40)	0,69 (0,04)	0,06 (0,02)	0,71 (0,29)	0,15 (0,02)	0,04 (0,01)	0,03 (0,01)
Se	0,15 (0,06)	0,10 (0,03)	0,11 (0,03)	< *dl*	0,11 (0,04)	0,13 (0,01)	0,21 (0,02)	< *dl*	< *dl*
V	25,33 (24,49)	1,20 (0,36)	0,67 (0,32)	2,69 (0,23)	1,37 (0,45)	0,95 (0,19)	47,98 (9,42)	1,03 (0,11)	0,40 (0,05)
Zn	9,12 (5,58)	3,92 (1,35)	< *dl*	4,07 (0,98)	4,28 (1,92)	< *dl*	14,17 (2,55)	< *dl*	< *dl*
N	*12*	*12*	*12*	*6*	*6*	*6*	*6*	*6*	*6*

Note : CO : sites côtiers, IR : sites intermédiaires et BR : sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Lagon Sud (2).

Annexe 3.12 – Concentrations en élément traces (moyenne ± écart-type) du turf aux différents sites récifo-lagonaires du gradient général et dans les deux zones d'étude (GN et GS). Le nombre d'échantillons (*N*) sont indiqués.

Eléments traces	Gradient général			Gradient GN				Gradient GS	
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Ag	7,02 (1,25)	8,03 (6,00)	7,18 (8,38)	7,02 (1,25)	7,24 (0,85)	4,24 (0,34)	/	8,83 (8,78)	10,13 (11,56)
Cd	3,67 (0,52)	1,01 (0,43)	0,76 (0,66)	3,67 (0,52)	1,32 (0,20)	1,26 (0,39)	/	0,71 (0,39)	0,25 (0,43)
Co	18,53 (6,86)	6,57 (4,37)	8,47 (9,01)	18,53 (6,86)	10,12 (1,07)	15,22 (8,06)	/	3,02 (3,27)	1,72 (2,08)
Cr	2,70 (0,48)	0,63 (0,42)	0,81 (0,83)	2,70 (0,48)	0,94 (0,30)	1,24 (0,97)	/	0,32 (0,26)	0,37 (0,36)
Cu	1766 (749)	352 (256)	401 (452)	1766 (749)	578 (67)	726 (422)	/	125 (131)	75 (134)
Fe	99,29 (14,50)	13,71 (8,74)	11,76 (8,06)	99,29 (14,50)	21,76 (2,29)	18,46 (5,74)	/	5,65 (2,71)	5,06 (1,52)
Hg	0,031 (0,022)	0,008 (0,004)	0,012 (0,004)	0,031 (0,022)	0,009 (0,005)	0,012 (0,005)	/	0,008 (0,001)	0,013 (0,002)
Mn	48,55 (20,60)	11,68 (9,49)	8,44 (8,50)	48,55 (20,60)	20,45 (2,46)	15,27 (6,56)	/	2,90 (2,67)	1,61 (2,01)
Ni	2,36 (0,46)	0,18 (0,13)	1,60 (2,82)	2,36 (0,46)	30,00 (0,03)	3,14 (3,43)	/	0,06 (0,04)	0,06 (0,03)
Pb	0,40 (0,08)	0,23 (0,17)	0,18 (0,21)	0,40 (0,08)	0,38 (0,05)	0,28 (0,26)	/	0,08 (0,05)	0,08 (0,07)
Se	9,60 (1,89)	8,59 (9,40)	3,80 (3,52)	9,60 (1,89)	15,93 (8,03)	6,48 (3,13)	/	1,25 (0,64)	1,13 (0,57)
V	30,76 (7,27)	12,13 (15,58)	9,42 (8,42)	30,76 (7,27)	18,95 (20,27)	15,20 (8,70)	/	5,31 (3,45)	3,64 (0,59)
N	*6*	*12*	*12*	*6*	*6*	*6*	*0*	*6*	*6*

Note : CO : sites côtiers, IR : sites intermédiaires et BR : sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Lagon Sud (2).

Annexe 3.13 – Variabilité spatiale des concentrations en élément traces de différentes macrophytes. Les différences de concentrations sur le gradient général, au Grand Nouméa (GN) et au Grand Lagon Sud (GS), ainsi qu'entre les sites des deux zones ont été testées (ANOVA, post-hoc Tukey).

Halimeda opuntia				
Eléments traces	**Gradient général**	**Gradient GN**	**Gradient GS**	**GN *vs.* GS**
Ag	IR > CO = BR *	ns	IR2 > BR2 **	IR1 > IR2 *
As	/	/	/	/
Cd	CO > IR = BR ***	IR1 < CO1 < BR1 *	CO2 > IR2 > BR2 ***	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 *** / BR1 > BR2 ***
Co	CO = BR > IR ***	CO1 = IR1 < BR1 ***	CO2 > BR2 > IR2 *	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 *
Cr	CO > BR > IR **	ns	ns	ns
Cu	CO > BR > IR ***	BR1 > CO1 > IR1 ***	CO2 > BR2 > IR2 ***	CO1 < CO2 *** / BR1 > BR2 **
Fe	IR > CO = BR ***	BR1 > CO1 > IR1 ***	CO2 > BR2 > IR2 ***	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 *** / BR1 > BR2 **
Hg	CO > BR *	ns	ns	ns
Mn	IR < CO = BR ***	IR1 < CO1 = BR1 *	CO2 > BR2 > IR2 *	CO1 < CO2 ***
Ni	BR > CO > IR *	CO1 > IR1 > BR1 ***	IR2 < CO2 = BR2 ***	BR1 < BR2 ***
Pb	CO = IR < BR **	CO1 = IR1 > BR1 **	CO2 = IR2 < BR2 ***	BR1 < BR2 ***
Se	BR > IR > CO **	CO1 < IR1 < BR1 *	CO2 = IR2 < BR2 *	CO1 < CO2 *** / IR1 < IR2 *** / BR1 < BR2 **
V	CO = IR < BR **	ns	ns	ns

Halimeda cylindracea				
Eléments traces	**Gradient général**	**Gradient GN**	**Gradient GS**	**GN *vs.* GS**
Ag	BR < CO < IR **	ns	ns	ns
Cd	BR < IR < CO *	BR1 < IR1 ***	BR2 < CO2 < IR2 *	BR1 < BR2 ***
Co	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Cr	BR = IR < CO **	ns	ns	ns
Cu	BR < IR < CO **	ns	ns	ns
Fe	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns

Hg	ns	ns	ns	ns
Mn	BR = IR < CO ***	ns	ns	ns
Ni	BR = IR < CO *	ns	ns	ns
Pb	BR = IR < CO **	ns	ns	ns
Se	BR < IR < CO **	ns	BR2 < IR2 < CO2 **	ns
V	ns	ns	BR2 < CO2 = IR2 *	IR1 < IR2 **

Padina australis				
Eléments traces	**Gradient général**	**Gradient GN**	**Gradient GS**	**GN *vs.* GS**
Ag	ns	/	ns	IR1 > IR2 ***
As	/	/	/	/
Cd	ns	/	ns	ns
Co	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	ns
Cr	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	IR1 < IR2 *
Cu	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 **	ns
Fe	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	ns
Hg	CO > IR ***	/	CO2 > IR2 ***	IR1 < IR2 **
Mn	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	IR1 < IR2 **
Ni	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	ns
Pb	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	IR1 < IR2 ***
Se	CO < IR ***	/	CO2 < IR2 ***	ns
V	CO < IR *	/	ns	ns

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 3.14 – Variabilité temporelle des concentrations en élément traces de la macrophyte *Halimeda cylindracea*. Les différences de concentrations entre les deux saisons ont été testées aux sites du gradient général, du Grand Nouméa (GN) et du Grand Lagon Sud (GS) (post-hoc ANOVA).

	H. cylindracea								
Eléments traces	**Gradient général**			**Gradient GN**			**Gradient GS**		
	CO	IR	BR	CO1	IR1	BR1	CO2	IR2	BR2
Ag	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
As	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Cd	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Co	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Cr	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Cu	SF < SC ***	ns	/	/	/	/	SF < SC ***	ns	/
Fe	SF < SC *	ns	/	/	/	/	SF < SC *	ns	/
Hg	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Mn	SF < SC ***	ns	/	/	/	/	SF < SC ***	ns	/
Ni	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Pb	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Se	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
V	ns	ns	/	/	/	/	ns	ns	/
Zn	/	/	/	/	/	/	/	/	/

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 3.15– Comparaison des signatures isotopique de la MOP et de la MOS aux sites lagonaires de la côte au large. Le τ et la significativité (p) du test réalisé sont indiqués (test de Student).

Sites	τ	p
Mangrove	-1.47	**0,18**
Fonds meubles (côtiers)	-2.95	0,02
récifs frangeant	-1.48	**0,19**
récifs intermédiaires	-5,77	0,0006
récifs barrières	-11,33	<0,0001

Annexe 3.16 – Signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) et en azote ($\delta^{15}N$) des producteurs primaires benthiques (Chlorophytes, Ochrophytes, Rhodophytes, Magnoliophytes et turf) étudiés dans différentes régions biogéographiques.

	Source	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	Région biogéographique		Environnement		référence
	Halimeda borneensis	**-13,27 (1,36)**	**0,73 (1,17)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda cylindracea	**-13,84 (2,34)**	**0,17 (1,61)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda discoïdea	**-13,95 (3,68)**	**2,33 (1,29)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda heteromorpha	**-17,85 (0,63)**	**1,51 (0,4)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda macroloba	**-13,63 (0,34)**	**0,6 (0,69)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda opuntia	**-18,81 (0,92)**	**1,82 (0,58)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halimeda sp.	-18,50 (0,50)	4,50 (0,30)	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*Carassou et al. 2008*
	Halimeda macroloba	-21,2		Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Wang et Yeh 2003*
	Halimeda opuntia	-19,7		Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Wang et Yeh 2003*
	Halimeda tuna	-16,3 (0,8)	5,0 (0,7)	Mediterranée	Italie	bassin	littoral rocheux	*Vizzini et al. (2002)*
Phéophycées	***Cystoseira sp.***	**-11,56 (0,88)**	**1,86 (0,10)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Cystoseira zosteroides	-23,58 (1,47)	3,75 (1,01)	Mediterranée	France		littoral rocheux	*Cresson 2013*
	Cystoseira compressa	-19		Mediterranée	France		littoral rocheux	*Bricout et al. 1990*
	Cystoseira mediterranea	-17		Mediterranée	France		littoral rocheux	*Bricout et al. 1990*
	Cystoseira balearica	-16,3 à -13,1	1,4 à 3,0	Mediterranée	Espagne	Côte		*Jennings et al. 1997*
	Cystoseira balearica	-20,35 (0,18)	2,26 (0,10)	Mediterranée	Corse	Côte	littoral rocheux	*Pinnegar et Polunin 2000*
	Cystoseira tamarascifolia	-15,34 (1,12)		Mediterranée	Espagne	Baie	littoral rocheux	*Mercado et al. (2009)*
	Cystoseira tamarascifolia	-16,18			UK			*Raven et al. 2002b*
	Cystoseira spp.	-19,88			UK			*Raven et al. 2002b*
	Cystoseira spp.	-18,77			Iles Canaries			*Raven et al. 2002b*
	Cystoseira spp.	-17,70		Méditerranée	Italie	Côte		*Vizzini et Mazzola 2006*
	Cystoseira barbata	-16,3 (0,1)	1,8 (0,2)	Méditerranée	Italie	bassin	littoral rocheux	*Vizzini et al. (2002)*
	Cystoseira ercegovicii	-19,5 (0,1)	5,4 (0,1)	Méditerranée	Italie	bassin	littoral rocheux	*Vizzini et al. (2002)*

	Cystoseira spinosa	-16,0 (0,2)	2,2 (0,8)	Méditerranée	Italie	bassin	littoral rocheux	*Vizzini et al. (2002)*
	Padina australis	**-7,52 (0,78)**	**2,10 (0,46)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Padina australis	-7,28 à -6,81	3,29 à 5,36	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*Mercader 2013*
	Padina spp.	-11,7		Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Wang et Yeh 2003*
	Padina spp.	-13,21			Gulf de Mexique			*Raven et al. 2002b*
	Padina spp.	-10,19		Atlantique Est	Iles Canaries			*Raven et al. 2002b*
	Padina pavonica	-8,30 (11,23)		Mediterranée	Espagne	Baie	littoral rocheux	*Mercado et al. (2009)*
	Padina pavonica	-14,63 (1,43)	4,76 (0,56)	Méditerranée	France		littoral rocheux	*Cresson 2013*
	Padina pavonica	-8,59 (0,18)	2,91 (0,19)	Méditerranée	Corse		littoral rocheux	*Pinnegar et Polunin 2000*
	Padina pavonica	-11,2		Méditerranée	France		littoral rocheux	*Bricout et al. 1990*
	Padina pavonica	-13,8 (0,80)	6,30 (1,20)	Méditerranée	Italie	Côte	littoral rocheux	*Vizzini et Mazzola 2004*
	Padina pavonica	-13,0 (2,5)	2,5 (5,6)	Méditerranée	Italie	bassin	littoral rocheux	*Vizzini et al. (2002)*
	Padina pavonica	-11,90 (1,10)	4,30 (0,80)	Méditerranée	Corse	Côte	Baie	*Lepoint et al. (2000)*
	Sargassum spinuligerum	**-14,41 (1,77)**	**3,77 (0,70)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Sargassum cristaefolium	**-13,93 (0,92)**	**2,36 (0,24)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Sargassum ilicifolium	-14,7 à -15,8		Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Wang et Yeh 2003*
	Sargassum spp.	-19,06		Pacifique Ouest	Australie			*Kevekordes et al. 2006*
	Sargassum spp.	-17,10		Pacifique Ouest	Singapoure			*Raven et al. 2002b*
	Sargassum spp.	-19,97			USA			*Raven et al. 2002b*
	Sargassum spp.	-19,67			UK			*Raven et al. 2002b*
	Sargassum vulgare	-15,40 (0,12)		Mediterranée	Espagne	Baie	littoral rocheux	*Mercado et al. (2009)*
	Sargassum vulgare	-15,82		Atlantique Est	Iles Canaries			*Raven et al. 2002b*
Rhodophytes	***Acanthophora spicifera***	**-11,71 (0,62)**	**2,09 (0,22)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Acanthophora spicifera	-14,6 (0,10)	0,80 (0,10)	Caraïbes	Guadeloupe	récifs	récifs coralliens	*Dromard 2013*
	Acanthophora spicifera	-13,9		Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Wang et Yeh 2003*
	Acanthophora sp.	-14,2 (0,01)	/	Pacifique Ouest	Taiwan	récifs frangeants	récifs coralliens	*Hsieh et al. 2000*
	Liagora sp1	-3,16 (1,20)	2,75 (0,30)	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*

	Liagora sp2	-6,29 (0,71)	2,68 (0,24)	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Liagora viscida	-8,53 (1,49)		Mediterranée	Espagne	Baie	littoral rocheux	*Mercado et al. (2009)*
Magnoliophytes	***Cymodocea rotundata***	**-7,24 (0,64)**	**0,64 (1,54)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Cymodocea serrulata	**-8,92 (0,69)**	**2,84 (0,69)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Halodule uninervis	**-8,40 (0,89)**	**1,82 (1,06)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Syringodium isoetifolium	-5,41 à -4,40	1,75 à 3,33	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*Mercader 2013*
	Thalassodendron ciliatum	-10,07	2,81	Pacifique Ouest	Kenya	récifal	mangrove	*Marguillier et al. 1997*
	Syringodium filiforme	-7,1 à -9,4		Atlantique Ouest	Floride	lagonaire		*Fry (1984)*
	Posidonia oceanica	-12,6		Mediterranée	France			*Bricout et al. 1990*
	Posidonia oceanica	-12,50 (0,90)	2,60 (1,00)	Mediterranée	Corse	Côte	Baie	*Lepoint et al. (2000)*
	Posidonia oceanica	-14,04 (0,23)	2,92 (0,04)	Mediterranée	Corse	Côte	littoral rocheux	*Pinnegar et Polunin 2000*
	Posidonia oceanica	-12,20 (0,60)	5,60 (0,60)	Mediterranée	Italie	Côte	littoral rocheux	*Vizzini et Mazzola 2004*
	Posidonia oceanica	-15,5 à -15,2	2,8 à 4,1	Mediterranée	Italie	Côte		*Vizzini et Mazzola 2006a*
	Posidonia oceanica	-11,3 (0,3)	2,8 (0,4)	Mediterranée	Italie	Bassin		*Vizzini et al. (2002)*
	Posidonia oceanica	-13,2 à -11,4	2,8 à 4,1	Mediterranée	Espagne	Côte		*Jennings et al. 1997*
Turf algal	**Turf algal**	**-18,53 (1,97)**	**2,02 (0,56)**	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*cette étude*
	Turf algal	-13,0 à -4,0	3,1 (0,20)	Pacifique Ouest	Nouvelle-Calédonie	récifs lagonaires	récifs coralliens	*Carassou et al. 2008*
	Turf algal	-13,95 à -12,11	2,91 à 3,04	Pacifique Ouest	Wallis	récifs frageants	récifs coralliens	*Mercader 2013*
	Turf algal	-18,29 à -13,49	3,47 à 5,65	Pacifique Central	Moorea	baie	récifs coralliens	*Letourneur et al. 2013*
	Turf algal	-16,75 (1,11)	1,10 (0,55)	Caraïbes	Guadeloupe	île et passe	récifs coralliens	*Dromard 2013*
	Turf algal	-19,00 (0,60)	1,70 (0,20)	Caraïbes	Guadeloupe	récifs	récifs coralliens	*Dromard 2013*

Annexe 4.1 – Illustrations de différentes espèces d'invertébrés récoltées aux sites récifaux-lagonaires, A) crustacés, B) gastéropodes et C) échinodermes.

A) Les crustacés

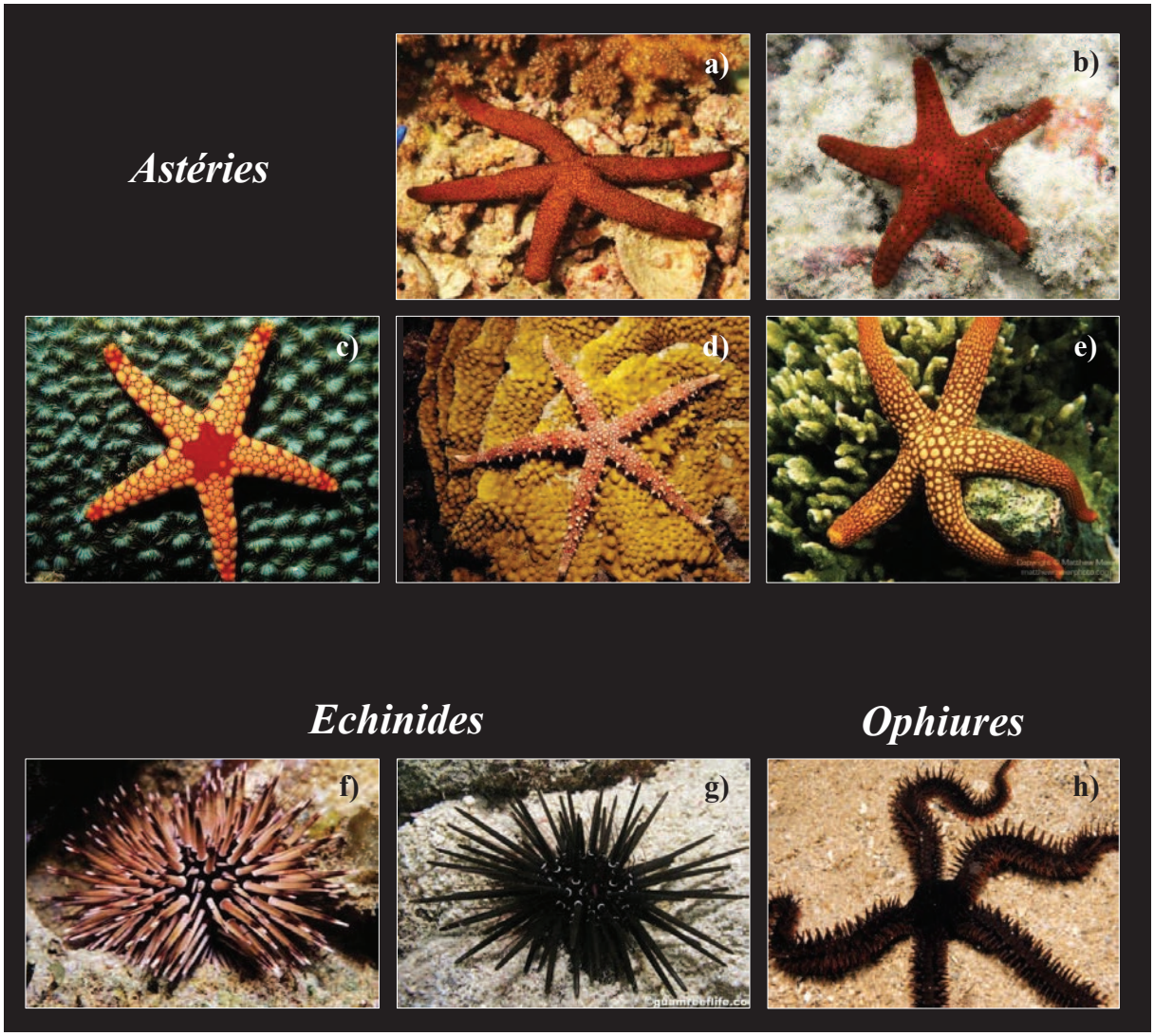
a) *Atergatis floridus*, **b)** *Eriphia sebana*, **c)** *Leptodius sanguineus*, **d)** *Grapsus albolineatus*, **e)** *Grapsus tenuicrustatus*, **f)** *Pilumnus vespertilio*, **g)** *Thalamita coeruleipes*, **h)** *Xanthias lamarckii*, **i)** *Clibanarius eurysternus*, **j)** *Clibanarius virescens*, **k)** *Dardanus scutellatus*, **l)** *Dardanus lagopodes*, **m)** *Petrolisthes lamarckii*. (© 2009 Moorea Biocode, © Poupin, © J.C. Mendoza)

B) Les mollusques gastéropodes

a) *Conus virgo*, **b)** *Conus chaldaeus*, **c)** *Conus marmoreus*, **d)** *Clypeomorus batillariaeformis*, **e)** *Clypeomorus brevis*, **f)** *Nassarius albescens*, **g)** *Nassarius gaudiosus*, **h)** *Pascula ochrostoma*, **i)** *Morula granulata*, **j)** *Menathais tuberosa*, **k)** *Nerita albicilla*, **l)** *Nerita plicata*, **m)** *Planaxis sulcatus* , **n)** *Conomurex luhuanus*, **o)** *Tectus niloticus*, **p)** *Lunella cinerea*. (© gastropods.com)

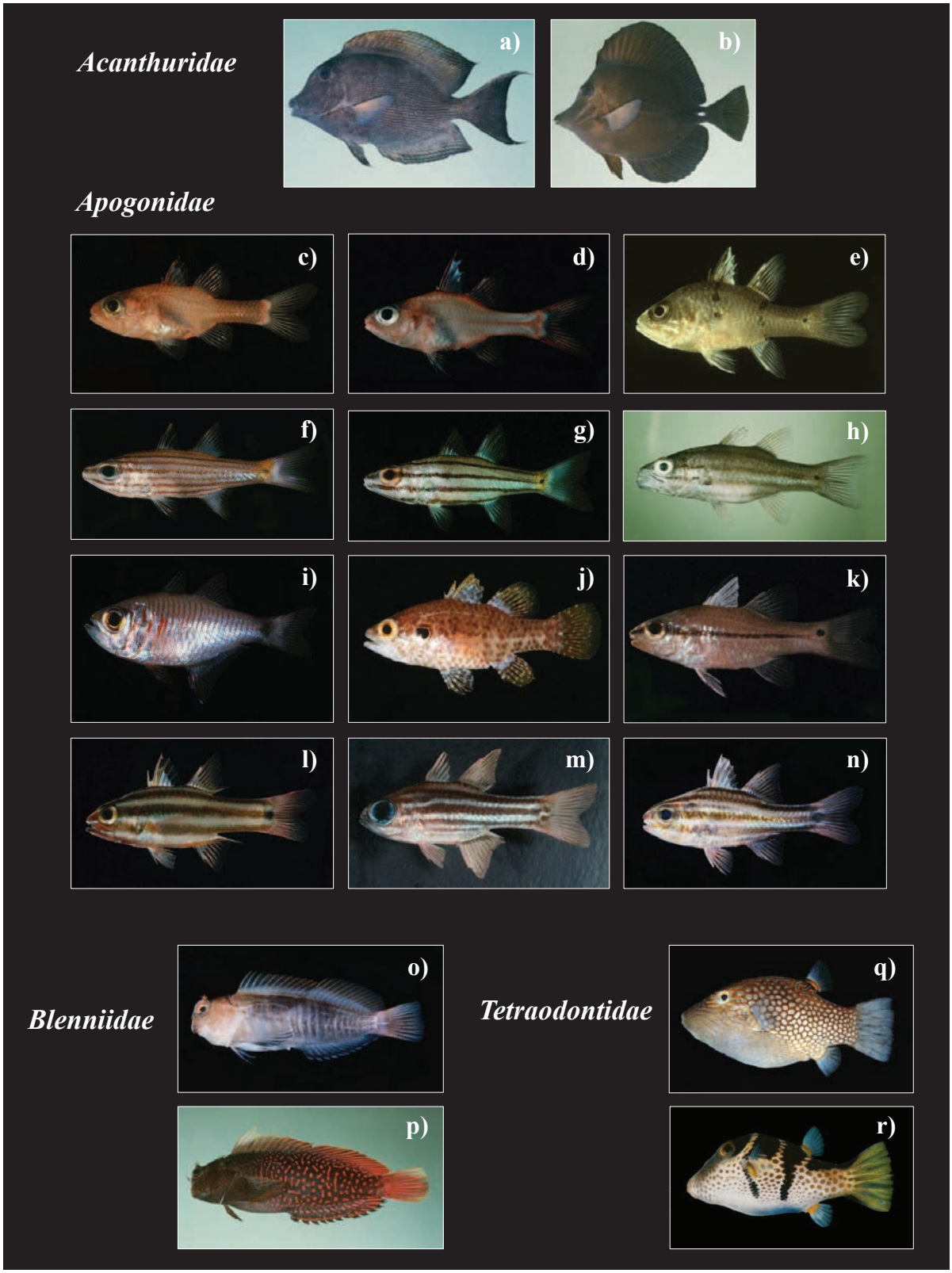
A) Les échinodermes

a) *Echinaster luzonicus*, **b)** *Fromia milleporella*, **c)** *Fromia monilis*, **d)** *Gomophia egyptiaca*, **e)** *Nardoa novaecaledoniae*, **f)** *Echinometra mathaei*, **g)** *Parasalenia gratiosa*, **h)** *Ophiocoma erinaceus.*

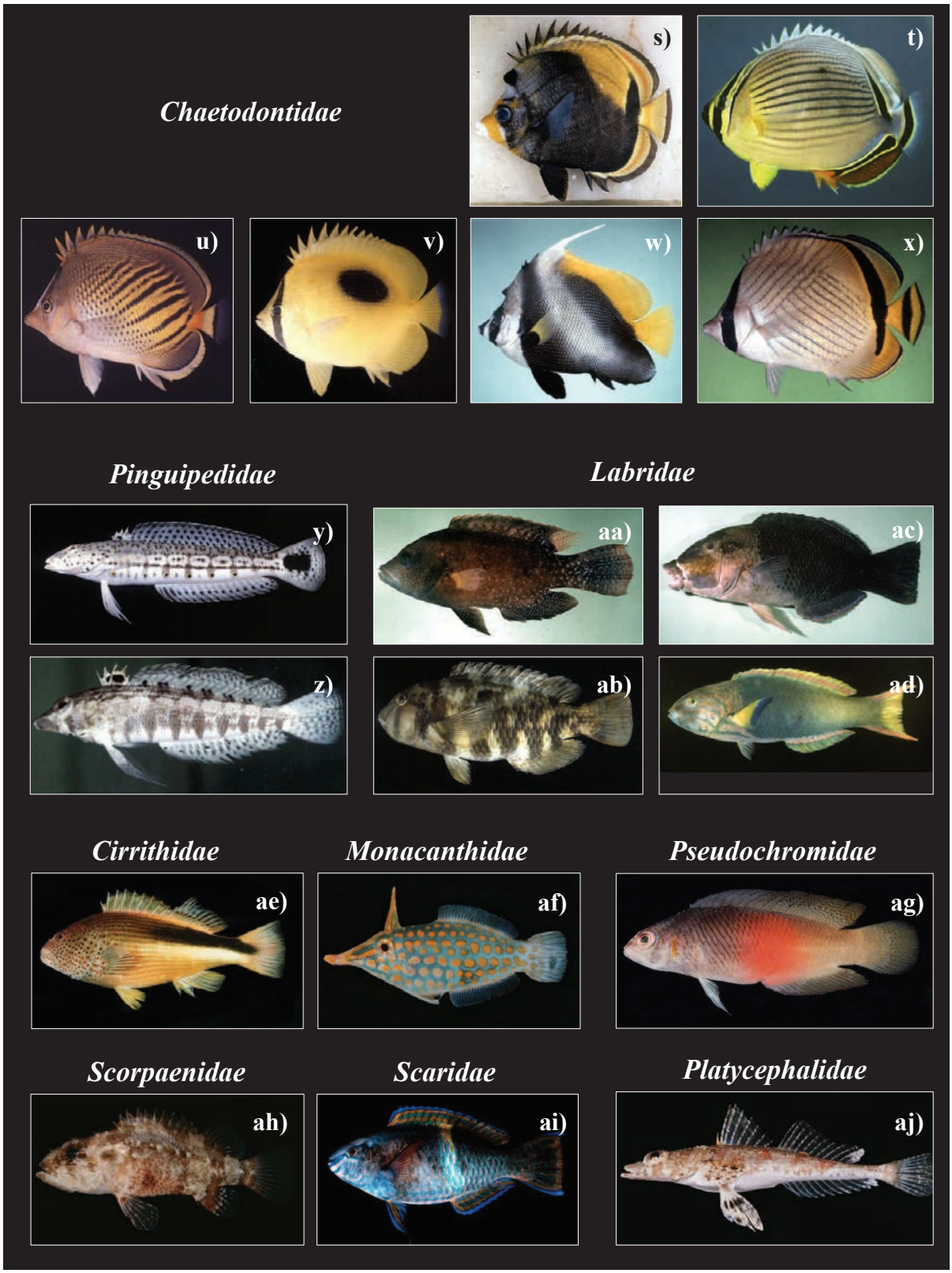


Annexe 4.2 – Illustrations de différentes espèces de poissons récoltées aux sites récifaux-lagonaires.

a) *Ctenochaetus striatus*, **b)** *Zebrasoma scopas*, **c)** *Apogon crassiceps*, **d)** *Apogon doryssa*, **e)** *Apogon trimaculatus*, **f)** *Cheilidopterus artus*, **g)** *Cheilidopterus quinquelineatus*, **h)** *Cheilidopterus singapurensis*, **i)** *Archamia fucata*, **j)** *Fowleria variegata*, **k)** *Pristiapogon exostigma*, **l)** *Ostorhinchus angustatus*, **m)** *Ostorhinchus compressus*, **n)** *Ostorhinchus cooki*, **o)** *Cirripectes castaneus*, **p)** *Cirripectes stigmaticus*, **q)** *Canthigaster janthinoptera*, **r)** *Canthigaster valentini*. (© Randall, Fishbase)

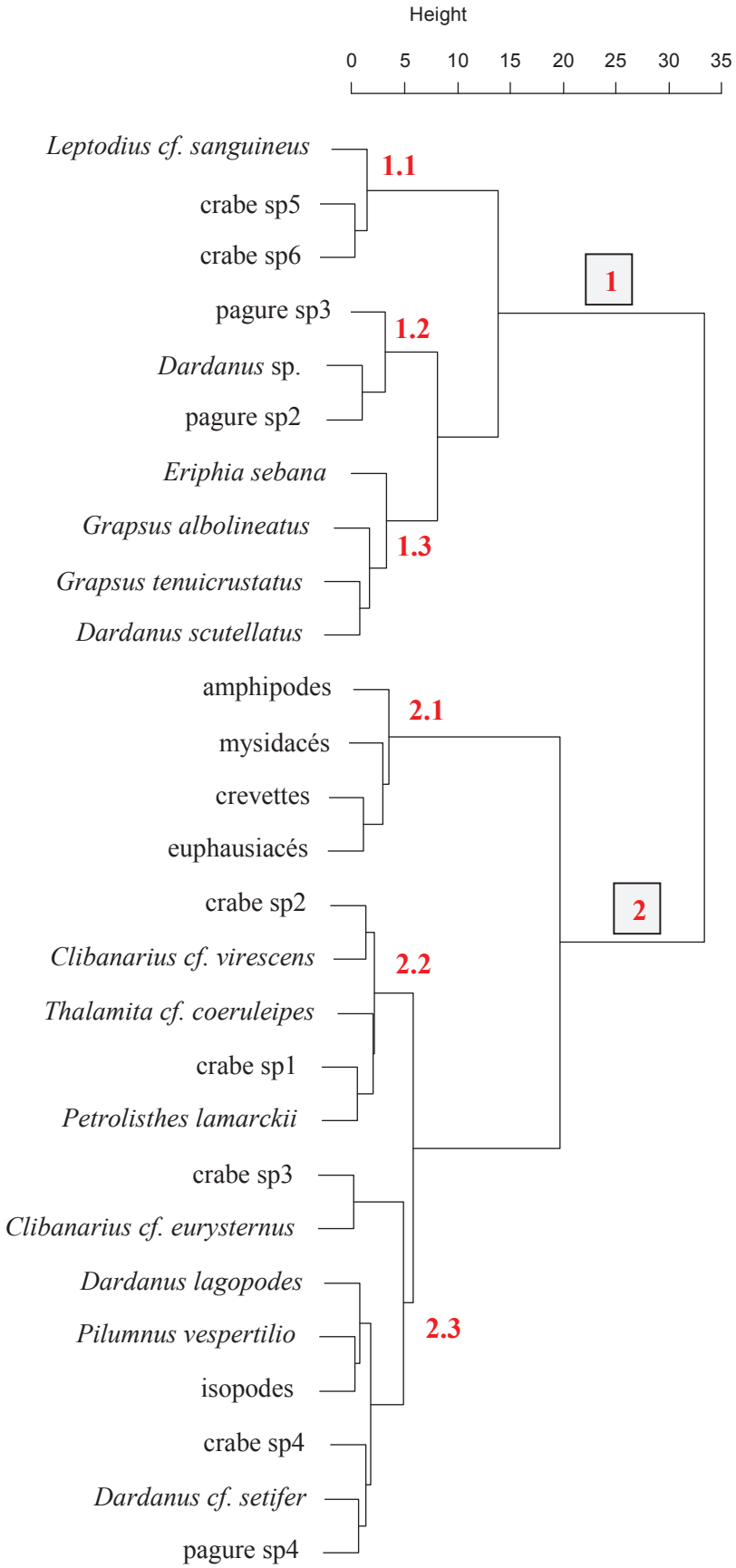


s) *Chaetodon flavirostris*, **t)** *Chaetodon lunulatus*, **u)** *Chaetodon pelewensis*, **v)** *Chaetodon speculum*, **w)** *Heniochus singularius*, **x)** *Chaetodon vagabundus*, **y)** *Parapercis hexophtalma*, **z)** *Parapercis australis*, **aa)** *Cheilinus chlorourus*, **ab)** *Choerodon graphicus*, **ac)** *Hemigymnus melapterus*, **ad)** *Thalassoma lutescens*, ae) *Paracirrhites forsteri*, **af)** *Oxymonacanthus longirostris*, **ag)** *Cypho purpurascens*, **ah)** *Scorpaenodes guamensis*, **ai)** *Scarus schlegeli*, **aj)** *Thysanophys chiltonae.* (© Randall, Fishbase)

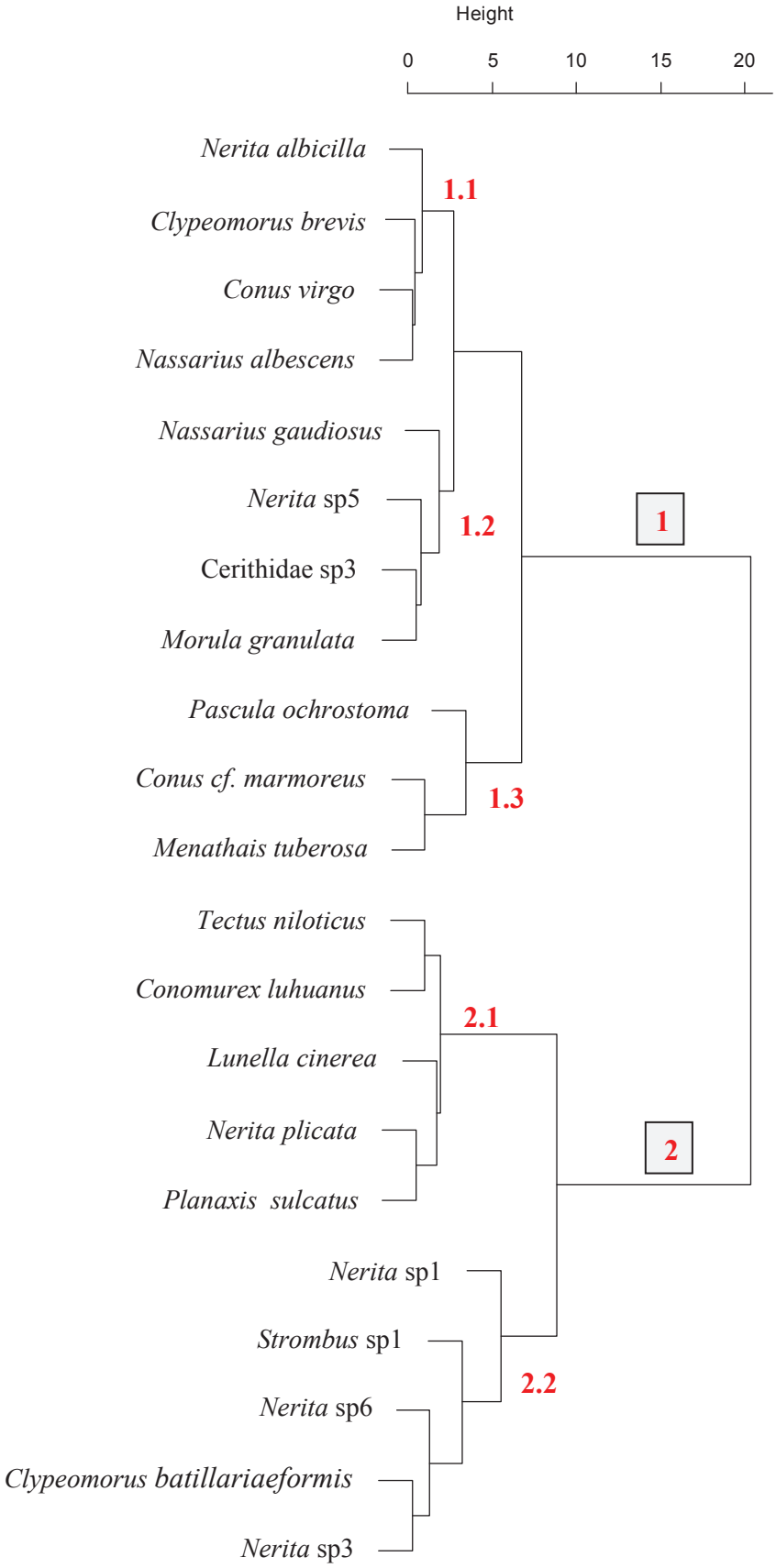


ak) *Centropyge bispinosus*, **al)** *Centropyge flavissimus*, **am)** *Centropyge tibicen*, **an)** *Abudefduf sexfasciatus*, **ao)** *Amphiprion akyndinos*, **ap)** *Chromis chrysura*, **aq)** *Chromis margaretifer*, **ar)** *Chromis vanderbuilti*, **as)** *Dascyllus aruanus*, **at)** *Chrysiptera rex*, **au)** *Neopomacentrus azysron*, **av)** *Neopomacentrus nemurus*, **aw)** *Plectroglyphiaodon dickii*, **ax)** *Pomacentrus moluccensis*, **ay)** *Pomacentrus philippinus*, **az)** *Pomacentrus vaiuli*, **ba)** *Stegastes fasciolatus*, **bb)** *Stegastes nigricans*. (© Randall, Fishbase)

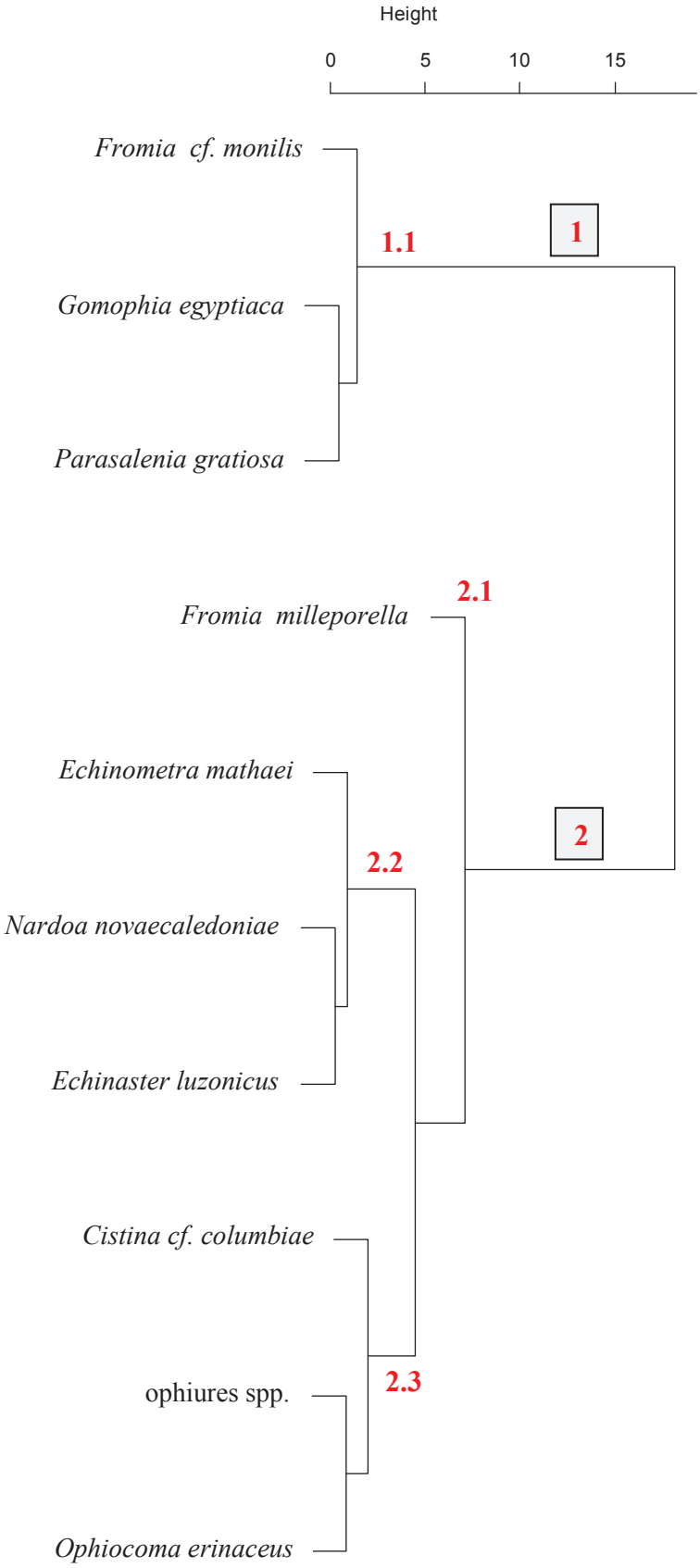
Annexe 4.3 – Dendrogramme des espèces et taxons de crustacés obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



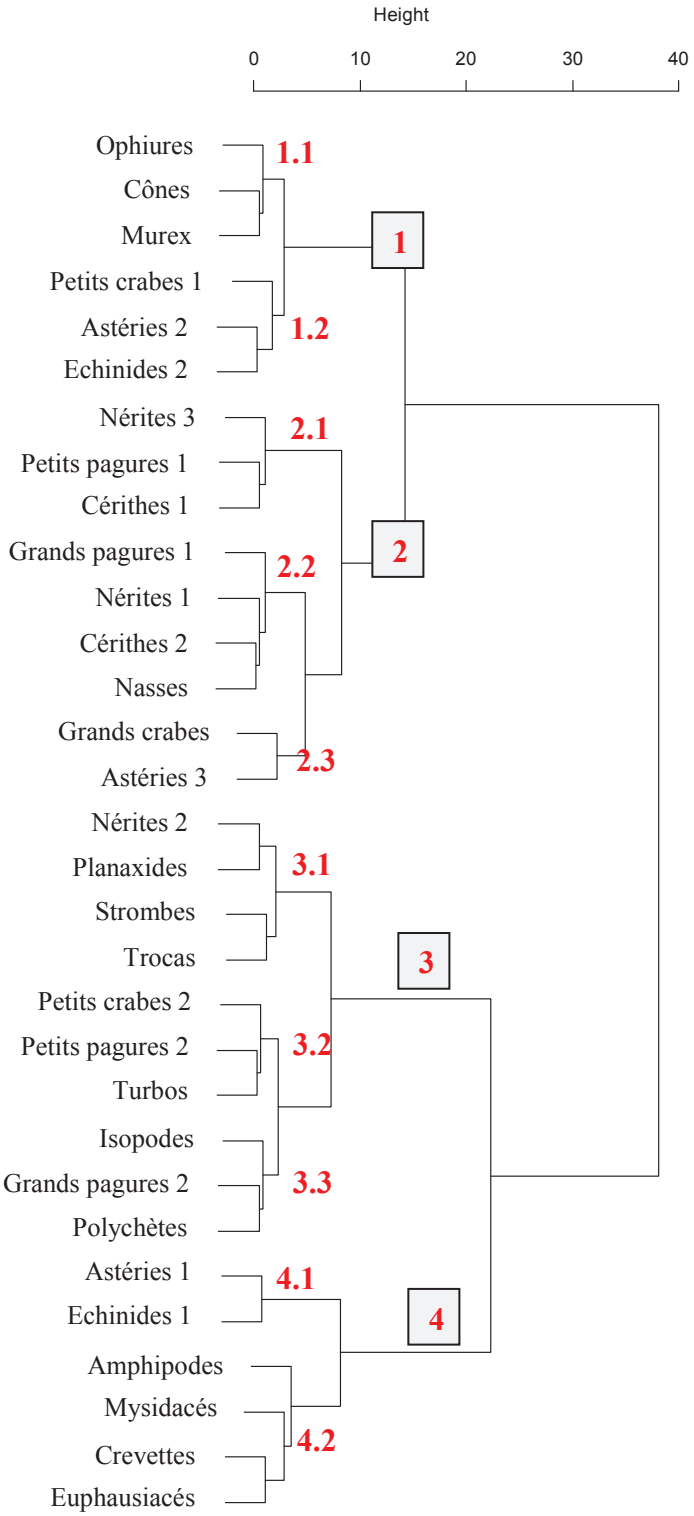
Annexe 4.4 – Dendrogramme des espèces et taxons de mollusques gastéropodes obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 4.5 – Dendrogramme des espèces et taxons de mollusques gastéropodes obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 4.6 – Dendrogramme des groupes d'invertébrés obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 4.7 – Variabilité spatio-temporelle des invertébrés récifaux. Résultats des ANOVA à trois facteurs (zone x site x saison) réalisées pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$.

Invertébré	Facteurs	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
Crustacés			
Grapsus albolineatus	*site*	*	*
	saison	*	**
	zone x site	ns	*
	site x saison	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns
Eriphia sebana	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	***	*
Amphipodes	*site*	ns	***
	saison	ns	***
	zone x site	ns	ns
Isopodes	*site*	*	ns
	zone x site	ns	*
Echinodermes			
Nardoa novaecaledonia	*site*	***	***
	saison	*	***
	zone x site	***	***
Echinometra mathaei	*site*	ns	***
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	***

Invertébré	Facteurs	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
Gastéropodes			
Tectus niloticus	*site*	***	**
	saison	***	ns
	zone x site	ns	ns
	site x saison	***	ns
	zone x site x saison	***	ns
Conus marmoreus	*site*	***	ns
	zone x site	***	*
Clypeomorus brevis	*site*	ns	ns
	saison	**	**
	zone x site	ns	ns
	site x saison	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns
Lunella cinerea	*site*	ns	*
	saison	ns	**
	zone x site	ns	ns
Morula granulata	*site*	**	***
	saison	ns	ns
	zone x site	***	***
Nerita albicilla	*site*	*	*
	saison	ns	**
	zone x site	*	***
Nerita plicata	*site*	***	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	***	***
	site x saison	**	ns
	zone x site x saison	**	ns
Pascula ochrostoma	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	ns
Planaxis sulcatus	*site*	ns	***
	saison	ns	*
	zone x site	ns	**
	site x saison	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 4.8 – Signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des espèces de poissons récifaux. Le groupe obtenu par classification hiérarchique (ACH), la longueur totale (LT en mm, moyenne ± écart-type) des individus, le groupe trophique (GT), ainsi que le nombre d'échantillons (N) sont indiqués.

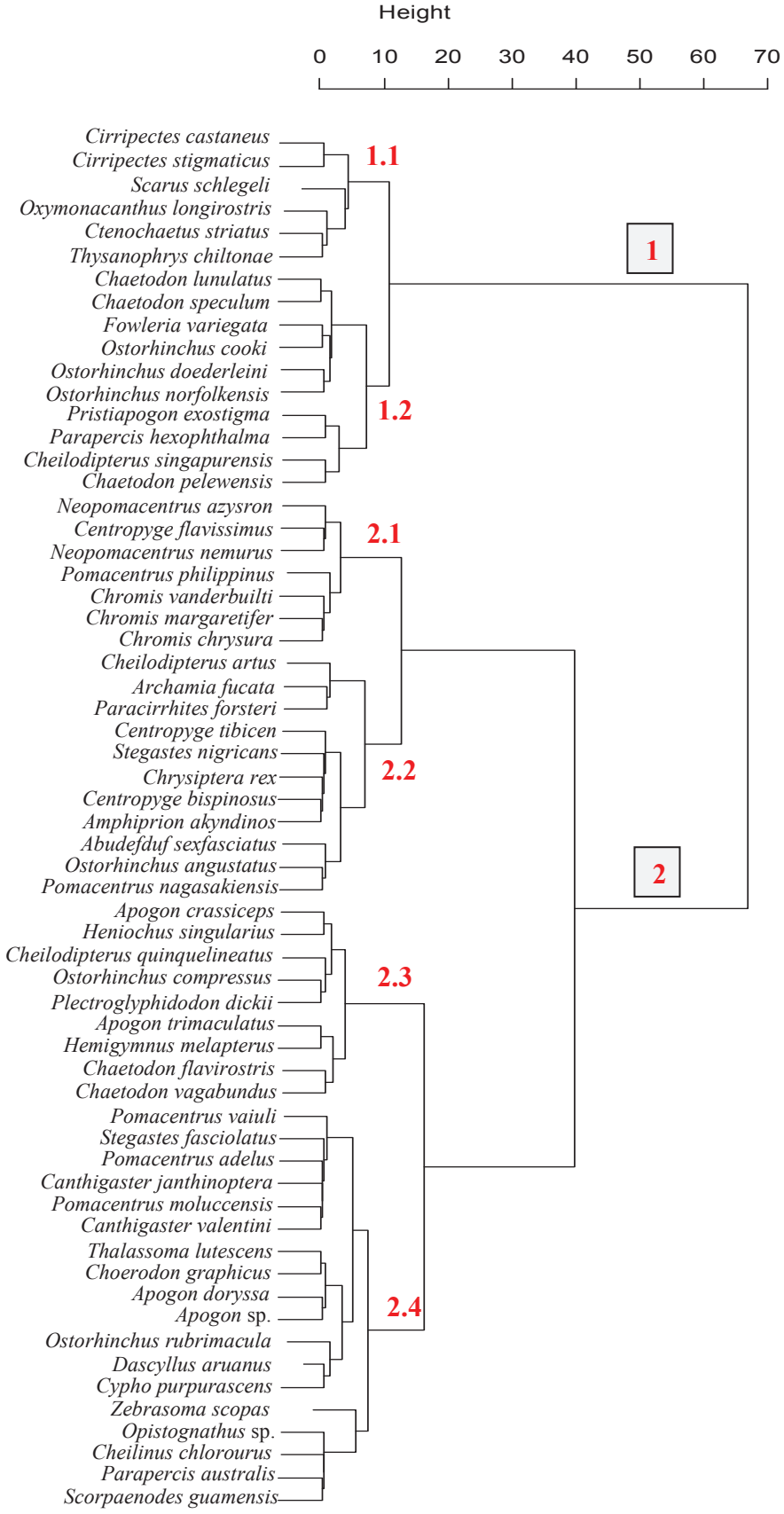
Famille	Genre	Espèce	ACH	LT	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	GT	*N*
Acanthuridae					**-14,42** ± 1,91	**5,98** ± 0,67		***12***
	Ctenochaetus	*striatus*	1.1	**179,3** ± 14,5	**-12,09** ± 0,86	**6,80** ± 0,35	MH	*4*
	Zebrasoma	*scopas*	2.4	**111,8** ± 16,4	**-15,58** ± 0,87	**5,58** ± 0,30	MH	*8*
Apogonidae					**-14,17** ± 1,81	**8,62** ± 0,90		***79***
	Apogon	*crassiceps*	2.3	**38,7** ± 3,5	**-13,67** ± 0,32	**8,21** ± 0,25	mC	*3*
	Apogon	*doryssa*	2.4	**42,0** ± 5	**-14,72** ± 1,04	**8,33** ± 0,62	mC	*4*
	Apogon	sp.	2.4	**79,3** ± 12,3	**-14,55** ± 0,40	**8,32** ± 0,45	nd	*6*
	Apogon	*trimaculatus*	2.3	**126,7** ± 36,9	**-13,49** ± 0,47	**9,42** ± 0,46	MC	*3*
	Archamia	*fucata*	2.2	**75,4** ± 2,7	**-16,77** ± 0,17	**9,49** ± 0,24	Zpk	*5*
	Cheilodipterus	*artus*	2.2	**105,9** ± 32,5	**-15,89** ± 1,30	**9,91** ± 0,45	Zpk	*14*
	Cheilodipterus	*quinquelineatus*	2.3	**71,3** ± 5,7	**-14,15** ± 0,97	**8,57** ± 0,25	mC	*3*
	Cheilodipterus	*singapurensis*	1.2	**99,7** ± 4,5	**-11,61** ± 0,91	**8,42** ± 0,34	nd	*3*
	Fowleria	*variegata*	1.2	**59,5** ± 6,6	**-12,72** ± 0,31	**7,73** ± 0,31	mC	*4*
	Ostorhinchus	*angustatus*	2.2	**75,7** ± 6	**-16,60** ± 0,23	**8,60** ± 0,05	Zpk	*3*
	Ostorhinchus	*compressus*	2.3	**89,0** ± 13,3	**-13,94** ± 0,44	**8,87** ± 0,47	mC	*5*
	Ostorhinchus	*cooki*	1.2	**63,0** ± 2,4	**-12,99** ± 0,56	**7,62** ± 0,30	mC	*4*
	Ostorhinchus	*doederleini*	1.2	**67,3** ± 7,7	**-13,31** ± 1,36	**8,09** ± 0,82	mC	*9*
	Ostorhinchus	*norfolkensis*	1.2	**86,5** ± 16,7	**-13,01** ± 0,83	**8,24** ± 0,31	mC	*4*
	Ostorhinchus	*rubrimacula*	2.4	**52,7** ± 2,5	**-14,95** ± 0,07	**8,83** ± 0,23	nd	*3*
	Pristiapogon	*exostigma*	1.2	**89,3** ± 16,9	**-11,17** ± 1,07	**7,45** ± 0,34	mC	*6*
Blenniidae					**-13,42** ± 0,98	**6,39** ± 0,44		***12***
	Cirripectes	*castaneus*	1.1	**84,5** ± 14,8	**-13,46** ± 1,30	**6,66** ± 0,38	mH	*2*
	Cirripectes	*stigmaticus*	1.1	**94,8** ± 19,1	**-13,42** ± 0,99	**6,34** ± 0,44	mH	*10*

Chaetodontidae					**-13,4**	± 1,07	**8,66**	± 0,58		***9***
	Chaetodon	*flavirostris*	2.3	**96,0**	± 12,7	**-14,54**	± 0,66	**9,36**	± 0,08	Co	*2*
	Chaetodon	*lunulatus*	1.2	**118,0**		**-12,54**		**8,36**		Co	*1*
	Chaetodon	*pelewensis*	1.2	**96,0**		**-12,01**		**8,85**		Co	*1*
	Chaetodon	*speculum*	1.2	**108,5**	± 16,3	**-12,61**	± 0,95	**8,29**	± 0,37	Co	*2*
	Chaetodon	*vagabundus*	2.3	**95,0**		**-14,00**		**9,32**		Co	*1*
	Heniochus	*singularius*	2.3	**155,0**	± 7,1	**-14,05**	± 0,14	**8,09**	± 0,35	Co	*2*
Cirrhitidae	*Paracirrhites*	*forsteri*	2.2	**68,0**		**-16,22**		**9,10**		P	***1***
Labridae						**-14,48**	± 0,67	**8,15**	± 0,67		***10***
	Thalassoma	*lutescens*	2.4	**95,3**	± 29,7	**-14,68**	± 0,69	**8,05**	± 0,37	mC	*6*
	Hemigymnus	*melapterus*	2.3	**240,0**		**-13,37**		**9,48**		MC	*1*
	Choerodon	*graphicus*	2.4	**95,0**	± 42,4	**-14,64**	± 0,10	**8,03**	± 1,11	mC	*2*
	Cheilinus	*chlorourus*	2.4	**139,0**		**-14,09**		**7,65**		MC	*1*
Monacanthidae	*Oxymonacanthus*	*longirostris*	1.1	**83,5**	± 4,9	**-12,52**	± 0,10	**6,91**	± 0,47	Co	***2***
Opistognathidae	*Opistognathus*	*sp.*	2.4	**50,5**	± 12,0	**-14,16**	± 0,12	**7,21**	± 0,50	nd	***2***
Pinguipedidae						**-13,26**	± 2,05	**7,66**	± 0,34		***3***
	Parapercis	*australis*	2.4	**51,0**	± 1,4	**-14,44**	± 0,03	**7,51**	± 0,32	nd	*2*
	Parapercis	*hexophthalma*	1.2	**172,0**		**-10,88**		**7,96**		MC	*1*
Platycephalidae	*Thysanophrys*	*chiltonae*	1.1	**182,5**	± 0,7	**-11,87**	± 0,38	**6,91**	± 0,05	MC	***2***
Pomacanthidae						**-15,99**	± 1,08	**7,89**	± 0,45		***22***
	Centropyge	*bispinosus*	2.2	**82,5**	± 11,7	**-16,01**	± 1,30	**7,75**	± 0,38	mH	*13*
	Centropyge	*flavissimus*	2.1	**78,0**		**-17,60**		**9,00**		mH	*1*
	Centropyge	*tibicen*	2.2	**74,4**	± 21,9	**-15,76**	± 0,46	**7,98**	± 0,36	mH	*8*
Pomacentridae						**-16,39**	± 1,20	**8,06**	± 0,63		***79***
	Amphiprion	*akyndinos*	2.2	**67,5**	± 6,4	**-16,12**	± 0,08	**7,71**	± 0,20	Zpk	*2*
	Chrysiptera	*rex*	2.2	**68,3**	± 5,9	**-16,09**	± 1,55	**7,92**	± 1,24	mH	*4*
	Dascyllus	*aruanus*	2.4	**51,0**	± 4,2	**-15,88**	± 0,25	**8,51**	± 0,13	Zpk	*4*
	Plectroglyphidodon	*dickii*	2.3	**86,0**		**-13,81**		**8,84**		mC	*1*

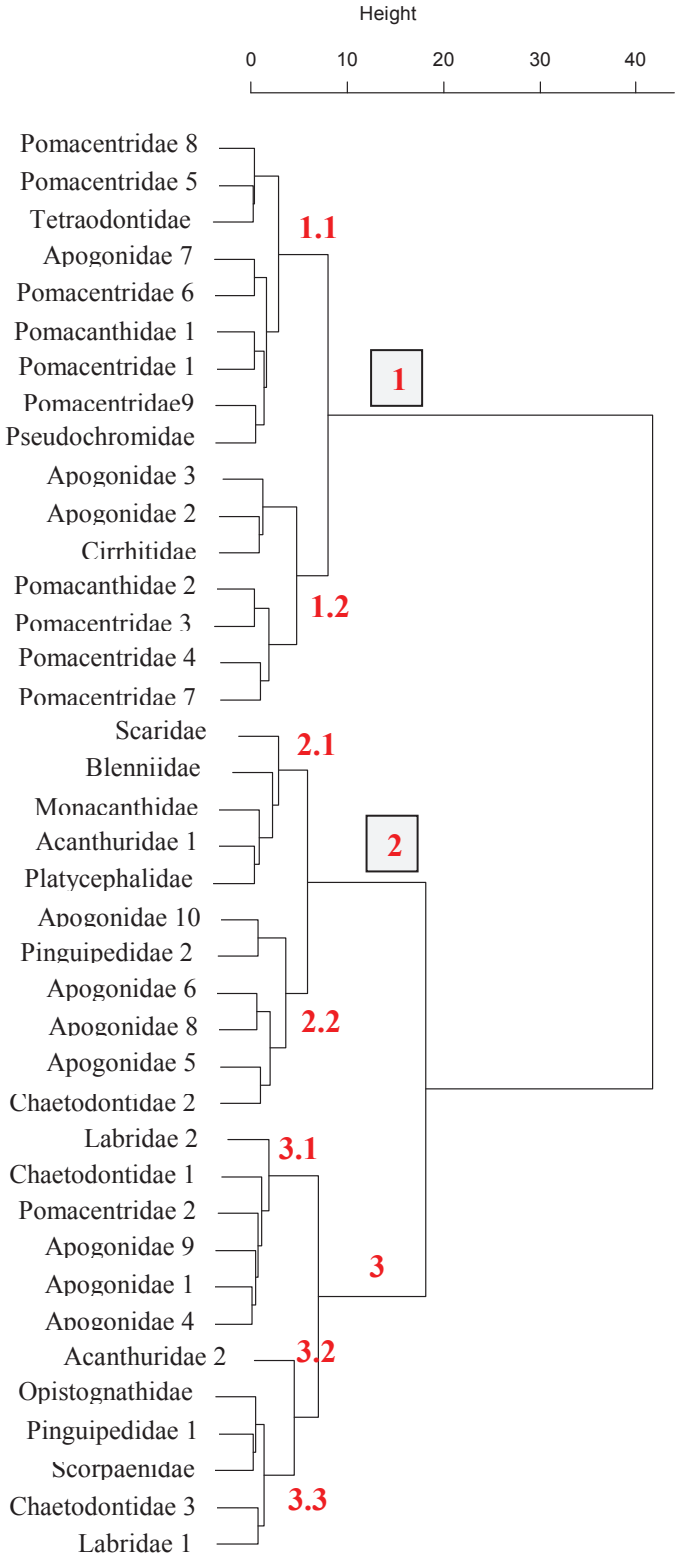
	Neopomacentrus	*azysron*	2.1	**56,7**	± 10,1	**-17,41**	± 0,05	**8,57**	± 0,13	Zpk	*3*
	Neopomacentrus	*nemurus*	2.1	**68,2**	± 3,8	**-17,22**	± 0,11	**9,14**	± 0,30	Zpk	*5*
	Chromis	*vanderbuilti*	2.1	**49,5**	± 1,7	**-18,04**	± 0,17	**8,17**	± 0,29	Zpk	*4*
	Chromis	*margaretifer*	2.1	**64,5**	± 0,6	**-17,94**	± 0,15	**8,49**	± 0,26	Zpk	*4*
	Chromis	*chrysura*	2.1	**93,8**	± 10	**-18,17**	± 0,15	**8,41**	± 0,36	Zpk	*8*
	Abudefduf	*sexfasciatus*	2.2	**126,3**	± 7,5	**-16,42**	± 0,33	**8,07**	± 0,06	Zpk	*4*
	Pomacentrus	*adelus*	2.4	**76,0**	± 4,2	**-15,52**	± 0,10	**7,68**	± 0,27	mH	*5*
	Pomacentrus	*moluccensis*	2.4	**57,1**	± 12,6	**-15,33**	± 0,40	**7,78**	± 0,64	mC	*15*
	Pomacentrus	*nagasakiensis*	2.2	**82,5**	± 3,5	**-16,37**	± 0,10	**8,49**	± 0,37	Zpk	*2*
	Pomacentrus	*philippinus*	2.1	**104,5**	± 9,7	**-17,56**	± 0,29	**7,76**	± 0,19	Zpk	*4*
	Pomacentrus	*vaiuli*	2.4	**87,7**	± 8,7	**-15,34**	± 0,31	**7,28**	± 0,29	mH	*3*
	Stegastes	*nigricans*	2.2	**121,6**	± 9,6	**-15,96**	± 0,47	**7,53**	± 0,30	mH	*5*
	Stegastes	*fasciolatus*	2.4	**106,8**	± 2,9	**-15,22**	± 0,37	**7,62**	± 0,19	mH	*6*
Pseudochromidae	*Cypho*	*purpurascens*	2.4	**66,3**	± 3,2	**-15,48**	± 0,08	**8,44**	± 0,29	nd	***3***
Scaridae	*Scarus*	*schlegeli*	1.1	**130,0**	± 23,5	**-11,89**	± 1,05	**5,15**	± 0,63	MH	***4***
Scorpaenidae	*Scorpaenodes*	*guamensis*	2.4	**73,0**	± 4,2	**-14,28**	± 0,34	**7,49**	± 0,04	mC	***2***
Tetraodontidae						**-15,37**	± 0,08	**7,86**	± 0,46		***5***
	Canthigaster	*janthinoptera*	2.4	**48,7**	± 2,3	**-15,36**	± 0,09	**7,92**	± 0,58	mC	*3*
	Canthigaster	*valentini*	2.4	**71,0**	± 12,7	**-15,38**	± 0,10	**7,78**	± 0,39	mC	*2*

Note: H : herbivore ; O : omnivore ; Co : corallivore ; C : carnivore.

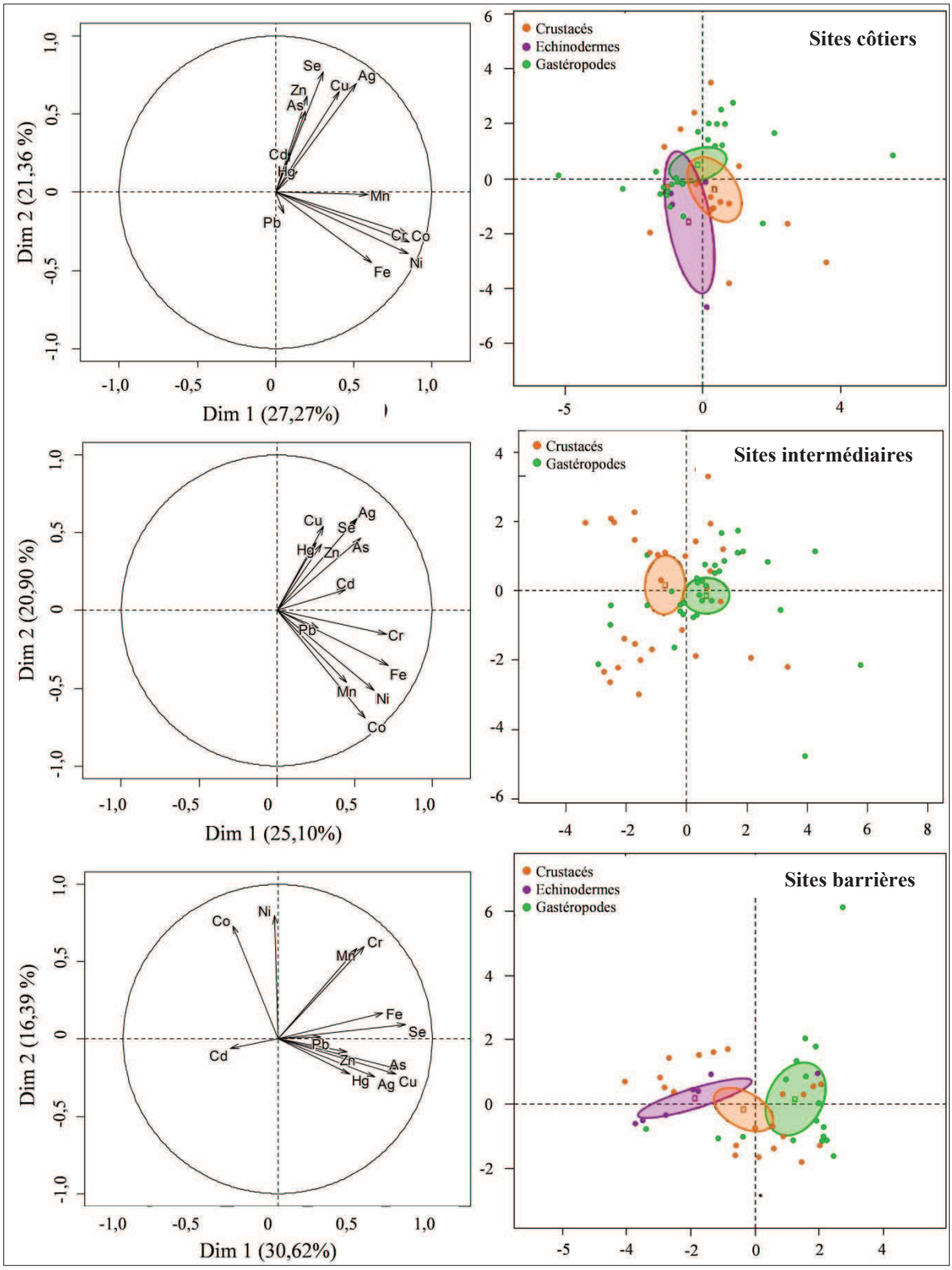
Annexe 4.9 – Dendrogramme des espèces de poissons récifaux obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 4.10 – Dendrogramme des espèces de poissons récifaux obtenu pas classification hiérarchique ascendante (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



Annexe 4.11 – Contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux (crustacés, échinodermes, gastéropodes) le long du gradient général. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination par les éléments traces des différentes sources de matière organique (graphique droit) et la contribution de ces éléments pour chaque source (graphique gauche). Les deux premiers axes de dimensions expliquent 48,6 %, 46,0 % et 47,0 % de la variabilité des données au cites côtiers, intermédiaires et barrières respectivement.



Annexe 4.12 – Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type) en $\mu g.g^{-1}$ poids sec des différents invertébrés, tous sites confondus. Le nombre d'échantillons (*N*) est indiqué.

Eléments traces	Crustacés				Gastéropodes			Echinodermes
	Pagures	**Crabes**	**Isopodes**	**Crevettes**	**Trocas**	**Nérites**	**Cônes**	**Echinides**
Ag	0,12 (0,28)	0,26 (0,32)	0,23 (0,09)	0,17 (0,02)	0,12 (0,16)	0,24 (0,36)	1,67 (2,95)	0,06 (0,05)
As	17,23 (18,82)	59,01 (177,04)	78,86 (131,66)	21,79 (7,51)	19,3 (13,27)	36,56 (17,48)	161,16 (101,67)	38,13 (91,21)
Cd	1,10 (4,52)	1,77 (4,23)	1,15 (0,14)	1,62 (0,09)	0,32 (0,79)	0,54 (0,85)	2,05 (5,33)	4,00 (3,15)
Co	0,36 (0,28)	0,58 (1,96)	0,28 (0,21)	0,15 (0,03)	0,15 (0,14)	0,59 (2,04)	0,84 (2,26)	0,42 (0,31)
Cr	7,66 (21,03)	5,48 (16,88)	1,71 (1,26)	0,21 (0,14)	1,27 (1,04)	9,4 (28,71)	76,14 (193,21)	5,68 (17,79)
Cu	19,99 (19,10)	38,44 (30,97)	19,92 (6,70)	14,89 (3,44)	8,42 (7,48)	55,39 (86,33)	27,28 (16,04)	3,55 (6,40)
Fe	100,68 (190,24)	603,10 (1960,26)	124,19 (60,24)	27,37 (9,04)	40,27 (22,92)	77,11 (81,17)	331,29 (654,96)	38,45 (59,93)
Hg	0,014 (0,013)	0,081 (0,105)	0,400 (0,347)	0,041 (0,010)	0,019 (0,011)	0,022 (0,015)	0,053 (0,060)	0,041 (0,037)
Mn	13,27 (20,21)	11,85 (32,37)	3,82 (1,80)	2,76 (0,42)	2,2 (3,34)	27,79 (34,68)	9,01 (12,69)	6,28 (10,91)
Ni	4,35 (6,48)	4,63 (14,19)	2,27 (1,45)	1,25 (0,21)	0,76 (0,62)	6,30 (19,75)	40,26 (103,02)	4,00 (7,15)
Pb	0,49 (1,63)	23,39 (133,39)	74,01 (101,1)	0,28 (0,22)	0,05 (0,06)	1,02 (4,02)	0,43 (0,88)	1,35 (2,59)
Se	1,11 (1,90)	1,35 (0,71)	1,55 (1,37)	2,57 (0,61)	0,76 (0,19)	1,90 (0,94)	2,60 (1,31)	1,60 (1,78)
Zn	101,15 (74,02)	123,86 (77,40)	71,85 (10,47)	77,66 (3,48)	38,53 (9,99)	73,39 (20,61)	67,85 (41,60)	47,64 (18,47)
N	*32*	*33*	*3*	*3*	*11*	*53*	*13*	*12*

Annexe 4.13 – Concentrations moyennes en élément traces (± écart-type, en $\mu g.g^{-1}$ poids sec) des différents espèces d'invertébrés, tous sites confondus. Le nombre d'échantillons (*N*) est indiqué.

	Code	Ag	As	Cd	Co	Cr	Cu	Fe	Hg	Mn	Ni	Pb	Se	Zn	*N*
Crustacés :															
A. floridus	Crab1	0,27 (0,31)	24,33 (29,79)	5,42 (7,15)	0,23 (0,16)	3,84 (5,37)	14,00 (14,99)	35,15 (35,96)	0,011 (0,009)	1,33 (0,50)	3,85 (0,38)	0,05 (0,01)	0,91 (0,79)	223,35 (14,98)	2
crabe sp.	Crab2	1,76	1040,91	0,12	0,24	0,44	20,95	88,94	0,074	3,41	0,77	0,18	1,64	47,14	1
crabe sp5	Crab3	0,55 (0,19)	53,07 (10,17)	0,16 (0,19)	0,07 (0,02)	2,96 (3,88)	61,68 (22,75)	19,10 (11,11)	0,414 (0,016)	1,30 (0,04)	1,88 (0,87)	0,24 (0,30)	2,11 (0,33)	232,45 (8,21)	2
crabe sp6	Crab4	0,06 (0,02)	32,17 (11,04)	0,02	0,48 (0,05)	1,07 (0,003)	93,02 (10,95)	74,37 (6,55)	0,139 (0,029)	4,22 (0,20)	1,32 (0,04)	< 0,02	1,91 (0,66)	270,00 (8,51)	2
crabe sp2	Crab5	0,04	10,21	10,19	0,36	0,11	1,25	879,52	0,016	0,61	1,44	766,44	0,59	37,77	1
L. sanguineus	Crab6	0,21 (0,14)	42,09 (8,79)	7,11 -9,19)	0,24 (0,08)	0,89 (1,06)	50,09 (39,92)	53,42 (42,59)	0,054 (0,023)	21,05 (15,35)	1,72 (1,34)	0,20 (0,31)	1,23 (0,29)	218,59 (29,86)	3
P. vespertilio	Crab7	0,10 (0,06)	18,94 (7,59)	0,34 (0,47)	4,71 (5,75)	38,87 (50,28)	41,10 (44,76)	6050,59 (3486,99)	0,016 (0,002)	84,17 (84,79)	33,70 (42,32)	0,09 (0,06)	0,76 (0,12)	74,19 (18,16)	3
T. cf. coeruleipes	Crab8	0,03	10,38	1,23	0,31	0,14	2,71	13,27	0,010	5,38	2,77	0,03	0,43	20,60	1
X. lamarckii	Crab9	0,16	61,83	11,83	0,08	0,30	25,86	11,95	0,016	1,76	3,45	0,03	0,90	206,02	1
G. albolineatus	CRAB1	0,24 (0,16)	24,81 (14,31)	0,09 (0,17)	0,10 (0,07)	2,64 (4,32)	35,69 (25,89)	19,96 (14,11)	0,072 (0,071)	2,98 (5,54)	1,41 (1,79)	0,22 (0,53)	1,48 (0,75)	85,06 (27,56)	17
C. cf. latens	Pag1	0,08 (0,06)	11,61 (13,95)	1,20 (0,94)	0,27 (0,07)	0,05 (0,03)	19,61 (27,75)	10,72 (4,32)	0,012 (0,011)	2,14 (0,42)	2,50 (1,41)	0,04 (0,002)	0,67 (0,44)	43,1 (8,46)	3
C. cf. eurysternus	Pag2	0,08 (0,08)	7,82 (2,94)	0,03 (0,01)	0,53 (0,31)	0,58 (0,62)	18,24 (9,07)	80,79 (60,22)	0,010 (0,003)	18,04 (14,15)	4,00 (1,50)	0,56 (1,21)	0,57 (0,11)	56,61 (8,62)	7
pagure sp2	Pag3	0,05 (0,04)	3,91 (0,91)	0,02	0,23 (0,01)	1,1 (0,78)	6,49 (4,38)	35,25 (8,66)	0,001 (0,0001)	3,58 (1,42)	2,30 (0,11)	0,03 (0,02)	0,47 (0,09)	48,06 (5,98)	2
pagure sp3	Pag4	0,04 (0,01)	3,39 (0,92)	0,87 (0,72)	0,33 (0,06)	1,11 (1,08)	9,08 (3,56)	30,64 (21,54)	0,012 (0,003)	3,21 (0,97)	3,01 (0,38)	0,05 (0,01)	0,52 (0,12)	55,10 (14,26)	3
pagure sp4	Pag5	0,78 (1,05)	11,85 (11,30)	0,61 (0,83)	0,46 (0,35)	40,88 (56,63)	10,69 (2,83)	218,20 (267,85)	0,043 (0,040)	8,43 (4,56)	16,08 (19,78)	0,05 (0,04)	0,77 (0,25)	61,16 (29,70)	2
P. lamarckii	Pag6	0,04 (0,003)	13,73 (4,51)	0,05 (0,02)	0,42 (0,32)	26,57 (44,65)	11,35 (9,90)	389,62 (555,03)	0,019 (0,006)	51,12 (24,35)	2,92 (1,66)	0,04 (0,002)	0,84 (0,57)	39,85 (20,35)	3
D. cf. pedonculatus	PAG1	0,04 (0,01)	68,67 (28,38)	0,08 (0,01)	0,05 (0,02)	0,77 (1,03)	54,04 (27,35)	15,43 (6,48)	0,015 (0,002)	1,64 (1,07)	0,66 (0,25)	0,03 (0,01)	1,32 (0,30)	194,87 (17,26)	2
D. cf. setifer	PAG2	0,04 (0,02)	19,32 (9,11)	0,03 (0,01)	0,30 (0,28)	26,64 (36,83)	14,87 (18,10)	235,50 (60,32)	0,004 (0,003)	38,24 (49,69)	13,65 (18,19)	0,17 (0,21)	1,06 (0,38)	190,38 (42,34)	2
D. lagopodes	PAG3	0,24 (0,31)	20,05 (11,90)	6,46 (12,83)	0,36 (0,49)	2,88 (4,94)	36,43 (30,62)	45,33 (29,37)	0,015 (0,010)	4,09 (4,29)	2,67 (2,64)	2,39 (4,26)	3,46 (5,23)	211,65 (31,19)	4
D. scutellatus	PAG4	0,05 (0,03)	38,82 (15,35)	0,41 (0,41)	0,33 (0,28)	2,25 (3,08)	23,74 (10,22)	38,88 (4,43)	0,017 (0,018)	2,35 (2,11)	2,32 (1,41)	0,05 (0,02)	1,26 (0,64)	176,68 (72,66)	3
crevettes	Crev	0,17 (0,02)	21,79 (7,51)	1,62 (0,09)	0,15 (0,03)	0,21 (0,14)	14,89 (3,44)	27,37 (9,04)	0,041 (0,010)	2,76 (0,42)	1,25 (0,21)	0,28 (0,22)	2,57 (0,61)	77,66 (3,48)	3
isopodes	Iso	0,23 (0,09)	78,86 (131,66)	1,15 (0,14)	0,28 (0,21)	1,71 (1,26)	19,92 (6,70)	124,19 (60,24)	0,400 (0,347)	3,82 (1,80)	2,27 (1,45)	74,01 (101,1)	1,55 (1,37)	71,85 (10,47)	3

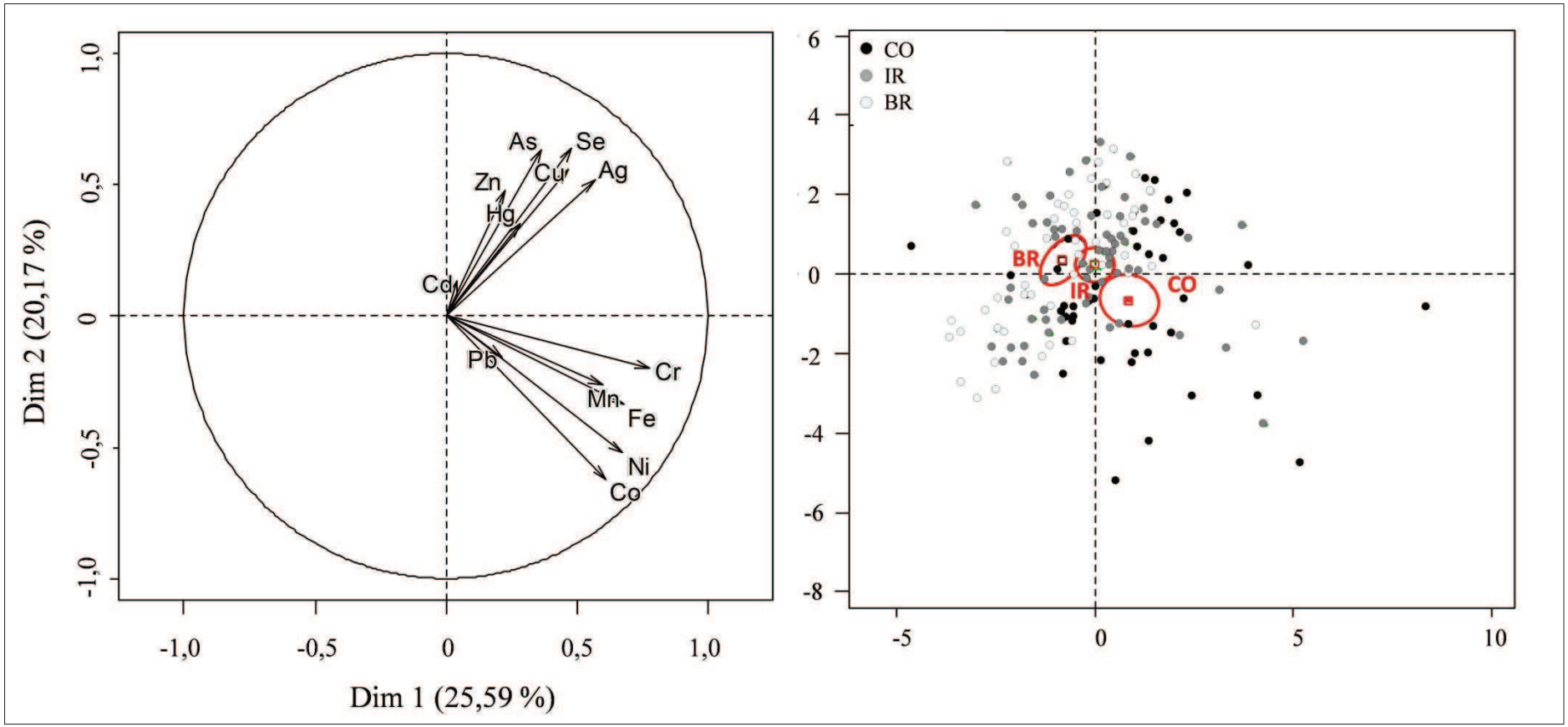
Gastéropodes :														
C. cf. chaldeus	Con1	0,20 (0,10)	224,51 (40,47)	1,00 (0,34)	0,07 (0,05)	5,18 (769)	16,76 (6,02)	74,09 (21,82)	0,021 (0,002)	5,55 (1,09)	2,86 (3,49)	0,12 (0,07)	1,65 (0,39)	50,74 (12,02)	3
C. cf. ebraeus	Con2	0,54	295,90	19,75	0,13	0,37	53,80	115,88	0,015	0,92	2,52	0,13	3,63	67,78	1
C. cf. marmoreus	Con3	3,04 (4,05)	144,55 (115,26)	0,32 (0,23)	1,74 (3,23)	161,42 (270,84)	20,24 (6,18)	636,45 (906,11)	0,09 (0,075)	14,97 (17,36)	84,78 (145,08)	0,83 (1,22)	2,66 (1,67)	55,97 (5,96)	6
Conus sp.	Con4	0,87 (0,96)	116,49 (9,05)	0,99 (0,03)	0,05 (0,01)	0,66 (0,16)	32,79 (10,89)	41,53 (0,68)	0,025 (0,005)	4,33 (1,38)	0,88 (0,24)	0,03 (0,01)	3,59 (0,67)	130,73 (103,23)	2
C. virgo	Con5	0,60	25,42	0,02	0,06	4,06	63,50	66,83	0,020	1,05	1,85	0,02	2,03	64,82	1
Nerita sp1	Neri1	0,12 (0,10)	26,06 (19,05)	0,07 (0,05)	0,39 (0,22)	23,37 (30,17)	42,69 (26,58)	108,12 (78,13)	/	5,87 (0,58)	9,54 (10,85)	0,02	1,71 (1,00)	54,77 (6,42)	3
Nerita sp3	Neri2	0,10 (0,10)	47,11 (24,47)	0,13 (0,11)	0,20 (0,08)	7,30 (8,05)	47,27 (62,58)	37,30 (0,92)	0,004	9,5 (1,04)	1,37 (0,62)	0,05 (0,02)	3,13 (2,62)	72,4 (1,14)	2
N. albicilla	Neri3	0,36 (0,49)	36,39 (13,84)	1,31 (1,07)	1,19 (3,52)	11,43 (33,65)	76,71 (72,60)	81,32 (54,90)	0,026 (0,018)	31,62 (55,45)	8,75 (29,04)	0,11 (0,23)	1,88 (0,61)	76,91 (11,72)	17
N. plicata	Neri4	0,08 (0,10)	46,24 (15,87)	0,23 (0,45)	0,23 (0,33)	12,15 (38,70)	19,17 (29,60)	74,32 (93,04)	0,022 (0,006)	25,73 (19,04)	5,37 (16,33)	0,58 (1,53)	2,23 (1,21)	69,42 (24,75)	15
Nerita sp.	Neri5	1,04	36,18	1,28	0,16	0,43	46,11	63,86	0,03	16,84	1,13	28,13	1,54	123,61	1
Nerita sp4	Neri6	0,69 (0,20)	17,28 (1,82)	0,10 (0,08)	0,19 (0,02)	1,65 (0,18)	186,46 (60,28)	54,27 (2,47)	0,048 (0,015)	24,01 (12,52)	1,12 (0,35)	3,31 (2,95)	1,81 (0,79)	111,70 (11,73)	3
Nerita sp5	Neri7	0,17 (0,28)	36,18 (20,16)	0,05 (0,02)	0,52 (0,88)	3,11 (5,73)	56,37 (154,29)	90,97 (136,24)	0,012 (0,007)	35,35 (23,35)	7,10 (17,53)	0,49 (1,17)	1,47 (0,48)	60,11 (10,68)	9
Nerita sp6	Neri8	0,06 (0,04)	13,19 (1,11)	0,04 (0,01)	0,15 (0,03)	0,86 (0,14)	2,88 (0,34)	48,41 (6,70)	0,009 (0,001)	35,32 (12,85)	1,57 (0,13)	0,26 (0,03)	1,35 (0,12)	77,28 (1,26)	3
T. niloticus	Tro	0,12 (0,16)	19,30 (13,27)	0,32 (0,79)	0,15 (0,14)	1,27 (1,04)	8,42 (7,48)	40,27 (22,92)	0,019 (0,011)	2,2 (3,34)	0,76 (0,62)	0,05 (0,06)	0,76 (0,19)	38,53 (9,99)	11
Echinodermes :														
E. mathaei	Ech1	0,06 (0,05)	41,54 (94,86)	4,34 (3,07)	0,43 (0,32)	0,55 (0,46)	3,75 (6,67)	21,46 (11,78)	0,037 (0,036)	6,55 (11,40)	1,95 (0,78)	0,76 (1,64)	1,72 (1,82)	50,84 (15,49)	11
P. gratiosa	Ech2	0,06	0,62	0,29	0,41	62,17	1,32	225,38	0,085	3,33	26,60	7,90	0,31	12,44	1

Annexe 4.14 – Variabilité spatio-temporelle des concentrations en éléments traces mesurées dans les invertébrés récifaux. Résultats des ANOVA à trois facteurs (zone x site x saison) réalisées pour les 13 éléments traces.

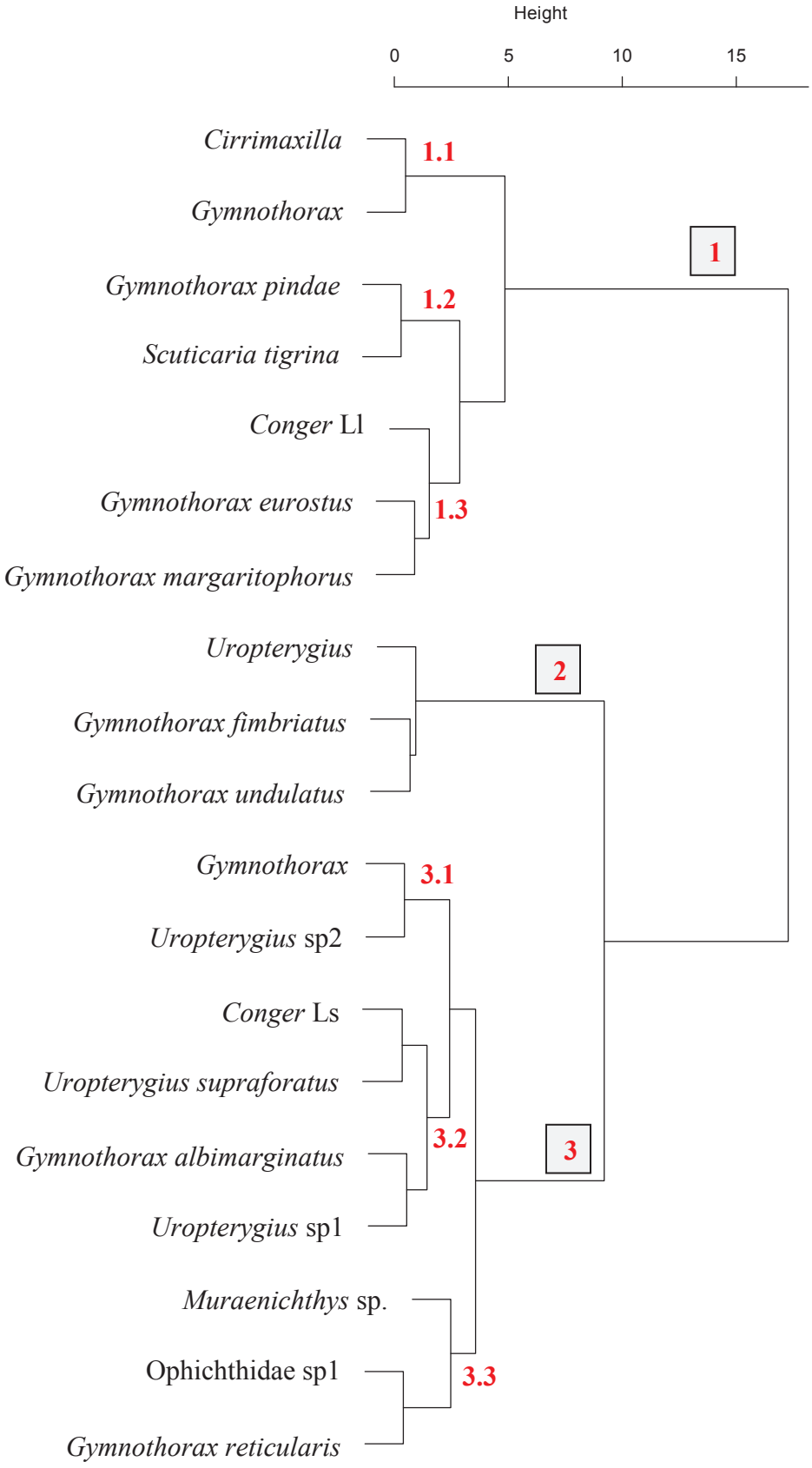
SOURCE	Facteur	Ag	As	Cd	Co	Cr	Cu	Fe	Hg	Mn	Ni	Pb	Se	Zn
Grapsus albolineatus	*site*	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	*
	saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	**	ns	ns
	site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns
	zone x site	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	***	ns	ns
Echinometra mathaei	*site*	ns	***	***	*	ns	***	ns	**	**	*	ns	*	ns
	saison	**	***	**	ns	ns	***	ns	ns	*	ns	ns	**	ns
	zone x site	ns	ns	**	***	ns	ns	**	**	**	*	ns	*	ns
	zone x site x saison	**	***	***	**	ns	***	*	**	**	*	ns	**	ns
Nerita albicilla	*site*	***	ns	ns	ns	ns	*	ns	***	ns	ns	ns	**	ns
	saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	*	*
	site x saison	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns
	zone x site	***	ns	ns	ns	ns	*	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
	zone x site x saison	***	ns	ns	ns	ns	*	ns	***	ns	ns	ns	*	**
Nerita plicata	*site*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	***	ns	ns	ns	ns	***
	saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
	zone x site	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	*	***
	zone x site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
Tectus niloticus	*site*	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
	saison	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns
	site x saison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	zone x site	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	zone x site x saison	ns	*	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns

*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

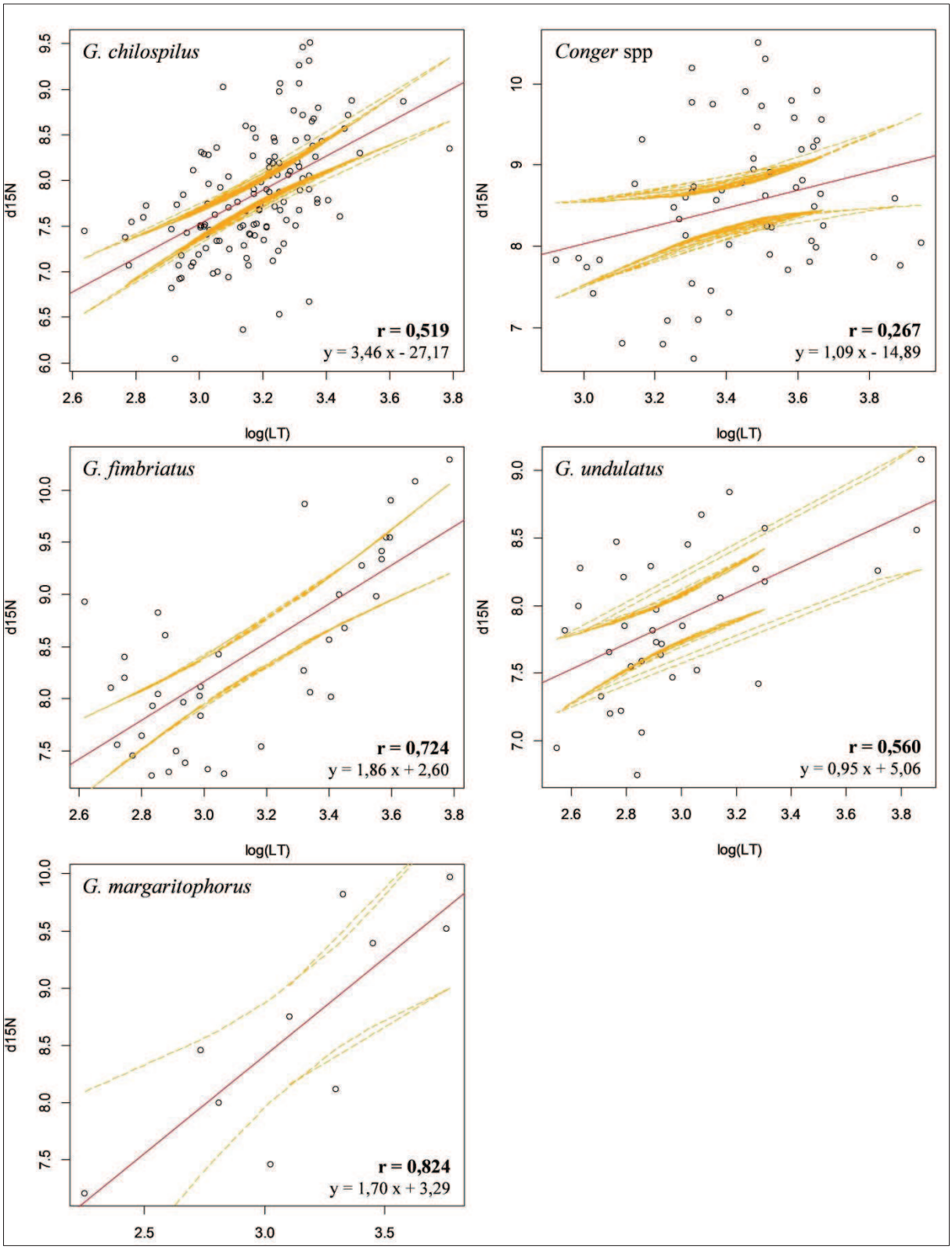
Annexe 4.15 – Variabilité spatiale de la contamination par les éléments traces des invertébrés récifaux. Les biplots obtenus à partir des analyses en composantes principales (ACP) illustrent les patrons de contamination par les éléments traces des invertébrés entre les sites (graphique droit) et la contribution de ces éléments à chacun des sites (graphique gauche).Les deux premiers axes de dimensions expliquent 45,8% de la variabilité des données et les variables contribuant le plus sont le Cr, Co, Fe et Ni pour l'axe 1 et As, Ag, Cu et Se pour l'axe 2.



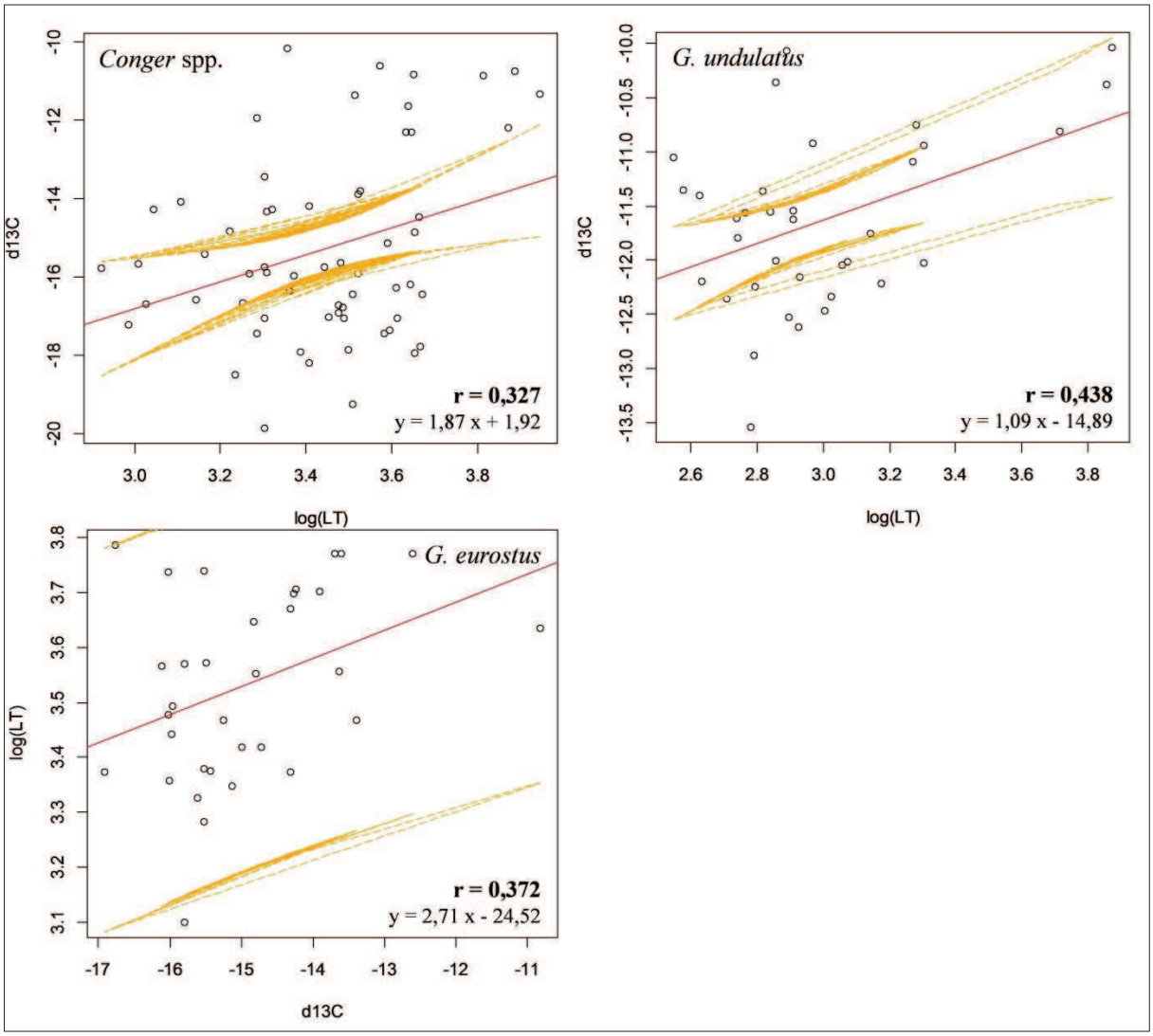
Annexe 5.1 – Dendrogramme des poissons anguilliformes obtenu par classification hiérarchique (ACH) à partir de leurs signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$).



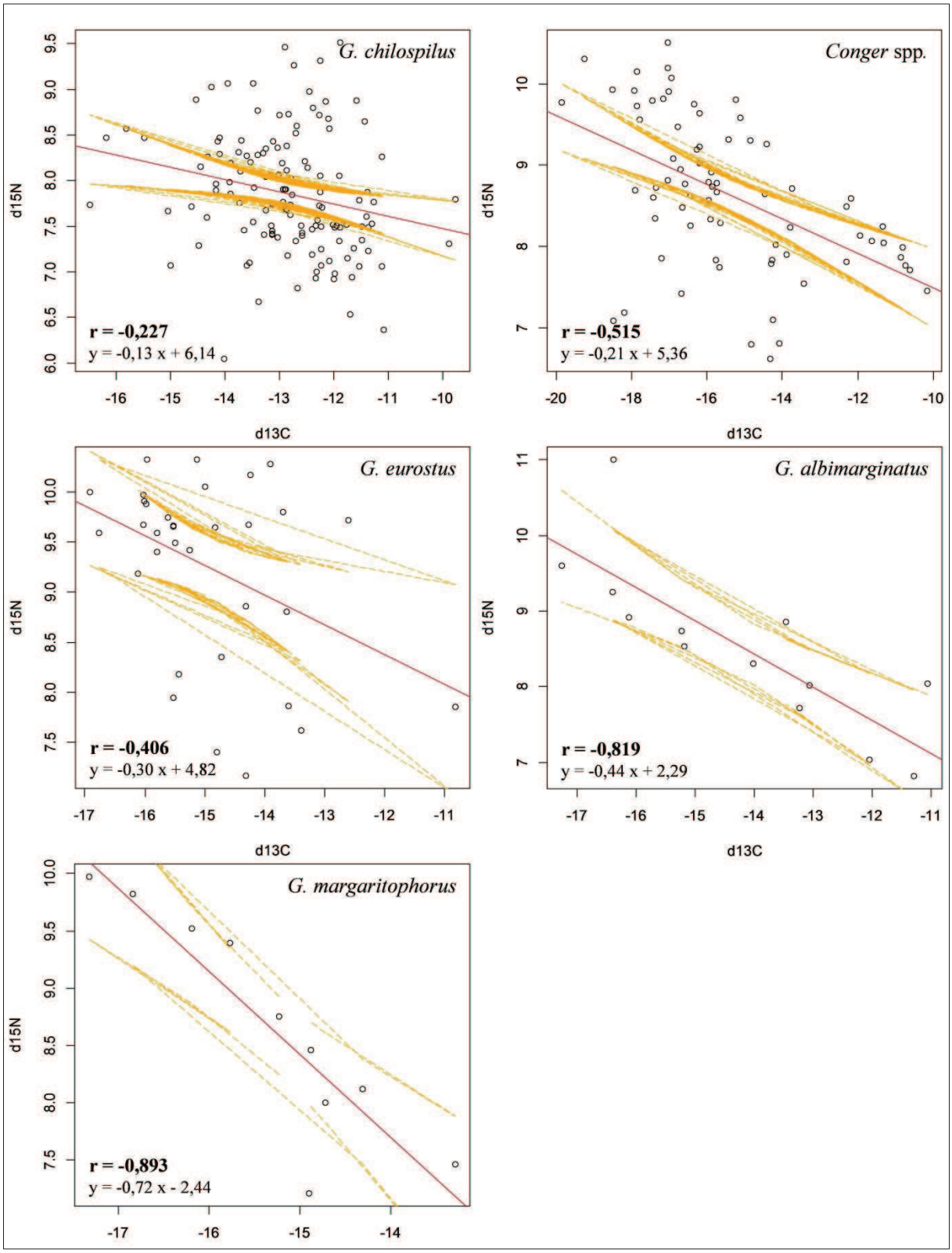
Annexe 5.2 – Régressions linéaires significatives obtenues entre le $\delta^{15}N$ (en ‰) et la longueur totale (log (L_T), en cm) des poissons anguilliformes. Dans chaque cas le coefficient de corrélation (r) et l'équation de la droite de régression sont indiqués. La droite de régression (rouge) et l'intervalle de confiance à 95% correspondant (orange) sont également illustrés.



Annexe 5.3 – Régressions linéaires significatives obtenues entre le $\delta^{13}C$ (en ‰) et la longueur totale (log (L_T), en cm) des poissons anguilliformes. Dans chaque cas le coefficient de corrélation (r) et l'équation de la droite de régression sont indiqués. La droite de régression (rouge) et l'intervalle de confiance à 95% correspondant (orange) sont également illustrés.



Annexe 5.4 – Régressions linéaires significatives obtenues entre le $\delta^{15}N$ et le $\delta^{13}C$ (en ‰) des poissons anguilliformes. Dans chaque cas le coefficient de corrélation (r) et l'équation de la droite de régression sont indiqués. La droite de régression (rouge) et l'intervalle de confiance à 95% correspondant (orange) sont également illustrés.



Annexe 5.5 – Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques chez six espèces de poissons anguilliformes. Résultats des ANOVA à trois facteurs (zone x site x saison) réalisées pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$.

	Facteurs	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
Gymnothorax chilospilus	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	ns
	site x saison	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns
***Conger* spp.**	*site*	*	ns
	saison	*	ns
	zone x site	ns	ns
	site x saison	ns	ns
	zone x site x saison	ns	ns
Gymnothorax fimbriatus	*site*	ns	***
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	ns
Gymnothorax undulatus	*site*	*	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	ns
Gymnothorax eurostus	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
	zone x site	ns	ns
	site x saison	ns	ns
Gymnothorax moluccensis	*site*	ns	ns
	saison	ns	ns
	site x saison	ns	ns

*Note : ns = non significatif $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.*

Annexe 5.6 – Variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des autres espèces de poissons anguilliformes. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

G. fimbriatus		*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*21*	-11,93 (0,96)	**ns**	8,01 (0,50)	*
	IR	*10*	-10,67 (0,75)		8,39 (0,94)	
	BR	*0*	/		/	
Gradient GN	CO1	*0*				
	IR1	*8*	-10,55 (0,68)		8,08 (0,75)	
	BR1	*0*	/		/	
Gradient GS	CO2	*21*	-11,93 (0,96)	**ns**	8,01 (0,51)	**ns**
	IR2	*2*	-11,62 (0,004)		9,65 (0,32)	
	BR2	*0*	/		/	
GN *vs.* GS				**ns**		**ns**

G. undulatus		*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*32*	-11,66 (0,83)	**ns**	7,93 (0,57)	**ns**
	IR	*3*	-11,48 (0,66)		7,56 (0,16)	
	BR	*0*	/		/	
Gradient GN	CO1	*4*	-10,54 (0,41)	**ns**	8,52 (0,41)	**ns**
	IR1	*2*	-11,19 (0,62)		7,58 (0,22)	
	BR1	*0*	/		/	
Gradient GS	CO2	*28*	-11,82 (0,74)		7,84 (0,54)	
	IR2	*1*	-12,05		7,52	
	BR2	*0*	/		/	
GN *vs.* GS				**ns**		**ns**

G. eurostus		*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*0*	/		/	
	IR	*5*	-14,98 (1,47)	**ns**	9,33 (1,03)	**ns**
	BR	*10*	-14,50 (0,98)		8,58 (0,99)	
Gradient GN	CO1	*0*	/		/	
	IR1	*1*	-16,12	**ns**	9,18	**ns**
	BR1	*2*	-14,00 (0,44)		8,48 (1,86)	
Gradient GS	CO2	*0*	/		/	
	IR2	*4*	-14,70 (1,53)	**ns**	9,36 (1,18)	**ns**
	BR2	*8*	-14,63 (1,06)		8,61 (0,88)	
GN *vs.* GS				**ns**		**ns**

G. moluccensis		*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	*0*	/		/	
	IR	*5*	-15,79 (1,24)	**ns**	9,55 (0,30)	**ns**
	BR	*4*	-17,11 (0,31)		9,69 (0,61)	
Gradient GN	CO1	*0*	/		/	
	IR1	*5*	-15,79 (1,24)	**ns**	9,55 (0,30)	**ns**
	BR1	*4*	-17,11 (0,31)		9,69 (0,61)	
Gradient GS	CO2	*0*	/		/	
	IR2	*0*	/		/	
	BR2	*0*	/		/	
GN *vs.* GS				**ns**		**ns**

Note : GN : Grand Nouméa, GS : Grand Lagon Sud ; CO : sites côtiers, IR : sites intermédiaires et BR : sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Sud (2) ; ns = non-significatif.

Annexe 5.7 – Variabilité temporelle des signatures isotopiques en carbone et en azote (moyenne ± écart-type de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des autres espèces de poissons anguilliformes. Le nombre d'échantillons (*N*), ainsi que les différences inter-sites (*p*) et leur significativité (*) sont indiquées (ANOVA, post-hoc de Tukey).

G. fimbriatus	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*4*	-11,36 (1,11)	**ns**	8,15 (0,50)	**ns**
		SF	*17*	-12,07 (0,91)		7,98 (0,51)	
	IR	SC	*2*	-10,68 (0,01)	**ns**	8,55 (1,42)	**ns**
		SF	*8*	-10,78 (0,85)		8,35 (0,92)	
	BR	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
Gradient GN	CO1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR1	SC	*2*	-10,67 (0,01)	**ns**	8,55 (1,42)	**ns**
		SF	*6*	-10,51 (0,80)		7,92 (0,51)	
	BR1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
Gradient GS	CO2	SC	*4*	-11,36 (1,11)	**ns**	8,15 (0,50)	**ns**
		SF	*17*	-12,07 (0,91)		7,98 (0,52)	
	IR2	SC	*0*	/		/	
		SF	*2*	-11,62 (0,004)		9,65 (0,32)	
	BR2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	

G. undulatus	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*11*	-11,52 (0,66)	**ns**	7,93 (0,55)	**ns**
		SF	*21*	-11,74 (0,91)		7,92 (0,59)	
	IR	SC	*2*	-11,19 (0,62)		7,58 (0,22)	
		SF	*1*	-12,05		7,52	
	BR	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
Gradient GN	CO1	SC	*1*	-10,94		8,18	
		SF	*3*	-10,41 (0,39)		8,63 (0,41)	
	IR1	SC	*2*	-11,19 (0,62)		7,58 (0,22)	
		SF	*0*	/		/	
	BR1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
Gradient GS	CO2	SC	*10*	-11,57 (0,66)	**ns**	7,91 (0,57)	**ns**
		SF	*18*	-11,96 (0,77)		7,80 (0,53)	
	IR2	SC	*0*	/			
		SF	*1*	-12,05		7,52	
	BR2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	

G. eurostus	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR	SC	*3*	-15,47 (1,85)	**ns**	8,93 (1,21)	**ns**
		SF	*2*	-14,25 (0,02)		9,92 (0,36)	
	BR	SC	*5*	-14,63 (0,81)	**ns**	8,31 (0,90)	**ns**
		SF	*5*	-14,37 (1,22)		8,86 (1,11)	
Gradient GN	CO1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR1	SC	*1*	-16,12		9,18	
		SF	*0*	/		/	
	BR1	SC	*1*	-14,31		7,17	
		SF	*1*	-13,69		9,8	
Gradient GS	CO2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR2	SC	*2*	-15,15 (2,49)	**ns**	8,81 (1,69)	**ns**
		SF	*2*	-14,25 (0,02)		9,92 (0,36)	
	BR2	SC	*4*	-14,71 (0,92)	**ns**	8,60 (0,73)	**ns**
		SF	*4*	-14,54 (1,33)		8,62 (1,13)	

G. moluccensis	Site	Saison	*N*	$\delta^{13}C$	*p*	$\delta^{15}N$	*p*
Gradient général	CO	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR	SC	*4*	-15,66 (1,38)	**ns**	9,48 (0,30)	**ns**
		SF	*1*	-16,34		9,82	
	BR	SC	*3*	-17,08 (0,37)	**ns**	9,82 (0,68)	**ns**
		SF	*1*	-17,2		9,31	
Gradient GN	CO1	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR1	SC	*4*	-15,66 (1,38)	**ns**	9,48 (0,30)	**ns**
		SF	*1*	-16,34		9,82	
	BR1	SC	*3*	-17,08 (0,37)	**ns**	9,82 (0,68)	**ns**
		SF	*1*	-17,2		9,31	
Gradient GS	CO2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	IR2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	
	BR2	SC	*0*	/		/	
		SF	*0*	/		/	

Note : GN : Grand Nouméa, GS : Grand Lagon Sud ; CO : sites côtiers, IR : sites intermédiaires et BR : sites barrières de la région de Nouméa (1) et du Sud (2) ; SC : saison chaude, SF : saison fraîche. ns = non-significatif.

Annexe 5.8 – Concentrations moyennes en éléments traces (± écart-type ; µg.g^{-1} poids sec) chez *G. chilospilus* et *Conger* spp. le long des gradients du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud.

G. chilospilus

	Grand Nouméa (GN)			Grand Lagon Sud (GS)		
	CO1	**IR1**	**BR1**	**CO2**	**IR2**	**BR2**
As	16,27 (13,65)	8,57 (7,52)	16,75 (4,87)	2,42 (1,26)	7,90 (3,62)	13,34 (6,49)
Cd	0,36 (0,31)	0,36 (0,30)	0,36 (0,18)	0,06 (0,07)	0,56 (0,85)	0,54 (0,34)
Co	0,21 (0,10)	0,10 (0,05)	0,09 (0,06)	0,22 (0,14)	0,11 (0,06)	0,05 (0,03)
Cr	16,83 (16,87)	3,21 (2,04)	4,28 (3,30)	1,76 (0,74)	4,28 (8,41)	4,05 (7,77)
Cu	2,35 (0,85)	1,75 (0,89)	1,38 (0,30)	1,51 (0,57)	1,74 (0,69)	1,49 (0,50)
Fe	95,2 (64,4)	33,8 (19,0)	35,4 (15,7)	26,5 (13,0)	46,4 (54,0)	35,5 (36,6)
Hg	0,07 (0,03)	0,05 (0,02)	0,04 (0,02)	0,05 (0,04)	0,07 (0,04)	0,04 (0,02)
Mn	2,92 (0,89)	2,13 (1,18)	1,70 (0,43)	5,04 (2,41)	1,72 (0,51)	2,00 (0,98)
Ni	9,21 (7,09)	1,33 (0,79)	1,09 (0,81)	1,17 (0,76)	1,84 (3,27)	1,73 (3,23)
Pb	0,07 (0,03)	0,06 (0,07)	0,05 (0,04)	0,06 (0,03)	0,03 (0,03)	0,04 (0,03)
Se	1,17 (0,28)	1,21 (0,47)	1,00 (0,19)	1,07 (0,28)	1,31 (0,28)	1,25 (0,54)
Zn	50,2 (6,5)	59,9 (23,3)	52,7 (11,4)	47,0 (12,1)	57,3 (9,3)	63,0 (20,7)

***Conger* spp.**

	Grand Nouméa (GN)		Grand Lagon Sud (GS)		
	CO1	**BR1**	**CO2**	**IR2**	**BR2**
As	42,51 (33,77)	20,68 (18,76)	29,77 (28,29)	20,57 (21,08)	9,67 (10,84)
Cd	0,05 (0,04)	0,04 (0,04)	0,02 (0,01)	0,03 (0,04)	0,08 (0,07)
Co	0,23 (0,20)	0,07 (0,04)	0,23 (0,21)	0,10 (0,06)	0,03 (0,01)
Cr	11,69 (6,00)	3,13 (1,61)	1,02 (0,45)	0,95 (0,31)	0,86 (0,14)
Cu	2,59 (1,21)	2,20 (0,81)	1,98 (0,61)	1,32 (0,43)	1,42 (0,55)
Fe	78,7 (34,2)	25,7 (8,2)	19,1 (7,60)	15,3 (4,0)	21,6 (12,3)
Hg	0,08 (0,04)	0,07 (0,03)	0,18 (0,09)	0,07 (0,03)	0,28 (0,22)
Mn	3,06 (1,73)	2,61 (3,34)	4,86 (2,93)	1,76 (0,95)	1,74 (1,06)
Ni	3,90 (2,05)	1,15 (0,67)	0,77 (0,25)	0,35 (0,14)	0,32 (0,20)
Pb	0,08 (0,06)	0,12 (0,17)	0,06 (0,02)	0,03 (0,01)	0,03 (0,01)
Se	2,77 (1,06)	1,65 (0,43)	1,50 (0,28)	1,37 (0,21)	1,28 (0,34)
Zn	58,7 (27,6)	40,8 (29,6)	60,9 (26,5)	33,8 (6,3)	36,2 (6,9)

Note: CO : sites côtiers ; IR : sites intermédiaires ; BR : sites barrières.

Annexe 5.9 – Concentrations moyennes en polluants organiques (± écart-type ; µg.g^{-1} poids sec) chez A) *G. chilospilus* et B) *Conger* spp. le long des gradients du Grand Nouméa et du Grand Lagon Sud.

A)

	Grand Nouméa (GN)			Grand Lagon Sud (GS)		
	CO1	**IR1**	**BR1**	**CO2**	**IR2**	**BR2**
PCB index (ng.g^{-1} pds sec)						
PCBTot	25,79 (8,98)	70,14 (78,71)	59,07 (56,06)	28,13 (11,28)	66,95 (57,15)	62,18 (29,27)
ΣICES	5,80 (1,67)	17,59 (18,5)	13,65 (11,80)	6,25 (2,90)	16,33 (13,90)	13,83 (5,80)
153/138	0,71 (0,10)	0,75 (0,15)	0,78 (0,08)	1,62 (0,20)	0,77 (0,13)	0,82 (0,11)
PCB chlorination classes (% de CTotal PCB)						
3 Cl	14,34 (4,50)	14,09 (4,40)	14,51 (4,11)	26,44 (4,10)	19,51 (4,90)	13,74 (2,16)
4 Cl	24,48 (12,55)	16,06 (10,80)	18,52 (7,00)	15,71 (5,60)	13,47 (2,70)	17,71 (3,19)
5 Cl	24,42 (5,30)	33,18 (7,50)	30,82 (4,90)	26,87 (5,20)	35,60 (5,40)	30,14 (6,92)
6 Cl	28,72 (10,30)	30,73 (11,20)	30,32 (7,60)	27,42 (3,40)	28,24 (5,20)	34,59 (7,04)
7 Cl	3,64 (1,58)	4,67 (2,30)	5,02 (3,50)	3,46 (0,89)	2,87 (0,88)	3,64 (1,44)
8 Cl	4,40 (3,25)	1,27 (1,50)	0,81 (0,98)	0,11 (0,05)	0,31 (0,36)	0,18 (0,14)
Pesticides (ng.g^{-1} pds sec)						
Ald.	0,11 (0,03)	0,11 (0,03)	0,07 (0,04)	0,21 (0,15)	0,12 (0,04)	0,06 (0,04)
Dia.	5,18 (4,63)	1,72 (2,30)	1,08 (1,00)	2,64 (1,70)	1,20 (0,67)	1,63 (0,78)
Diel.	0,30 (0,17)	0,43 (0,28)	0,44 (0,50)	0,51 (0,33)	0,28 (0,16)	0,29 (0,23)
Endo.I	0,83 (0,58)	0,95 (0,87)	1,17 (1,80)	1,35 (1,50)	1,64 (1,10)	1,56 (1,60)
Endo.II	1,30 (0,09)	2,73 (2,10)	1,87 (1,60)	1,77 (1,30)	1,99 (2,30)	2,12 (1,60)
Endr.	0,18 (0,13)	0,43 (0,85)	0,13 (0,06)	0,13 (0,05)	0,10 (0,01)	0,55 (1,40)
Hept.	0,47 (0,17)	0,59 (0,57)	0,23 (0,17)	1,18 (0,49)	0,25 (0,28)	0,18 (0,18)
Hept.A	0,59 (0,15)	1,66 (1,40)	1,46 (1,20)	0,73 (0,29)	1,73 (1,70)	1,71 (1,00)
Hept.B	0,20 (0,16)	0,40 (0,39)	0,41 (0,78)	0,40 (0,27)	0,04 (0,03)	0,13 (0,32)
Lind.	1,49 (0,51)	1,72 (0,91)	1,28 (0,58)	1,15 (0,46)	1,26 (0,77)	1,16 (0,32)
DDE	0,35 (0,29)	0,45 (0,45)	0,68 (1,00)	0,11 (0,01)	0,22 (0,20)	0,33 (0,35)
DDD	0,29 (0,18)	0,28 (0,29)	0,50 (0,72)	0,29 (0,21)	0,19 (0,05)	0,31 (0,19)
DDT	3,10 (1,21)	0,94 (1,50)	0,52 (0,74)	0,65 (0,50)	0,77 (0,73)	0,42 (0,54)
ΣDDT	3,74 (1,31)	1,67 (2,00)	1,71 (1,80)	1,05 (0,31)	1,18 (0,90)	1,06 (0,55)
ΣPest/ ΣPCB	1,27 (0,28)	0,53 (0,12)	0,52 (0,14)	0,99 (0,31)	0,47 (0,11)	0,51 (0,10)

G. chilospilus

B)

	Grand Nouméa (GN)			Grand Lagon Sud (GS)		
	CO1	**IR1**	**BR1**	**CO2**	**IR2**	**BR2**
PCB (ng.g^{-1} pds sec)						
PCBTot	75,59 (56,91)		40,16 (13,36)	31,95 (27,93)	99,47 (67,68)	15,43 (4,98)
ΣICES	19,12 (13,14)		10,93 (3,53)	8,38 (7,86)	26,32 (18,94)	3,89 (1,70)
153/138	0,77 (0,44)		0,78 (0,15)	1,04 (0,47)	0,88 (0,36)	1,43 (0,61)
PCB chlorination classes (% de CTotal PCB)						
3 Cl	15,28 (7,70)		11,24 (2,15)	17,86 (5,84)	19,94 (6,08)	25,78 (3,73)
4 Cl	17,37 (3,83)		22,43 (4,85)	19,26 (19,14)	11,07 (4,59)	20,35 (13,76)
5 Cl	33,38 (7,02)		36,39 (4,06)	25,86 (13,80)	32,74 (7,86)	31,72 (6,57)
6 Cl	27,21 (2,42)		24,05 (2,66)	23,33 (13,93)	32,37 (7,73)	18,73 (5,74)
7 Cl	5,04 (2,92)		4,24 (2,29)	13,04 (13,56)	3,62 (1,38)	2,63 (1,42)
8 Cl	1,72 (1,43)		1,66 (1,07)	0,66 (0,87)	0,26 (0,24)	0,78 (0,74)
Pesticides (ng.g^{-1} pds sec)						
Ald.	0,13 (0,07)		0,09 (0,02)	0,10[a]	0,12 (0,04)	0,12 (0,04)
Dia.	0,10 (0,01)		0,69 (1,15)	10,64 (6,58)	3,99 (2,31)	3,26 (1,45)
Diel.	0,88 (0,66)		0,41 (0,18)	0,29 (0,13)	0,25 (0,09)	0,24 (0,04)
Endo.I	1,20 (0,93)		0,57 (0,59)	0,44 (0,33)	0,61 (0,73)	2,77 (4,64)
Endo.II	4,24 (2,49)		2,18 (0,80)	1,71 (0,48)	2,61 (2,60)	2,44 (3,26)
Endr.	0,10 (0,003)		0,10 (0,01)	0,86 (0,16)	1,69 (3,19)	1,47 (2,67)
Hept.	0,59 (0,41)		0,47 (0,23)	0,55 (0,49)	0,51 (0,55)	0,60 (0,46)
Hept.A	2,74 (2,72)		1,14 (0,49)	0,69 (0,66)	2,47 (1,77)	0,35 (0,21)
Hept.B	0,89 (0,84)		0,43 (0,14)	0,30 (0,41)	0,30 (0,48)	0,12 (0,06)
Lind.	2,82 (1,44)		1,53 (0,50)	1,37 (1,61)	1,25 (0,93)	0,62 (0,27)
DDE	0,52 (0,65)		0,43 (0,31)	0,12 (0,02)	0,37 (0,21)	0,23 (0,24)
DDD	0,33 (0,32)		0,17 (0,11)	0,10	0,65 (0,22)	0,10
DDT	0,62 (0,71)		1,58 (2,27)	1,73 (2,30)	0,40 (0,61)	0,41 (0,27)
ΣDDT	1,47 (1,03)		2,18 (2,49)	1,94 (2,32)	1,42 (0,71)	0,74 (0,39)
ΣPest/ ΣPCB	0,50 (0,09)		0,52 (0,17)	2,82 (2,79)	0,51 (0,21)	1,78 (1,54)

Conger spp.

Note: CO : sites côtiers ; IR : sites intermédiaires ; BR : sites barrières. [a] *seulement une valeur.*

Annexe 5.10 – Comparaison entre études des régimes alimentaires de plusieurs espèces de poissons anguilliformes déterminés par la méthode des contenus stomacaux. La description des proies, le nombre de spécimens examinés (N) et le coefficient de vacuité (CV) sont indiqués, lorsque les données sont disponibles.

Espèce	*N*	CV	Détermination des proies	Références
Muraenidae				
G. albimarginatus			50 % poissons, 50 % crustacés	*Thollot 1996*
G. chilospilus	302	41 %	68 % "purée" non identifiée, 29 % crustacés (brachyoures, crevettes), 2 % poissons, 0,5 % polychètes, 0,5 % gastéropodes	*cette étude*
G. eurostus	6		50 % poissons (Labridae), 50 % crustacés (brachyoures, crevettes)	*Randal 1985*
G. fimbriatus	4		70 % poissons, 30 % crustacés	*Thollot 1996*
	20	30 %	53 % "purée" non identifiée, 26 % crustacés, 20 % poissons	*cette étude*
G. margaritophorus	25	92 %	100 % crustacés (brachyoures et crevettes)	*Harmelin-Vivien 1979*
	3		50 % crustacés, 50 % poissons	*Hiatt et Strasburg 1960*
	4	100 %		*cette étude*
G. moluccensis	1		100 % poissons	*Parrish et al. 1986*
G. reticularis	2		50 % poissons, 50 % crustacés	*Masuda et Allen 1993*
G. undulatus	215	78 %	75,5 % crustacés (brachyoures et crevettes), 10 % polychètes, 8 % poissons, 6 % céphalopodes, 0,5 % gastéropodes	*Harmelin-Vivien 1979*
	7		80 % poissons, 20 % crustacés	*Thollot 1996*
	27	22 %	100 % "purée" non identifiée	*cette étude*
Congridae				
Conger spp.	107	24,3 %	61,5 % brachyoures (brachyoures, crevettes, amphipodes, isopodes, stomatopodes), 34 % poissons (Blennidae, Labridae, gobiidae, Scaridae et Apogonidae), 5 % polychètes	*Harmelin-Vivien 1979*
	6		83 % poissons, 17 % crustacés (crevettes)	*Randal 1985 ; Honebrink 1990*
			80 % poissons, 20 % crustacés	*Thollot 1996*
	57	39 %	49 % poissons (Blennidae), 29 % "purée" non identifiée, 22 % crustacés (crevettes, brachyoures et stomatopodes)	*cette étude*
Ophichthidae	24	40 %	25 % crustacés (crevettes, brachyoures, stomatopodes, amphipodes), 8 % poissons, 67 % polychètes (1 seule espèce, *Leiuranus semicinstus*)	*Harmelin-Vivien 1979*
			75 % crustacés, 25 % poissons	*Thollot 1996*
	32	19 %	40 % crustacés, 40 % "purée", 13,5 % poissons, 7 % polychètes	*cette étude*

Annexe 6.1 - Niveaux trophiques estimés des différents consommateurs récifaux des voie trophique A, B et C ; niveau trophique calculé à partir des producteurs primaires (NT_P) et celui calculé à partir des consommateurs primaires (NT_C). Dans chaque cas, le groupe trophique (GT) et la signature en azote ($\delta^{15}N$) des consommateurs sont indiqués. Les NT calculés des poissons ont été comparés à ceux donnés dans la littérature (N_{ref}, en gris) et calculé à partir des analyses de contenus stomacaux (données Fishbase, *http://www.fishbase.org*, visité le 04/08/13) *(cf. détail du calcul du NT en Fig. 6.2 et détail des espèces dans chaque groupe en Annexe A).*

		voie trophique « récifale » (C)					
Type	**GT**	**$\delta^{15}N$**		**NT_{PC}**	**NT_{CC}**	**E-type**	**NT_{ref}**
Amphipodes	H1	2,97	± 0,97	**1,3**	**2,0**	0,3	
Mysidacées	H2	4,24	± 1,20	**1,7**	**2,4**	0,4	
Euphausiacées	O1	4,85		**1,8**	**2,6**		
Crevettes	O2	5,68	± 1,14	**2,1**	**2,8**	0,3	
Echinidae 1	C	7,02	± 0,87	**2,5**	**3,2**	0,3	
Asteridae 1	C	7,07	± 0,29	**2,5**	**3,2**	0,1	
Acanthuridae 2	H/D	5,58	± 0,30	**2,0**	**2,8**	0,1	2,00 (00)
Opistognathidae	O	7,21	± 0,50	**2,5**	**3,2**	0,1	nd
Pomacentridae 8	O	7,58	± 0,23	**2,6**	**3,4**	0,1	2,00 à 2,93
Pomacanthidae 1	O	7,83	± 0,38	**2,7**	**3,4**	0,1	2,75 à 2,79
Pomacanthidae 2	O	9,00		**3,1**	**3,8**		2,75 (0,33)
Scorpaenidae	mC	7,49	± 0,04	**2,6**	**3,3**	0,0	3,39 (0,50)
Pomacentridae 5	mC	7,69	± 0,56	**2,7**	**3,4**	0,2	2,43 à 3,13
Tetraodontidae	mC	7,86	± 0,46	**2,7**	**3,4**	0,1	2,84 à 3,07
Labridae 1	mC	8,00	± 0,51	**2,8**	**3,5**	0,1	3,37 à 3,54
Pseudochromidae	mC	8,44	± 0,29	**2,9**	**3,6**	0,1	nd
Apogonidae 1	mC	8,51	± 0,62	**2,9**	**3,6**	0,2	3,50 (0,50)
Apogonidae 4	mC	8,57	± 0,25	**2,9**	**3,6**	0,1	3,50 à 3,83
Pomacentridae 2	mC	8,84		**3,0**	**3,7**		3,24 à 3,39
Apogonidae 9	mC	8,86	± 0,37	**3,0**	**3,7**	0,1	3,50 (0,50)
Pinguipedidae 2	MC	7,96		**2,7**	**3,5**		3,45 à 3,54
Labridae 2	MC	9,48		**3,2**	**3,9**		3,34 à 3,55
Chaetodontidae 3	Co	8,09	± 0,35	**2,8**	**3,5**	0,1	3,55 (0,44)
Chaetodontidae 1	Co	9,34	± 0,06	**3,2**	**3,9**	0,0	2,90 à 3,33
Pomacentridae 7	Zpk	7,76	± 0,19	**2,7**	**3,2**	0,1	2,67 (0,29)
Pomacentridae 1	Zpk	7,94	± 0,74	**2,7**	**3,5**	0,2	2,00 à 2,70
Pomacentridae 4	Zpk	8,37	± 0,33	**2,9**	**3,6**	0,1	2,94 à 3,46
Pomacentridae 6	Zpk	8,49	± 0,37	**2,9**	**3,6**	0,1	2,30 à 2,74
Pomacentridae 9	Zpk	8,51	± 0,13	**2,9**	**3,6**	0,0	2,52 à 3,35
Apogonidae 7	Zpk	8,60	± 0,05	**2,9**	**3,7**	0,0	3,30 (0,32)
Pomacentridae 3	Zpk	8,93	± 0,38	**3,0**	**3,8**	0,1	3,40 (0,45)
Apogonidae 2	Zpk	9,49	± 0,24	**3,2**	**3,9**	0,1	3,50 (0,50)
Apogonidae 3	Zpk	9,91	± 0,45	**3,3**	**4,0**	0,1	4,14 (0,72)
Cirrithidae	P	9,10		**3,1**	**3,8**		4,30 (0,76)
Ophichthidae 1	mC	7,49	± 0,48	**2,6**	**3,3**	0,1	nd
G. reticularis	mC	7,55	± 0,58	**2,6**	**3,3**	0,2	3,97 (0,65)
***Uropterygius* sp1**	MC	8,11		**2,8**	**3,5**		nd
G. albimarginatus	MC	8,52	± 1,10	**2,9**	**3,6**	0,3	nd
G. margaritophorus	MC	8,67	± 0,98	**3,0**	**3,7**	0,3	3,53 à 3,60
***Conger* Ll**	MC	8,75	± 0,99	**3,0**	**3,7**	0,3	3,50 à 4,36
G. eurostus	MC	9,25	± 0,92	**3,1**	**3,8**	0,3	4,13 (0,67)
G. pindae	P	9,46	± 0,89	**3,2**	**3,9**	0,3	nd
S. tigrina	P	9,69	± 0,33	**3,3**	**4,0**	0,1	nd
C. formosa	P	9,76	± 0,70	**3,3**	**4,0**	0,2	nd
G. moluccensis	P	10,01	± 0,72	**3,3**	**4,1**	0,2	4,20 (0,73)

voie trophique « sédimentaire » (B)							
Type	**GT**	**$\delta^{15}N$**		**NT_{PB}**	**NT_{CB}**	**E-type**	**NT_{ref}**
Strombidae	H1	3,04	0,81	**1,2**	**1,8**	0,2	
Trochiidae	H1	3,64	0,54	**1,4**	**2,0**	0,2	
Planaxidae	H2	4,17	1,18	**1,5**	**2,2**	0,3	
Neritidae 2	H2	4,56	2,22	**1,7**	**2,3**	0,7	
Turbinidae	H2	4,64	0,94	**1,7**	**2,3**	0,3	
Petits pagures 2	O1	4,77	0,88	**1,7**	**2,3**	0,3	
Petits crabes 2	O1	5,13	1,10	**1,8**	**2,4**	0,3	
Neritidae 1	O2	5,21	1,10	**1,8**	**2,5**	0,3	
Nassariidae	O2	5,45	0,90	**1,9**	**2,5**	0,3	
Isopodes	O2	5,55	1,56	**1,9**	**2,6**	0,5	
Cerithiidae 2	O2	5,62	1,01	**2,0**	**2,6**	0,3	
Polychètes	O2	5,76	1,87	**2,0**	**2,6**	0,6	
Grands pagures 2	O2	5,88	0,80	**2,0**	**2,7**	0,2	
Ophiuridae	O2	6,42	0,49	**2,2**	**2,8**	0,1	
Echinidae 2	C1	6,89	1,34	**2,3**	**3,0**	0,4	
Conidae	C1	6,92	1,25	**2,4**	**3,0**	0,4	
Muricidae	C1	7,08	1,14	**2,4**	**3,0**	0,3	
Asteridae 2	C1	7,15	0,66	**2,4**	**3,0**	0,2	
Petits crabes 1	C2	8,15	0,38	**2,7**	**3,3**	0,1	
Scaridae	H/D	5,15	0,63	**1,8**	**2,4**	0,2	2,00 à 2,75
Blenniidae	H/D	6,39	0,44	**2,2**	**2,8**	0,1	2,00 (00)
Acanthuridae 1	H/D	6,80	0,35	**2,3**	**2,9**	0,1	2,00 (00)
Platycephalidae	O	6,91	0,05	**2,3**	**3,0**	0,0	3,79 (0,63)
Monacanthidae	Co	6,91	0,47	**2,3**	**3,0**	0,1	3,27 à 3,34
Chaetodontidae 2	Co	8,44	0,34	**2,8**	**3,4**	0,1	2,92 à 3,63
Apogonidae 10	mC	7,45	0,34	**2,5**	**3,1**	0,1	3,72 (0,60)
Pinguipedidae 1	MC	7,51	0,32	**2,5**	**3,1**	0,1	nd
Apogonidae 6	mC	7,73	0,31	**2,6**	**3,2**	0,1	3,50 (0,50)
Apogonidae 8	mC	8,02	0,66	**2,7**	**3,3**	0,2	3,50 à 3,57
Apogonidae 5	mC	8,42	0,34	**2,8**	**3,4**	0,1	nd
***Muraenichthys* sp.**	mC	6,23	0,95	**2,1**	**2,8**	0,3	nd
***Uropterygius* sp2**	mC	7,73		**2,6**	**3,2**	#DIV/0!	nd
G. chilospilus	mC	7,86	0,65	**2,6**	**3,2**	0,2	nd
G. undulatus	MC	7,89	0,55	**2,6**	**3,3**	0,2	3,62 à 4,32
U. macrocephalus	MC	8,27		**2,7**	**3,4**		nd
***Conger* Ls**	MC	8,39	0,74	**2,8**	**3,4**	0,2	3,50 à 4,36
G. fimbriatus	MC	8,43	0,87	**2,8**	**3,4**	0,3	4,04 (0,67)
U. supraforatus	MC	8,63		**2,9**	**3,5**		nd

voie trophique « détritique » (A)						
Type	**GT**	**$\delta^{15}N$**		**NT_{PA}**	**NT_{CA}**	**E-type**
Neritidae 3	H1	3,10	0,94	**1,1**	**2,0**	0,3
Cerithiidae 1	H1	3,31	0,07	**1,2**	**2,1**	0,0
Petits pagures 1	H1	3,32	0,46	**1,2**	**2,1**	0,1
Asteridae 3	O1	5,18	0,88	**1,8**	**2,6**	0,3
Grands pagures 1	O2	5,39	1,51	**1,8**	**2,7**	0,4
Grand crabes	O2	5,91	1,38	**2,0**	**2,8**	0,4

Annexe 6.2 –Surface des ellipses standard corrigées (SEAc) et des aires totales (TA) des différents groupes trophiques. Le rapport SEAc/TA est également indiqué.

	SEAc	TA	SEAc / TA
mC1	2,5	3,1	1,2
mC2	2,3	15,9	6,8
MC1	2,2	9,8	4,5
MC2	4,2	15,2	3,6
MC3	4,7	25,4	5,4
P	3,7	18,2	4,9

Note : mC1 : microcarnivores 1 ; mC2 : microcarnivores 2 ; MC1 : macrocarnivores 1 ; MC2 : macrocarnivores 2 ; MC3 : macrocarnivores 3 ; P : Piscivores 3.

Annexe 6.3 – Pourcentages de recouvrement entre ellipses standard des différents groupes trophiques. La valeur indiquée correspond au pourcentage de recouvrement du groupe de la ligne sur le groupe de la colonne ; par exemple l'aire de recouvrement entre les microcarnivores 2 et les macrocarnivores 2 représente 65% de l'aire des microcarnivores 2 et 36 % de l'aire des macrocarnivores 2.

	mC1	mC2	MC1	MC2	MC3	P
mC1		0,1	0	0	0	0
mC2	0,1		19	**36**	0	0
MC1	0	18		15	0	0
MC2	0	**65**	28		31	10
MC3	0	0	0	35		36
P	0	0	0	9	29	

Note : mC1 : microcarnivores 1 ; mC2 : microcarnivores 2 ; MC1 : macrocarnivores 1 ; MC2 : macrocarnivores 2 ; MC3 : macrocarnivores 3 ; P : Piscivores 3.

Annexe 7.1 - Rapports des concentrations en éléments traces mesurées dans le foie et le muscle de différentes espèces de poissons anguilliformes. Les rapports sont différenciés selon si ils indiquent de plus fortes concentrations dans le foie (gris clair) ou dans le muscle (gris foncé). Les rapports en gras correspondent aux différences de concentrations significatives entre les deux tissus. Le nombre de spécimens analysés est également indiqué (*N*).

Espèces	*Conger* spp.	*Gymnothorax chilospilus*	*Gymnothorax undulatus*	*Gymnothorax eurostus*	*Gymnothorax fimbriatus*	*Uropterygius sp.*
Ag	8,63 (14,88)	**29,33 (43,09)**	3,19 (2,35)	19,17 (24,40)	3,89	13,45
As	1,28 (0,70)	0,96 (0,24)	0,68 (0,10)	2,26 (0,06)	0,44	0,84
Cd	**21,20 (34,75)**	**6,75 (5,10)**	-	3,43 (1,40)	6,60	14,56
Co	**4,08 (0,94)**	**4,11 (1,98)**	**3,36 (1,84)**	2,36 (0,10)	3,51	1,88
Cr	0,87 (0,64)	**1,00 (1,25)**	0,67 (0,11)	1,08 (0,53)	0,57	0,90
Cu	**9,86 (8,44)**	**7,62 (4,24)**	**12,95 (1,88)**	11,76 (5,80)	10,05	9,38
Fe	**32,03 (43,00)**	**16,19 (13,67)**	**157,98 (75,96)**	74,50 (65,98)	80,82	12,16
Hg	0,905 (0,268)	**2,921 (1,160)**	**1,581 (0,237)**	3,152 (1,025)	6,738	2,481
Mn	2,26 (1,71)	1,14 (0,53)	**0,56 (0,07)**	1,25 (0,40)	0,41	0,47
Ni	2,66 (2,01)	1,46 (2,20)	0,65 (0,06)	1,5 (0,19)	0,84	0,55
Pb	-	**6,35 (13,78)**	-	0,61 (0,77)	-	1,63
Se	**4,25 (2,48)**	**3,96 (1,36)**	**2,41 (0,50)**	5,08 (0,62)	2,58	3,19
V	*<dl*	*<dl*	**1,21 (0,17)**	*<dl*	1,51	*<dl*
Zn	**2,41 (0,82)**	**2,32 (0,64)**	**1,35 (0,05)**	2,80 (0,78)	1,29	1,52
N	*6*	*37*	*3*	*2*	*1*	*1*

Note : < dl : sous la limite de détection.

Annexe 7.2 - Corrélations entre les concentrations en éléments traces mesurées dans le foie et le muscle des poissons anguilliformes. La significativité des corrélations (*p*) et les coefficients de corrélations (r) sont donnés, ainsi que le nombre de spécimens analysés (*N*).

	Toutes espèces		*G. chilospilus*		*Conger* spp.	
	p	*r*	*p*	*r*	*p*	*r*
Ag	ns	0,040	ns	-0,053	ns	-0,367
As	***	**0,864**	***	**0,937**	*	**0,909**
Cd	***	**0,721**	*	**0,414**	ns	-0,289
Co	***	**0,615**	***	**0,616**	**	**0,930**
Cr	ns	0,272	ns	0,076	ns	-0,555
Cu	ns	0,277	*	**0,356**	ns	0,353
Fe	ns	-0,169	ns	0,196	ns	-0,490
Hg	***	**0,747**	***	**0,824**	ns	0,749
Mn	ns	0,257	ns	-0,029	ns	0,213
Ni	*	**0,299**	ns	0,167	ns	-0,124
Pb	ns	0,163	*	**0,406**	/	/
Se	ns	0,198	ns	0,127	ns	-0,167
Zn	ns	0,252	ns	0,108	ns	0,023
N	*50*	*50*	*37*	*37*	*6*	*6*

Annexe 7.3 - Corrélations entre les éléments traces d'origine minière (a) et d'origine urbaine ou autre (b). La significativité des corrélations est indiqué par la p-value (*p*) et les coefficients de corrélations (r) sont donnés dans le cas des relations significatives ($p < 0,05$).

a) Eléments traces « miniers »

	Co	Cr	Fe	Mn	Ni
Co		ns	ns	***	ns
Cr	-		***	***	***
Fe	-	**0,709**		***	***
Mn	**0,555**	**0,404**	**0,562**		***
Ni	-	**0,764**	**0,772**	**0,429**	

b) Eléments traces « urbains » et autres

	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn
Ag		***	***	***	***	**	***	***	***
As	-0,692		***	***	***	**	ns	***	***
Cd	**0,568**	-0,363		***	ns	*	***	***	***
Cu	**0,776**	-0,394	**0,594**		**	***	***	***	***
Hg	-0,366	**0,608**	-	-0,137		ns	***	***	***
Pb	**0,160**	-0,153	**0,128**	**0,206**	-		**	***	**
Se	**0,458**	-	**0,511**	**0,684**	**0,224**	**0,133**		*	***
V	**0,742**	-0,854	**0,345**	**0,501**	-0,657	**0,217**	**0,122**		***
Zn	-0,840	**0,916**	-0,446	-0,563	**0,592**	-0,143	-0,228	-0,93	

*Note : ns = non significatif $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.*

Annexe 7.4 - Résumé de la variabilité des concentrations en élément traces « minier » (a) et d'origine urbaine ou autre (b) entre les sources et les consommateurs (invertébrés et poissons) des différentes voies trophiques benthiques ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (voie A), par la MOS (voie B) et le turf (voie C) (ANOVA, post-hoc de Tukey).

a) Eléments traces « miniers »

	Co	**Cr**	**Fe**	**Mn**	**Ni**
Sources	B < C, C < A **	A = C < B ***	A = C < B ***	A < B *	A = C < B ***
Consommateurs	ns	ns	A = C < B *	A = C < B *	ns
Invertébrés	A < B *	ns	A < B ***	A < B **	ns
Poissons	ns	ns	ns	ns	ns

b) Eléments traces « urbains » et autres

	Ag	**As**	**Cd**	**Cu**	**Hg**	**Pb**	**Se**	**V**	**Zn**
Sources	C < B *	A < B ***	ns	B < A = C ***	B < A = C ***	ns	A = C < B ***	A = C < B ***	/
Consommateurs	C < A = B **	ns	ns	C < B < A***	A = B < C ***	ns	A = B < C *	/	C < B < A *
Invertébrés	ns	ns	C = A < B**	ns	ns	ns	ns	/	ns
Poissons	/	C < B ***	/	ns	C < B *	ns	B < C ***	/	C < B ***

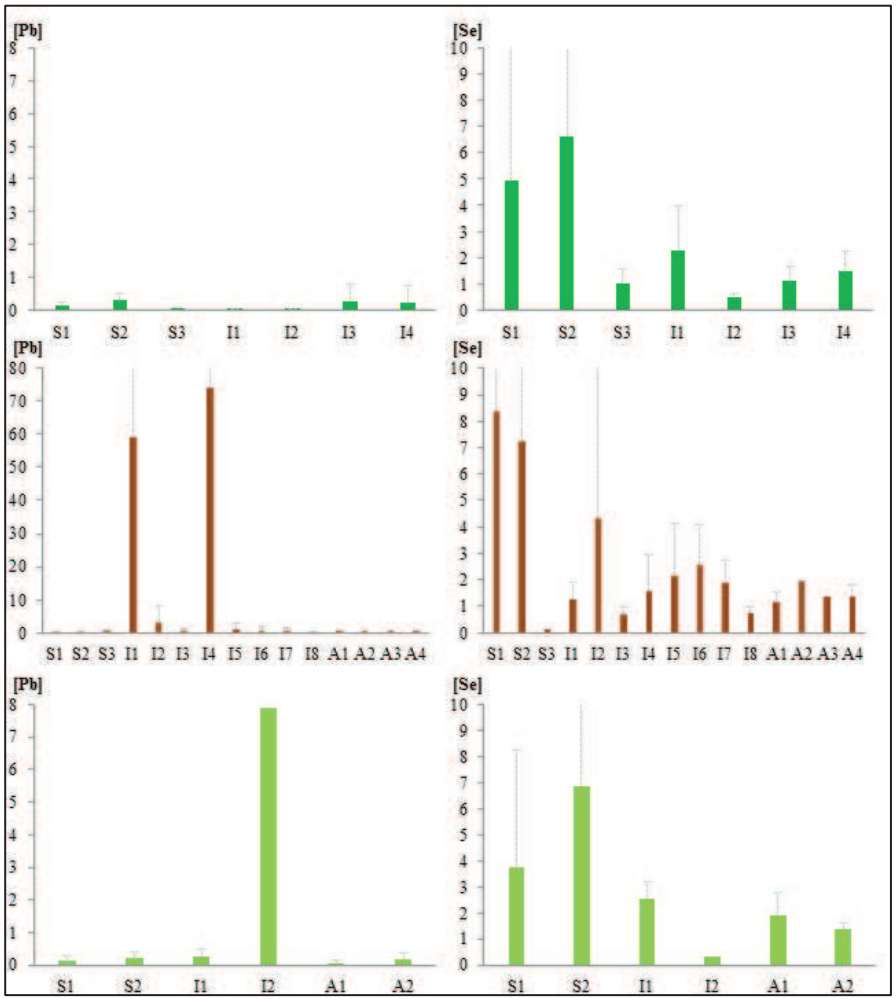
*Note : ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe 7.5 – Concentrations moyennes en éléments traces entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (voie A, vert foncé), par la MOS (voie B, marron) et le turf (voie C, vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues.

RT	Code	Espèces	*N*	Co	Cr	Fe	Mn	Ni
A	S1	***Halodule uninervis***	*12*	18,90 (30,78)	0,57 (0,22)	18,79 (23,29)	18,00 (26,00)	0,36 (0,33)
A	S2	***Padina australis***	*11*	8,95 (6,67)	0,84 (0,64)	15,42 (7,35)	12,07 (8,57)	0,20 (0,11)
A	S3	***Turbinaria* spp.**	*21*	0,85 (0,99)	0,33 (0,33)	*< dl*	1,62 (1,16)	0,27 (0,49)
A	I1	***Nerita* spp.**	*5*	0,32 (0,20)	17,08 (23,26)	79,79 (67,51)	7,32 (2,10)	6,27 (8,89)
A	I2	**petits pagures**	*5*	0,29 (0,07)	1,10 (0,86)	32,49 (16,03)	3,36 (1,01)	2,73 (0,48)
A	I3	**gros pagures**	*5*	0,28 (0,22)	1,63 (2,34)	90,28 (105,35)	16,43 (31,87)	2,15 (1,29)
A	I4	***Grapsus albolineatus***	*17*	0,10 (0,07)	2,64 (4,32)	19,96 (14,11)	2,98 (5,54)	1,41 (1,79)
B	S1	***Halimeda cylindracea***	*21*	8,97 (21,28)	0,47 (0,65)	12,87 (19,43)	10,08 (21,73)	0,07 (0,04)
B	S2	***Sargassum* spp.**	*12*	5,84 (5,19)	0,70 (0,31)	20,58 (19,08)	9,83 (7,97)	0,15 (0,07)
B	S3	**MOS**	*36*	1,99 (3,37)	12,44 (16,24)	2922,98 (5947,18)	35,33 (58,91)	9,66 (13,93)
B	I1	**petits crabes**	*13*	1,30 (3,05)	9,85 (26,41)	1498,52 (2968,73)	25,85 (49,01)	9,05 (22,28)
B	I2	**gros pagures**	*3*	0,60 (0,45)	21,36 (27,50)	111,41 (70,53)	5,93 (3,50)	11,37 (13,41)
B	I3	**petits pagures**	*12*	0,49 (0,29)	13,80 (30,71)	180,90 (288,14)	24,71 (22,04)	5,74 (7,80)
B	I4	**isopodes**	*3*	0,28 (0,21)	1,71 (1,26)	124,19 (60,24)	3,82 (1,80)	2,27 (1,45)
B	I5	***Echinometra mathaei***	*8*	0,53 (0,32)	0,65 (0,50)	26,22 (9,97)	8,78 (12,84)	2,19 (0,80)
B	I6	***Conus* spp.**	*7*	1,50 (3,02)	138,94 (254,30)	555,07 (854,72)	12,98 (16,70)	72,93 (136,10)
B	I7	***Nerita* spp.**	*44*	0,65 (2,23)	9,25 (30,54)	78,66 (86,60)	30,63 (37,23)	6,77 (21,49)
B	I8	***Tectus niloticus***	*11*	0,15 (0,14)	1,27 (1,04)	40,27 (22,92)	2,20 (3,34)	0,76 (0,62)
B	A1	***Gymnothorax chilospilus***	*48*	0,11 (0,08)	4,53 (7,15)	40,19 (36,89)	2,28 (1,43)	1,95 (3,19)
B	A2	***Gymnothorax undulatus***	*3*	0,05 (0,01)	0,56 (0,09)	7,22 (0,53)	3,69 (0,76)	0,34 (0,06)
B	A3	***Gymnothorax fimbriatus***	*1*	0,07	0,87	18,94	4,99	0,47
B	A4	***Conger* Ls**	*9*	0,10 (0,17)	1,80 (1,93)	24,10 (12,06)	3,46 (3,23)	0,68 (0,79)
C	S1	***Halimeda opuntia***	*27*	5,25 (5,59)	0,60 (0,46)	9,13 (6,26)	6,33 (5,86)	0,18 (0,25)
C	S2	**Turf**	*30*	9,72 (8,18)	1,15 (1,01)	30,04 (36,48)	17,76 (19,55)	1,18 (1,96)
C	I1	**Crevette**	*3*	0,15 (0,03)	0,21 (0,14)	27,37 (9,04)	2,76 (0,42)	1,25 (0,21)
C	I2	***Parasalenia gratiosa***	*1*	0,41	62,17	225,38	3,33	26,60
C	A1	***Conger* Ll**	*28*	0,14 (0,14)	4,75 (5,91)	37,62 (34,56)	2,42 (1,89)	1,69 (1,94)
C	A2	***Gymnothorax eurostus***	*2*	0,23 (0,18)	0,50 (0,01)	15,69 (10,53)	2,15 (0,96)	0,17 (0,01)

VT	Code	*N*	Espèces	Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn
A	S1	*12*	***Halodule uninervis***	11,5 (12,44)	*< dl*	1,35 (1,77)	1091,62 (1667,79)	0,004 (0,001)	0,14 (0,10)	4,94 (5,29)	13,52 (4,66)	*< dl*
A	S2	*11*	***Padina australis***	6,27 (2,53)	0,28 (0,17)	0,90 (0,25)	361,16 (254,97)	0,007 (0,006)	0,30 (0,19)	4,00 (4,45)	10,93 (7,92)	*< dl*
A	S3	*21*	***Turbinaria* spp.**	12,57 (11,08)	*< dl*	0,57 (0,26)	33,58 (29,70)	0,006 (0,002)	0,05 (0,04)	1,02 (0,57)	7,08 (2,89)	*< dl*
A	I1	*5*	***Nerita* spp.**	0,11 (0,09)	34,48 (21,54)	0,09 (0,07)	44,52 (36,59)	0,004	0,03 (0,02)	2,28 (1,68)	*< dl*	61,82 (10,68)
A	I2	*5*	**petits pagures**	0,04 (0,02)	3,60 (0,84)	0,53 (0,69)	8,04 (3,63)	0,008 (0,006)	0,04 (0,01)	0,50 (0,10)	*< dl*	52,29 (11,20)
A	I3	*5*	**gros pagures**	0,04 (0,02)	27,12 (19,49)	0,28 (0,34)	15,21 (13,73)	0,011 (0,015)	0,27 (0,51)	1,12 (0,58)	*< dl*	150,27 (72,02)
A	I4	*17*	***Grapsus albolineatus***	0,24 (0,16)	24,81 (14,31)	0,09 (0,17)	35,69 (25,89)	0,072 (0,071)	0,22 (0,53)	1,48 (0,75)	*< dl*	85,06 (27,56)
B	S1	*21*	***Halimeda cylindracea***	11,97 (9,64)	*< dl*	1,47 (2,27)	611,17 (1609,69)	0,002 (0,001)	0,10 (0,13)	8,36 (19,19)	7,66 (3,99)	*< dl*
B	S2	*12*	***Sargassum* spp.**	17,47 (13,24)	*< dl*	0,75 (0,24)	284,6 (234,04)	0,005 (0,001)	0,2 (0,12)	7,22 (6,09)	17,26 (12,83)	*< dl*
B	S3	*36*	**MOS**	*< dl*	4,43 (7,06)	*< dl*	2,29 (5,10)	0,005 (0,012)	0,28 (0,32)	0,12 (0,05)	9,07 (18,02)	5,50 (4,14)
B	I1	*13*	**petits crabes**	0,31 (0,48)	108,85 (280,52)	2,63 (5,30)	46,76 (38,04)	0,109 (0,143)	59,08 (212,53)	1,28 (0,65)	*< dl*	152,98 (98,38)
B	I2	*3*	**gros pagures**	0,32 (0,33)	15,38 (9,04)	8,59 (14,82)	47,34 (28,85)	0,017 (0,012)	3,04 (4,96)	4,33 (6,03)	*< dl*	175,25 (111,11)
B	I3	*12*	**petits pagures**	0,18 (0,42)	9,97 (5,24)	0,13 (0,34)	15,26 (8,78)	0,018 (0,018)	0,35 (0,93)	0,67 (0,30)	*< dl*	66,44 (47,38)
B	I4	*3*	**isopodes**	0,23 (0,09)	78,86 (131,66)	1,15 (0,14)	19,92 (6,70)	0,400 (0,347)	74,01 (101,01)	1,55 (1,37)	*< dl*	71,85 (10,47)
B	I5	*8*	***Echinometra mathaei***	0,07 (0,06)	53,11 (110,86)	3,25 (2,85)	4,79 (7,68)	0,044 (0,040)	1,03 (1,88)	2,16 (1,97)	*< dl*	56,06 (14,97)
B	I6	*7*	***Conus* spp.**	2,69 (3,81)	127,53 (114,45)	0,28 (0,24)	26,42 (17,29)	0,080 (0,073)	0,72 (1,15)	2,57 (1,54)	*< dl*	57,23 (6,39)
B	I7	*44*	***Nerita* spp.**	0,21 (0,35)	38,12 (17,24)	0,60 (0,91)	47,90 (86,30)	0,021 (0,013)	0,36 (1,04)	1,88 (0,87)	*< dl*	70,95 (17,73)
B	I8	*11*	***Tectus niloticus***	0,12 (0,16)	19,30 (13,27)	0,32 (0,79)	8,42 (7,48)	0,019 (0,011)	0,05 (0,06)	0,76 (0,19)	*< dl*	38,53 (9,99)
B	A1	*48*	***Gymnothorax chilospilus***	*< dl*	10,97 (7,42)	0,41 (0,47)	1,63 (0,65)	0,049 (0,028)	0,05 (0,04)	1,18 (0,38)	*< dl*	56,55 (16,39)
B	A2	*3*	***Gymnothorax undulatus***	0,29 (0,20)	23,72 (12,21)	0,02	1,02 (0,48)	0,161 (0,019)	0,04 (0,003)	1,95 (0,01)	*< dl*	58,03 (5,34)
B	A3	*1*	***Gymnothorax fimbriatus***	0,30	33,28	0,07	0,80	0,386	0,03	1,36	*< dl*	44,09
B	A4	*9*	***Conger* Ls**	*< dl*	7,00 (5,76)	0,07 (0,06)	1,90 (0,94)	0,186 (0,193)	0,04 (0,01)	1,34 (0,47)	*< dl*	51,30 (27,28)
C	S1	*27*	***Halimeda opuntia***	6,64 (5,32)	*< dl*	0,89 (0,43)	263,81 (326,17)	0,002 (0,001)	0,14 (0,14)	3,74 (4,53)	6,80 (3,91)	*< dl*
C	S2	*30*	**Turf**	7,49 (6,39)	*< dl*	1,44 (1,26)	654,20 (720,83)	0,014 (0,013)	0,24 (0,19)	6,88 (6,74)	14,77 (13,99)	*< dl*
C	I1	*3*	**Crevette**	0,17 (0,02)	21,79 (7,51)	1,62 (0,09)	14,89 (3,44)	0,041 (0,010)	0,28 (0,22)	2,57 (0,61)	*< dl*	77,66 (3,48)
C	I2	*1*	***Parasalenia gratiosa***	0,06	0,62	0,29	1,32	0,085	7,90	0,31	*< dl*	12,44
C	A1	*28*	***Conger* Ll**	0,02 (0,01)	31,71 (26,67)	0,03 (0,04)	1,92 (0,92)	0,095 (0,060)	0,07 (0,10)	1,92 (0,85)	*< dl*	43,44 (22,72)
C	A2	*2*	***Gymnothorax eurostus***	0,53 (0,40)	2,22 (0,19)	1,17 (0,27)	0,88 (0,39)	0,143 (0,017)	0,17 (0,20)	1,38 (0,25)	*< dl*	37,26 (3,34)

Annexe 7.6 - Concentrations moyennes en éléments traces « urbains » et autres (Pb et Se) entre les sources de MO (S) et les consommateurs, invertébrés (I) et poissons anguilliformes (A), des trois principaux réseaux trophiques benthiques récifo-lagonaires ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (vert foncé), par la MOS (marron) et le turf (vert clair), sources auxquelles s'associent également différentes espèces de macroalgues *(Codifications des organismes et concentrations en éléments traces associées en Annexe 7.5)*.



Annexe 7.7 - Résumé de la variabilité spatiale des concentrations en élément traces « minier » (a) et d'origine urbaine ou autre (b) entre les sources et les consommateurs (invertébrés et poissons) des différentes réseaux trophiques benthiques (RT) ; les voies alimentées principalement par les phanérogames (RT.A), par la MOS (RT.B) et le turf (RT.C) (ANOVA, post-hoc de Tukey).

a) Eléments traces « miniers »

		Co	Cr	Fe	Mn	Ni
Sources	**RT x Site**	**	**ns**	**	***	*
	RT.A	ns	/	ns	ns	ns
	RT.B	BR = IR< CO *	/	BR = IR < CO ***	BR = IR < CO ***	IR < CO *
	RT.C	ns	/	ns	IR < CO **	IR < CO *
Consommateurs	**RT x Site**	*	*	**ns**	**ns**	**ns**
	RT.A	ns	ns	/	/	/
	RT.B	BR = IR < CO ***	IR < CO **	/	/	/
	RT.C	ns	ns	/	/	/
Invertébrés	**RT x Site**	**ns**	*	**ns**	**ns**	**ns**
	RT.A	/	ns	/	/	/
	RT.B	/	ns	/	/	/
	RT.C	/	ns	/	/	/
Poissons	**RT x Site**	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**
	RT.B	/	/	/	/	/
	RT.C	/	/	/	/	/

b) Eléments traces « urbains » et autres

		Ag	As	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	V	Zn
Sources	**RT x Site**	***	***	**	*	***	ns	*	***	**
	RT.A	ns BR < IR = CO	ns BR = IR< CO	ns BR < IR = CO	ns BR < IR = CO	ns BR < IR = CO	/	ns IR < BR	ns BR < IR < CO	ns BR < IR = CO
	RT.B	*	***	**	**	**	/	**	*	*
	RT.C	ns	ns	BR = IR < CO *	ns	ns	/	ns	ns	ns
Consommateurs	**RT x Site**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	RT.A	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	RT.B	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	RT.C	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Invertébrés	**RT x Site**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
	RT.A	/	ns	/	/	/	/	/	/	ns
	RT.B	/	ns	/	/	/	/	/	/	ns
	RT.C	/	CO < IR *	/	/	/	/	/	/	ns
Poissons	**RT x Site**	/	ns	**	ns	ns	ns	*	ns	**
	RT.B	/	/	CO < IR = BR *	/	/	/	ns	/	BR = RI < CO
	RT.C	/	/	ns	/	/	/	IR < CO *	/	*

*Note : CO : sites côtiers ; IR : sites intermédiaires ; BR : sites récif-barrière. ns = non significatif p > 0,05 ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.*

Annexe A – Codification de l'ensemble des organismes et réservoirs de MO échantillonnés dans les sites récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie.

Catégorie	**Type ou Espèce**	**Code**	Code Abrégé	Code numérique
Source de MO	MOP	**MOP**	MOP	
Source de MO	MOS	**MOS**	MOS	
Source de MO	*Halimeda heteromorpha*	**Halimeda 1**	Hali1	
Source de MO	*Halimeda opuntia*	**Halimeda 1**	Hali1	
Source de MO	*Halimeda discoïdea*	**Halimeda 2**	Hali2	
Source de MO	*Halimeda borneensis*	**Halimeda 3**	Hali3	
Source de MO	*Halimeda cylindracea*	**Halimeda 3**	Hali3	
Source de MO	*Halimeda macroloba*	**Halimeda 3**	Hali3	
Source de MO	*Padina australis*	**Padina**	Padi	
Source de MO	*Sargassum cristaefolium*	**Sargassum 1**	Sarg1	
Source de MO	*Sargassum spinulligerum*	**Sargassum 2**	Sarg2	
Source de MO	*Turbinaria conoïdes*	**Turbinaria**	Turbi	
Source de MO	*Turbinaria ornata*	**Turbinaria**	Turbi	
Source de MO	*Turbinaria* sp.	**Turbinaria**	Turbi	
Source de MO	Turf	**Turf**	Turf	
Source de MO	*Cymodocea rotundata*	**Phanérogame 1**	Phan1	
Source de MO	*Cymodocea serrulata*	**Phanérogame 2**	Phan2	
Source de MO	*Halodule uninervis*	**Phanérogame 3**	Phan3	
Source de MO	*Liagora sp1*	**Liagora**	Liag	
Source de MO	*Liagora sp2*	**Liagora**	Liag	
Source de MO	*Acanthophora spicifera*	**Acanthophora**	Acan	
Source de MO	*Cystoseira* sp.	**Cystoseira**	Cysto	
Ivertébré	*Eriphia sebana*	**Grand crabes**	CrabG	I6
Ivertébré	*Grapsus albolineatus*	**Grand crabes**	CrabG	I6
Ivertébré	*Grapsus tenuicrustatus*	**Grand crabes**	CrabG	I6
Ivertébré	*Leptodius cf. sanguineus*	**Petits crabes 1**	CrabP1	I25
Ivertébré	crabe sp5	**Petits crabes 1**	CrabP1	I25
Ivertébré	crabe sp6	**Petits crabes 1**	CrabP1	I25
Ivertébré	*Pilumnus vespertilio*	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	*Thalamita cf. coeruleipes*	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	crabe sp1	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	crabe sp2	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	crabe sp3	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	crabe sp4	**Petits crabes 2**	CrabP2	I13
Ivertébré	*Dardanus scutellatus*	**Grands pagures 1**	PagG1	I5
Ivertébré	*Dardanus* sp.	**Grands pagures 1**	PagG1	I5
Ivertébré	*Dardanus lagopodes*	**Grands pagures 2**	PagG2	I19
Ivertébré	*Dardanus cf. setifer*	**Grands pagures 2**	PagG2	I19
Ivertébré	pagure sp2	**Petits pagures 1**	PagP1	I2

Ivertébré	pagure sp3	**Petits pagures 1**	PagP1	I2
Ivertébré	pagure sp4	**Petits pagures 2**	PagP2	I12
Ivertébré	*Clibanarius cf. eurysternus*	**Petits pagures 2**	PagP2	I12
Ivertébré	*Clibanarius virescens*	**Petits pagures 2**	PagP2	I12
Ivertébré	*Petrolisthes lamarcki*	**Petits pagures 2**	PagP2	I12
Ivertébré	polychètes	**Polychètes**	Pol	I18
Ivertébré	isopodes	**Isopodes**	Iso	I17
Ivertébré	amphipodes	**Amphipodes**	Amph	I26
Ivertébré	crevettes	**Crevettes**	Crev	I29
Ivertébré	mysidacées	**Mysidacées**	Mys	I27
Ivertébré	euphausiacées	**Euphausiacées**	Euph	I28
Ivertébré	*Fromia cf. monilis*	**Astéries 1**	Ast1	I31
Ivertébré	*Gomophia egyptica*	**Astéries 1**	Ast1	I31
Ivertébré	*Fromia cf. milleporella*	**Astéries 3**	Ast3	I4
Ivertébré	*Cistina cf. columbinae*	**Astéries 2**	Ast2	I24
Ivertébré	*Echinaster luzonicus*	**Astéries 2**	Ast2	I24
Ivertébré	*Nardoa novaecaledonia*	**Astéries 2**	Ast2	I24
Ivertébré	*Ophiocoma erinaceus*	**Ophiures**	Oph	I20
Ivertébré	Ophiures spp.	**Ophiures**	Oph	I20
Ivertébré	*Echinometra mathaei*	**Echinides 2**	Ech1	I30
Ivertébré	*Parasalenia gratiosa*	**Echinides 1**	Ech2	I23
Ivertébré	*Trochus niloticus*	**Trocas**	Tro	I8
Ivertébré	*Conus marmoreus*	**Cônes**	Con	I21
Ivertébré	*Conus virgo*	**Cônes**	Con	I21
Ivertébré	*Clypeomorus brevis*	**Cérithes 2**	Ceri2	I16
Ivertébré	Cerithidae sp3	**Cérithes 2**	Ceri2	I16
Ivertébré	*Clypeomorus batillariaoformis*	**Cérithes 1**	Ceri1	I3
Ivertébré	*Lunella cinerea*	**Turbos**	Turb	I11
Ivertébré	*Nerita albicilla*	**Nérites 1**	Neri1	I14
Ivertébré	*Nerita* sp.5	**Nérites 1**	Neri1	I14
Ivertébré	*Nerita plicata*	**Nérites 2**	Neri2	I10
Ivertébré	*Nerita* sp1	**Nérites 3**	Neri3	I1
Ivertébré	*Nerita* sp3	**Nérites 3**	Neri3	I1
Ivertébré	*Nerita* sp6	**Nérites 3**	Neri3	I1
Ivertébré	*Nassarius albescens*	**Nasses**	Nas	I15
Ivertébré	*Nassarius godiosus*	**Nasses**	Nas	I15
Ivertébré	*Drupella ostrostoma*	**Murex**	Mur	I22
Ivertébré	*Morula granulata*	**Murex**	Mur	I22
Ivertébré	*Thais tuberosa*	**Murex**	Mur	I22
Ivertébré	*Planaxis sulcatus*	**Planaxides**	Plan	I9
Ivertébré	*Strombus luhuanus*	**Strombes**	Strom	I7
Ivertébré	*Strombus* sp1	**Strombes**	Strom	I7
Poisson	*Ctenochaetus striatus*	**Acanthuridae 1**	Acan1	P4
Poisson	*Zebrasoma scopas*	**Acanthuridae 2**	Acan2	P12

Poisson	*Apogon crassiceps*	**Apogon 1**	Apo1	P18
Poisson	*Apogon doryssa*	**Apogon 1**	Apo1	P18
Poisson	*Apogon* sp.	**Apogon 1**	Apo1	P18
Poisson	*Apogon trimaculatus*	**Apogon 1**	Apo1	P18
Poisson	*Archamia fucata*	**Apogon 2**	Apo2	P38
Poisson	*Cheilodipterus artus*	**Apogon 3**	Apo3	P39
Poisson	*Cheilodipterus quinquelineatus*	**Apogon 4**	Apo4	P19
Poisson	*Cheilodipterus singapurensis*	**Apogon 5**	Apo5	P11
Poisson	*Fowleria variegata*	**Apogon 6**	Apo6	P7
Poisson	*Ostorhinchus angustatus*	**Apogon 7**	Apo7	P33
Poisson	*Ostorhinchus cooki*	**Apogon 8**	Apo8	P8
Poisson	*Ostorhinchus doederleini*	**Apogon 8**	Apo8	P8
Poisson	*Ostorhinchus norfolkensis*	**Apogon 8**	Apo8	P8
Poisson	*Ostorhinchus compressus*	**Apogon 9**	Apo9	P20
Poisson	*Ostorhinchus rubrimacula*	**Apogon 9**	Apo9	P20
Poisson	*Pristiapogon exostigma*	**Apogon 10**	Apo10	P6
Poisson	*Cirripectes castaneus*	**Blenniidae**	Blen	P2
Poisson	*Cirripectes stigmaticus*	**Blenniidae**	Blen	P2
Poisson	*Chaetodon flavirostris*	**Chaetodon 1**	Chae1	P23
Poisson	*Chaetodon vagabundus*	**Chaetodon 1**	Chae1	P23
Poisson	*Chaetodon lunulatus*	**Chaetodon 2**	Chae2	P10
Poisson	*Chaetodon pelewensis*	**Chaetodon 2**	Chae2	P10
Poisson	*Chaetodon speculum*	**Chaetodon 2**	Chae2	P10
Poisson	*Heniochus singularius*	**Chaetodon 3**	Chae3	P17
Poisson	*Paracirrhites forsteri*	**Cirrhitidae**	Cirr	P37
Poisson	*Thalassoma lutescens*	**Labridae 1**	Lab1	P16
Poisson	*Choerodon graphicus*	**Labridae 1**	Lab1	P16
Poisson	*Cheilinus chlorourus*	**Labridae 1**	Lab1	P16
Poisson	*Hemigymnus melapterus*	**Labridae 2**	Lab2	P22
Poisson	*Oxymonacanthus longirostris*	**Monacanthidae**	Mona	P3
Poisson	*Opistognathus sp.*	**Opistognathidae**	Opis	P13
Poisson	*Parapercis australis*	**Pinguipedidae 1**	Ping1	P15
Poisson	*Parapercis hexophthalma*	**Pinguipedidae 2**	Ping2	P9
Poisson	*Thysanophrys chiltonae*	**Platycephalidae**	Platy	P5
Poisson	*Centropyge bispinosus*	**Pomacanthidae 1**	Pomca1	P27
Poisson	*Centropyge tibicen*	**Pomacanthidae 1**	Pomca1	P27
Poisson	*Centropyge flavissimus*	**Pomacanthidae 2**	Pomca2	P36
Poisson	*Amphiprion akyndinos*	**Pomacentridae 1**	Poma1	P29
Poisson	*Chrysiptera rex*	**Pomacentridae 1**	Poma1	P29
Poisson	*Abudefduf sexfasciatus*	**Pomacentridae 1**	Poma1	P29
Poisson	*Plectroglyphidodon dickii*	**Pomacentridae 2**	Poma2	P21
Poisson	*Neopomacentrus azysron*	**Pomacentridae 3**	Poma3	P35
Poisson	*Neopomacentrus nemurus*	**Pomacentridae 3**	Poma3	P35
Poisson	*Chromis vanderbuilti*	**Pomacentridae 4**	Poma4	P34

Poisson	*Chromis margaretifer*	**Pomacentridae 4**	Poma4	P34
Poisson	*Chromis chrysura*	**Pomacentridae 4**	Poma4	P34
Poisson	*Pomacentrus adelus*	**Pomacentridae 5**	Poma5	P25
Poisson	*Pomacentrus moluccensis*	**Pomacentridae 5**	Poma5	P25
Poisson	*Pomacentrus vaiuli*	**Pomacentridae 5**	Poma5	P25
Poisson	*Pomacentrus nagasakiensis*	**Pomacentridae 6**	Poma6	P32
Poisson	*Pomacentrus philippinus*	**Pomacentridae 7**	Poma7	P28
Poisson	*Stegastes nigricans*	**Pomacentridae 8**	Poma8	P24
Poisson	*Stegastes fasciolatus*	**Pomacentridae 8**	Poma8	P24
Poisson	*Dascyllus aruanus*	**Pomacentridae 9**	Poma9	P31
Poisson	*Cypho purpurascens*	**Pseudochromidae**	Pseu	P30
Poisson	*Scarus schlegeli*	**Scaridae**	Scari	P1
Poisson	*Scorpaenodes guamensis*	**Scorpaenidae**	Scor	P14
Poisson	*Canthigaster janthinoptera*	**Tetraodontidae**	Tetra	P26
Poisson	*Canthigaster valentini*	**Tetraodontidae**	Tetra	P26
Anguilliforme	*Gymnothorax albimarginatus*	**Albimarginatus**	Albi	
Anguilliforme	*Gymnothorax chilospilus*	**Chilospilus**	Chilo	
Anguilliforme	*Gymnothorax eurostus*	**Eurostus**	Euro	
Anguilliforme	*Gymnothorax fimbriatus*	**Fimbriatus**	Fimb	
Anguilliforme	*Gymnothorax margaritophorus*	**Margaritophorus**	Marg	
Anguilliforme	*Gymnothorax moluccensis*	**Moluccensis**	Molu	
Anguilliforme	*Gymnothorax pindae*	**Pindae**	Pind	
Anguilliforme	*Gymnothorax reticularis*	**Reticularis**	Reti	
Anguilliforme	*Gymnothorax undulatus*	**Undulatus**	Undu	
Anguilliforme	*Uropterygius supraforatus*	**Supraforatus**	Supra	
Anguilliforme	*Uropterygius macrocephalus*	**Macrocephalus**	Macro	
Anguilliforme	*Uropterygius sp1*	**Uropterygius 1**	Uro1	
Anguilliforme	*Uropterygius sp2*	**Uropterygius 2**	Uro2	
Anguilliforme	*Cirrimaxila formosa*	**Formosa**	Form	
Anguilliforme	*Scuticaria tigrina*	**Tigrina**	Tigri	
Anguilliforme	*Conger* Ll	**Conger Ll**	CongLl	
Anguilliforme	*Conger* Ls	**Conger Ls**	CongLs	
Anguilliforme	*Muraenichthys* sp.	**Muraenichthys**	Murae	
Anguilliforme	Ophichthidae sp1	**Ophichthidae 1**	Oph1	
Prédateur	*Lethrinus atkinsoni*	**Lethrinidae 1**	Le1	
Prédateur	*Lethrinus genivittatus*	**Lethrinidae 2**	Le2	
Prédateur	*Lethrinus harak*	**Lethrinidae 3**	Le3	
Prédateur	*Lethrinus lentjan*	**Lethrinidae 4**	Le4	
Prédateur	*Lethrinus miniatus*	**Lethrinidae 5**	Le5	
Prédateur	*Lethrinus nebulosus*	**Lethrinidae 6**	Let6	
Prédateur	*Lethrinus obsoletus*	**Lethrinidae 7**	Let7	
Prédateur	*Lutjanus adetii*	**Lutjanidae 1**	Lu1	
Prédateur	*Lutjanus quinquelineatus*	**Lutjanidae 2**	Lu2	
Prédateur	*Lutjanus vitta*	**Lutjanidae 3**	Lu3	
Prédateur	*Cephalopholis sonnerati*	**Serranidae 1**	S1	

Prédateur	*Cromileptes altivelis*	**Serranidae 2**	S2
Prédateur	*Epinephelus aerolatus*	**Serranidae 3**	S3
Prédateur	*Epinephelus howlandi*	**Serranidae 4**	S4
Prédateur	*Epinephelus maculatus*	**Serranidae 5**	S5
Prédateur	*Epinephelus merra*	**Serranidae 6**	S6
Prédateur	*Plectropomus leavis*	**Serranidae 7**	S7
Prédateur	*Plectropomus leopardus*	**Serranidae 8**	S8
Prédateur	*Plectropomus maculatus*	**Serranidae 9**	S9
Prédateur	*Laticauda laticaudata*	**Laticauda L**	LL
Prédateur	*Laticauda saintgironsi*	**Laticauda S**	LS
Prédateur	*Carcharhinus amblyrhynchos*	**Carcharhinidae 1**	C1
Prédateur	*Carcharhinus leucas*	**Carcharhinidae 2**	C2
Prédateur	*Carcharhinus melanopterus*	**Carcharhinidae 3**	C3
Prédateur	*Negaprion acutidens*	**Carcharhinidae 4**	C4
Prédateur	*Triaenodon obesus*	**Carcharhinidae 5**	C5

Abstract

New Caledonian coral reefs constitute a « hot spot » of marine biodiversity and were registered World Heritage by UNESCO in 2008. These reefs are in good health, but they are subject to intense anthropic threats, induced by the increase of industrial (nickel mining) and urban development. A better understanding of the functioning of the Caledonian coral reefs has become a major issue. This work is part of this approach, with as main goals to: (1) reconstruct the architecture of food webs of these ecosystems (stable isotope method), (2) determine their contamination levels in metallic and organic contaminants and (3) describe integration and pathways of some of these contaminants through the food webs. The description of ecosystems and their food webs was carried out by the study of unknown predators: the anguilliform fish (moray, conger and snake eels). Different sources of organic matter (OM) and consumers, including anguilliform fish, were sampled in several sites distributed over a coast to barrier reef gradient within two areas of the south lagoon.

Four food webs were identified. The benthic pathway based on the algal turf OM is the main food web, common to all anguilliform fish. The complementary use of benthic sedimentary (SOM) and "lagoon pelagic" (POM) food webs, is also highlighted with variable importance according to species. In addition, OM from seagrasses is included indirectly by the detrital pathway. The numerous anguilliform fish species belong to diverse food webs in part, depending on their habitat (hard and/or soft bottom) and their diet (micro/macro carnivores or piscivores). These predators of high trophic level, consuming mainly crustaceans and fish but also more occasionally annelids and cephalopods, are mostly opportunistic. A competition between some species is underlined by the overlap of their trophic niches.

Sources of OM and consumers of the Caledonian coral reefs accumulate moderate to strong concentrations of trace elements issued from agricultural, urban and mining origins. Bioaccumulation depends on both physical and chemical properties of the contaminant and the organism's own characteristics (size, habitat, diet, *etc.*). So, contaminants are distributed differently between compartments and only Hg and As are biomagnified along food webs. Contamination of the lagoon by organic pollutants is also pointed out. Even if concentrations measured in anguilliform fish are rather low, widespread contamination, plus the detection of toxic and forbidden pesticides (DDT), confirm the necessity to include this pollution in further studies. All these considerations reinforce the importance of setting up a long-term tracking system of contamination from diverse origins, linked with the trophic functioning of food webs.

Keywords: *anguilliform fish, coral reefs, food webs, stable isotopes, trace elements, organic pollutants, New Caledonia.*

Résumé

Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie constituent un « hot-spot » de biodiversité marine et sont classés au patrimoine mondial de l'Unesco depuis 2008. Ces récifs sont dans un bon état général, mais ils sont soumis à des pressions anthropiques de plus en plus intenses, engendrées par un développement industriel (mines de nickel) et urbain croissant. Mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes lagonaires calédoniens est donc devenu un enjeu majeur. Ce travail s'inscrit dans cette démarche, avec pour objectifs principaux : (1) de reconstruire l'architecture des réseaux trophiques de ces écosystèmes (méthode des isotopes stables), (2) de déterminer leurs niveaux de contamination en éléments traces métalliques et en polluants organiques, et (3) de décrire l'intégration et le cheminement de certains de ces contaminants en leur sein. L'étude des écosystèmes récifo-lagonaires et de leurs réseaux trophiques a été réalisée au travers du prisme de prédateurs méconnus de hauts rangs trophiques : les poissons anguilliformes (murènes, congres et poissons-serpents). Pour ce faire, différentes sources de matière organique (MO) et divers consommateurs, parmi lesquels les poissons anguilliformes, ont été prélevés dans plusieurs sites répartis sur un gradient côte-large et provenant de deux zones du lagon sud.

Quatre réseaux trophiques ont été identifiés au cours de ce travail. La voie benthique basée sur la MO du turf algal est la voie trophique majeure, commune à tous les poissons anguilliformes. L'utilisation complémentaire de la voie benthique sédimentaire et de la voie « pélagique lagonaire », est également mise en évidence avec une importance variable selon les espèces. En revanche, la MO provenant des phanérogames marines n'est intégrée qu'indirectement, par le biais de la voie détritique. Les différentes espèces d'anguilliformes appartiennent donc à des réseaux trophiques en partie divergents selon leur habitat (substrat dur ou meuble) et leur régime alimentaire (micro-, macrocarnivore ou piscivore). Ces prédateurs de hauts niveaux trophiques, consommant principalement des crustacés et des poissons mais également occasionnellement des annélides polychètes et des céphalopodes, se révèlent pour la plupart opportunistes. Une compétition entre certaines espèces est soulignée par le recouvrement de leurs niches trophiques.

Les sources de MO et les consommateurs récifaux du lagon calédonien accumulent des concentrations modérées à fortes en éléments traces d'origine agricole, urbaine et minière. La bioaccumulation dépend des propriétés physico-chimiques du contaminant lui-même et des caractéristiques propres à l'organisme (taille, habitat, régime alimentaire, *etc.*). Ainsi, les contaminants sont répartis différemment entre les compartiments, et seuls Hg et As sont bioamplifiés le long des réseaux trophiques. Une contamination du lagon par les polluants organiques est également soulignée. Bien que les concentrations mesurées chez les poissons anguilliformes restent relativement faibles, l'étendue spatiale de cette contamination, ainsi que la détection de pesticides très toxiques dont l'utilisation est interdite (DDT), attestent de la nécessité à considérer cette pollution avec attention. Toutes ces considérations renforcent l'importance de mener un suivi à long terme des contaminations d'origines diverses en relation avec le fonctionnement trophique des systèmes récifo-lagonaires.

Mots-clés : *poissons anguilliformes, récifs coralliens, réseaux trophiques, isotopes stables, éléments traces, polluants organiques, Nouvelle-Calédonie.*