



HAL
open science

Transferts de matière organique et fonctionnement des réseaux trophiques côtiers aux îles Marquises.

Pauline Fey

► **To cite this version:**

Pauline Fey. Transferts de matière organique et fonctionnement des réseaux trophiques côtiers aux îles Marquises.. Biodiversité et Ecologie. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2019. Français. NNT : 2019NCAL0001 . tel-03180365

HAL Id: tel-03180365

<https://unc.hal.science/tel-03180365>

Submitted on 25 Mar 2021

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

École doctorale du Pacifique (ED 469)

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biologie des populations et écologie

Présentée par **Pauline FEY**

Pour l'obtention du grade de Docteur de l'université de la Nouvelle-Calédonie

Transferts de matière organique et fonctionnement des réseaux trophiques côtiers aux îles Marquises



Soutenue à Nouméa, le 30 avril 2019, devant le jury composé de :

Dr. Mireille Harmelin-Vivien, CNRS-MIO

Rapporteur

Pr. Nicholas V.C. Polunin, Newcastle University

Rapporteur

Dr. Daniela Bănar, Université d'Aix-Marseille-MIO

Examineur

Dr. Anne Lorrain, IUEM, IRD LEMAR

Examineur

Pr. Yves Letourneur, Université de la Nouvelle-Calédonie-ISEA

Directeur de thèse

Dr. Valériano Parravicini, EPHE-CRIOBE

Co-directeur de thèse



Université de la Nouvelle-Calédonie

École doctorale du Pacifique (ED 469)

Thèse de doctorat

Spécialité : Biologie des populations et écologie

Présentée par **Pauline FEY**

Pour l'obtention du grade de Docteur de l'université de la Nouvelle-Calédonie

Transferts de matière organique et fonctionnement des réseaux trophiques côtiers aux îles Marquises

Soutenue à Nouméa, le 30 avril 2019, devant le jury composé de :

Dr. Mireille Harmelin-Vivien, CNRS-MIO	Rapporteur
Pr. Nicholas V.C. Polunin, Newcastle University	Rapporteur
Dr. Daniela Bănanu, Université d'Aix-Marseille-MIO	Examineur
Dr. Anne Lorrain, IUEM, IRD LEMAR	Examineur
Pr. Yves Letourneur, Université de la Nouvelle-Calédonie-ISEA	Directeur de thèse
Dr. Valériano Parravicini, EPHE-CRIOBE	Co-directeur de thèse

Thèse préparée à l'Institut des Sciences Exactes et Appliquées

Citation du document:

FEY P (2019) Transferts de matière organique et fonctionnement des réseaux trophiques côtiers aux îles Marquises. Thèse de doctorat, spécialité Biologie des populations et écologie. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 247 p.

Remerciements

La réalisation de ce travail de thèse n'aurait pu se faire sans la contribution de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

J'adresse mes premiers remerciements à mes directeurs de thèse Yves LETOURNEUR et Valériano PARRAVICINI, pour la confiance qu'ils m'ont accordée pour mener à bien ce travail de thèse.

Je souhaite également remercier tous les membres de mon jury de thèse : Mireille HARMELIN-VIVIEN, Nicolas POLUNIN, Daniela BANARU et Anne LORRAIN. Merci pour l'intérêt porté à mon travail en acceptant de prendre part à ce jury, mais également pour vos nombreux conseils et encouragements.

Je remercie très particulièrement René GALZIN pour son implication, notamment pour l'organisation et la coordination des missions à Nuku Hiva, l'accueil au CRIOBE à Moorea et les connaissances apportées sur les îles Marquises. Merci également à Jean-Yves MEYER (Délégation à la recherche de Polynésie française) pour le financement d'une partie de ce travail.

Je remercie très sincèrement toute l'équipe scientifique qui s'est rendue disponible pour mes missions de terrains: René GALZIN, Mayalen ZUBIA, David LECCHINI, Cécile BERTHE, Marc TAQUET, Raphaëlle SAUZEDE, Franck BOUILLERET. Merci pour votre aide dans la collecte, la détermination taxonomique et la préparation des échantillons.

Un grand merci à toutes les personnes aux Marquises qui ont permis la réussite des missions de terrain : Xavier CURVAT « Pipapo » capitaine du Makuita, Joan AUGEREAU et Damas TAUPOTINI. Merci pour les conseils sur les sites d'échantillonnages, l'aide pour les prélèvements, les connaissances apportées pour l'identification d'une partie des mollusques et la bonne humeur ! Merci également à la pension Mave Mai (Régina et Jean-Claude TATA) pour leur accueil chaleureux, leur disponibilité, leur aide logistique et technique qui a contribué à la réussite des deux missions. Je tiens également à remercier les pêcheurs marquisiens qui ont bien voulu m'accorder un peu de temps pour collecter des échantillons sur leurs poissons.

Je tiens à remercier l'équipe technique du CRIOBE de Moorea, en particulier Christine SIDOBRE sans laquelle je ne serais pas venue à bout de la préparation post-missions de mes échantillons. Merci à Benoit ESPIAU pour l'analyse des éléments nutritifs, mais également pour sa disponibilité et son aide pour le matériel de terrain et pour le laboratoire par la suite. Merci également à Gilles SIU pour le temps accordé à l'identification d'une partie de mes poissons et ses précieux conseils toujours avec le sourire ! Merci à Pascal UNG pour l'aide apporté pour « éclater » quelques coquilles de cônes coriaces et la réparation McGyver de mes claquettes (!) sans lesquelles j'aurais eu du mal à galoper de labos en bureaux. Merci à Elina BURNS d'avoir permis mon accueil au CRIOBE durant ma mission. Merci enfin à la petite communauté du CRIOBE, aux étudiants rencontrés durant mes séjours avec lesquels j'ai passé de très bons moments.

Un grand merci à Franck BOUILLERET pour son aide précieuse pour les dissections sur le terrain et pour une partie du broyage des échantillons ensuite. Merci également à ma stagiaire Lyssandra OGUSHIKU pour l'aide technique apporté dans la préparation des échantillons au laboratoire. Merci également à Monika LEMESTRE pour le prêt de matériel et les conseils techniques permettant la réalisation d'une partie de mes manipulations.

Je remercie également mes collaborateurs, notamment Benoit LEBRETON et Gaël GUILLOU du LIENSs (La Rochelle), pour l'analyse isotopes stables (carbone, azote et soufre) et pour les nombreux conseils apportés pour améliorer la préparation et le traitement des échantillons. Je remercie également Tarik MEZIANE de m'avoir accueilli à l'UMR BOREA du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris pour réaliser l'analyse des acides gras. Merci à Najat THINEY pour son aide précieuse, sa disponibilité et son encadrement au laboratoire durant mon séjour. Merci également à Franck DAVID pour ses conseils et ses encouragements. Merci à Chris YARNES de la plateforme isotopique de l'université de Davis en Californie (UC Davis) pour l'analyse isotopique de composés spécifiques. Un grand merci à Daniela BANARU et Loïc GUILLOUX pour la séparation, l'identification, la préparation et l'analyse isotopique des échantillons de zooplancton. Merci à Martine RODIER pour son aide dans les analyses pigmentaires et les interprétations des données obtenues pour le phytoplancton. Merci également à Florence ROYER et Hugues LEMONNIER pour leur accueil à l'IFREMER Boulouparis et leurs contributions pour les analyses par cytométrie en flux.

Merci à Valériano de m'avoir permis de passer quelques semaines à l'EPHE-CRIOBE-UPVD pour travailler sur les données isotopiques. Merci à tous les étudiants de Perpignan sans qui mon séjour n'aurait pas été le même. Merci à Joachim CLAUDET pour l'accès aux données Polynesia Mana (SO CORAIL). Merci à Fabien MORAT de s'être rendu disponible pour discuter de mon sujet de thèse, merci également à Pierre CRESSON pour les conseils sur les modèles de mélange et le traitement des données isotopiques.

Merci à Hirohiti RAAPOTO d'avoir pris un peu de temps pour discuter des processus hydrodynamiques autour des Marquises, abordé dans ses travaux de thèse.

Merci à Francesca BENZONI, Viviane BOULO et Eric VIDAL d'avoir accepté de participer à mon comité de suivi. Leurs avis, conseils et encouragements ont été d'une grande aide pour la suite.

Merci à l'équipe Biologie et Ecologie Marine de l'ex-LIVE, Laurent WANTIEZ, Claire GOIRAN, Franck BOUILLERET et particulièrement à Pascal PAGAND pour sa bienveillance aux heures de travail tardives.

Merci également aux sportifs de l'UNC Henri, Gaël et Monika avec lesquels j'ai pu passer mes nerfs contre un volant de badminton plutôt que mon ordinateur !

Merci à mes parents et mes frères pour leur soutien sans faille, même à 22 000 km !

Avant-propos

Contexte scientifique

Cette étude a été réalisée dans le cadre de l'obtention du titre de Docteur en Sciences au sein de l'École Doctorale du Pacifique (ED 469) de l'Université de la Nouvelle-Calédonie. Ce projet de thèse a été financé grâce à l'obtention d'une bourse LabEx « Corail ». La logistique des missions sur le terrain a été rendue possible grâce à la contribution de la Délégation à la recherche de la Polynésie française.

Ce travail est le fruit de plusieurs collaborations avec notamment des laboratoires métropolitains tels que le laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs – UMRi 7266) de l'université de La Rochelle pour les analyses isotopiques (**Benoit LEBRETON** et **Gaël GUILLOU**), l'Institut Méditerranéen d'océanologie OSU Pythéas Aix-Marseille Université (MIO - UMR-CNRS 7294 - **Daniela BANARU** et **Loïc GUILLOUX**), le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (UMR BOREA 7208 – MNHN-CNRS-UPMC-IRD - **Tarik MEZIANE**), l'IRD de Papeete Écosystèmes Insulaires Océaniques (EIO-UMR 241 - **Martine RODIER** et **Marc TAQUET**), l'Université de la Polynésie française (UPF – **Mayalen ZUBIA**) et l'Ifremer en Nouvelle-Calédonie (station de Boulouparis - **Hugues LEMONIER** et **Florence ROYER**). Mais également la plateforme isotopique de l'université de Davis en Californie (UC Davis - **Chris YARNES**).

Ce travail a été réalisé essentiellement dans les locaux de l'Université de la Nouvelle-Calédonie, au sein de l'équipe de recherche Institut des Sciences Exactes et Appliquées (ISEA - EA 7484), anciennement Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE). L'EPHE-CRIOBE a également contribué à l'accueil et l'encadrement de cette thèse avec trois missions d'un mois et demi, dont deux au CRIOBE à Moorea en Polynésie française (2016 et 2017) pour la préparation de mes échantillons en retour de terrain, et une à l'Université de Perpignan Via Domitia (2018) pour travailler sur les données. Le MNHN m'a également accueilli durant 2 mois (2017), me permettant de réaliser l'analyse des acides gras marqueurs trophiques.

Enseignements

168 heures de Travaux Dirigés et Travaux Pratiques ont été réalisés à l'Université de la Nouvelle-Calédonie au cours de la thèse.

Communications

- 2016** Doctoriales 2016 de l'Université de la Nouvelle-Calédonie : Poster
- 2017** Séminaire au CRIOBE-Moorea : Présentation orale
Conférence (*3rd Symposium on Ecological Network – Suède*) : Poster
- 2018** Ma thèse en 180 secondes
Doctoriales 2018 de l'Université de la Nouvelle-Calédonie : Présentation orale

Écarts aux principes taxonomiques

Dans le but de faciliter la compréhension, certains taxons seront regroupés sous des appellations s'écartant de la dénomination taxonomique admise dans les classifications actuelles (Lecointre et le Guyader, 2016, 2017), tel que :

- Le terme « **macrophytes** » sera employé pour décrire l'ensemble des organismes photosynthétiques pluricellulaires marins de taille macroscopique, visibles à l'œil nu.
- Le terme « **turf algal** » sera utilisé pour désigner un assemblage multi-spécifique de macrophytes filamenteuses, de matière organique détritique, de matière inorganique, de microphytes et de méiofaune associée (Crossman *et al.*, 2001).
- Le terme « **macroalgues** » (groupe polyphylétique) sera employé pour décrire les algues benthiques n'appartenant pas au turf algal.
- Les termes « **Chlorophytes** », « **Rhodophytes** » et « **Ochrophytes** » désignant successivement les « algues vertes », « rouges » et « brunes » seront préférés aux termes Chlorobiontes, Rhodobiontes et Hétérochontes.
- Le terme « **poissons** » (groupe paraphylétique) pourra être utilisé pour désigner les Téléostéens (Lecointre et Le Guyader, 2017).
- Le terme « **invertébrés** » (groupe paraphylétique) rassemblera les métazoaires dépourvus de colonne vertébrale.

SOMMAIRE

Remerciements	5
Avant-propos	9
Chapitre I: Introduction générale	
I.1. Écosystèmes coralliens et réseaux trophiques	18
I.2. Les Marquises (<i>Fenua Enata</i>).....	20
I.2.1. Situation géographique et démographique.....	20
I.2.2. Caractéristiques géomorphologiques	22
I.2.3. Conditions environnementales	25
I.2.4. Particularités écologiques	30
I.2.5. Enjeux de conservation	35
I.2.5.1. Pressions et impacts	35
I.2.5.2. Moyens de conservation	37
I.3. Objectifs de l'étude	39
Chapitre II: Matériel et méthodes	
II.1. Zone d'étude	44
II.2. Échantillonnage	50
II.2.1. Paramètres physico-chimiques	50
II.2.2. Sources de matière organique	51
II.2.3. Invertébrés	54
II.2.4. Téléostéens	55
II.3. Analyse des contenus stomacaux	57
II.3.1. Généralités	57

II.3.2. Préparation des échantillons	57
II.4. Analyses isotopiques	58
II.4.1. Isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre	58
II.4.1.1. Généralités	58
II.4.1.2. Fractionnement isotopique	59
II.4.1.3. Signatures isotopiques	59
II.4.1.4. Intérêt pour l'étude	60
II.4.2. Préparation des échantillons	61
II.5. Analyses de composés spécifiques : rapports isotopiques en azote des acides aminés....	64
II.5.1. Généralités	64
II.5.2. Préparation des échantillons	65
II.6. Analyse des acides gras marqueurs trophiques	66
II.6.1. Généralités	66
II.6.2. Préparation des échantillons	68
II.7. Traitement des données	70
II.7.1. Analyses statistiques	70
II.7.2. Calculs des positions trophiques et indices alimentaires.....	71
II.7.2.1. Contenus stomacaux	71
II.7.2.2. Isotopes stables	71
II.7.2.3. Isotopes sur acides aminés.....	73
II.7.3. Modèles de mélanges.....	75

Chapitre III: Sources de matière organique

Résumé du chapitre	80
Abstract	82
III.1. Introduction	82

III.2. Material and Methods.....	85
III.2.1. Sampled site	85
III.2.2. Biochemical analyses	88
III.2.2.1. Stables isotopes	88
III.2.2.2. Fatty acids	89
III.2.2.3. Quality indicators	90
III.2.3. Statistical analyses and models	90
III.2.3.1. Statistical analysis	90
III.2.3.2. Bayesian mixing model	91
III.3. Results	91
III.3.1. Stable isotope analyses	91
III.3.2. Fatty acids	94
III.3.3. Mixing model	98
III.4. Discussion	99
III.4.1. Isotopic signatures.....	99
III.4.2. Fatty acids	100
III.4.3. Nutritional quality indicators	101
III.4.4. OM pools composition	102
III.5. Conclusions	103

Chapitre IV: Intégration des sources de matière organique dans le réseau trophique

IV.1. Introduction.....	106
IV.2. Espèces cibles	108
IV.2.1. Consommateurs primaires.....	108
IV.2.2. Consommateurs secondaires	109

IV.3. Modèles de mélanges isotopiques	110
IV.3.1. Facteurs d'enrichissement trophiques (FET)	111
IV.3.2. Sources appliquées aux modèles	112
IV.3. Résultats	112
IV.3.1. Signatures isotopiques des consommateurs primaires	112
IV.3.2. Rapports C/N.....	116
IV.3.3. Acides gras marqueurs trophiques	117
IV.3.4. Modèles de mélange.....	122
IV.3.5. Signatures isotopiques des consommateurs secondaires.....	127
IV.4. Discussion	132
IV.4.1. Positionnement trophique des espèces versus les sources de matière organique ..	132
IV.4.2. Variabilité saisonnière.....	137
IV.5. Conclusions.....	141

Chapitre V: Réseaux trophiques

V.1. Introduction	144
V.2. Méthodes	149
V.2.1. Cibles.....	149
V.2.2. Estimations des positions trophiques	150
V.2.2.1. Méthode classique ($\delta^{15}\text{N}$ -Bulk).....	150
V.2.2.2. Méthode des acides aminés : $\delta^{15}\text{N}$ -AA « sources » et « trophiques ».....	151
V.2.2.3. Méthode classique avec le $\delta^{15}\text{N}$ -AA « sources »	151
V.3. Résultats	152
V.3.1. Comparaisons entre les espèces	152
V.3.2. Positions trophiques	158
V.3.2.1. Comparaison des méthodes d'estimations	158

V.3.2.2. Structure de l'ensemble du réseau trophique	161
V.4. Discussion	165
V.4.1 Groupes trophiques.....	165
V.4.2 Positions trophiques	168
V.4.2.1. Comparaison des méthodes	169
V.4.2.2. Structure du réseau trophique	170
V.4.2.3. Variabilité saisonnière	172
V.5. Conclusions	173
 Chapitre VI: Synthèse générale et perspectives	
VI.1. Synthèse générale.....	176
VI.2. Limites et améliorations proposées.....	182
VI.3. Valorisations potentielles	187
Bibliographie	189
Annexes	225

Chapitre I :

Introduction générale



© Tim Laman

Vue aérienne de l'île de Nuku Hiva – Archipel des îles Marquises, Polynésie française.

I.1. Écosystèmes coralliens et réseaux trophiques

Généralités

Un écosystème est un système complexe formé par un ensemble d'espèces interagissant entre elles et avec leur environnement (Frontier et Pichod-Viale, 1993). Parmi ces interactions, les relations alimentaires plus ou moins fortes entre espèces génèrent une multitude de chaînes alimentaires formant des **réseaux trophiques** (Figure I.1). Au sein d'un réseau trophique, les organismes s'ordonnent selon leur rôle dans le transfert d'énergie, leur conférant ainsi une **position (ou niveau) trophique** (Bowen, 1997 ; Layman *et al.*, 2012). Ainsi, les espèces d'un réseau trophique peuvent être regroupées en catégories fonctionnelles en se basant sur des caractéristiques similaires de traits d'histoire de vie (Trites, 2003). Les organismes autotrophes, produisant de la matière organique à partir de matière minérale et d'énergie, sont nommés **producteurs primaires**. Ces producteurs primaires se positionnent à la base des réseaux trophiques et fournissent de l'énergie aux niveaux trophiques supérieurs par le biais de la consommation et de l'assimilation (Trites, 2003 ; Bierwagen *et al.*, 2018). En simplifiant, la hiérarchie trophique se compose de producteurs primaires au 1^{er} niveau trophique, de **consommateurs primaires** (herbivores) au 2^{ème} niveau et de **consommateurs secondaires** (carnivores) au 3^{ème} niveau, voir au-delà pour les plus longues chaînes alimentaires (Figure I.1). Dans les faits, ce schéma linéaire n'est pas représentatif des réseaux trophiques où les interactions sont généralement diversifiées et complexes, avec par exemple des organismes pouvant se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques (e.g. omnivores) ou de manière indirecte (e.g. détritivores).

Généralement, les organismes à la base du réseau trophique ont une biomasse plus élevée que ceux occupant des positions trophiques supérieures (nécessitant plus d'énergie ; Libralato *et al.*, 2014), cette distribution est souvent représentée par des pyramides trophiques. Ainsi, de manière générale, la biomasse d'un écosystème est proportionnelle à la production primaire (Pimm, 1982). Il existe cependant des exceptions, la biomasse des prédateurs pouvant être supérieure à celle des consommateurs de niveau inférieur (DeMartini *et al.*, 2008 ; Sandin *et al.*, 2008 ; Sandin et Zgliczynski, 2015). Ces pyramides inversées ont été décrites dans des environnements quasi-vierges (Sandin et Zgliczynski, 2015 ; Mourier *et al.*, 2016 ; Simpfendorfer et Heupel, 2016), dans des atolls à parois abruptes isolés exposés à des remontées d'eau profondes (*upwelling*).

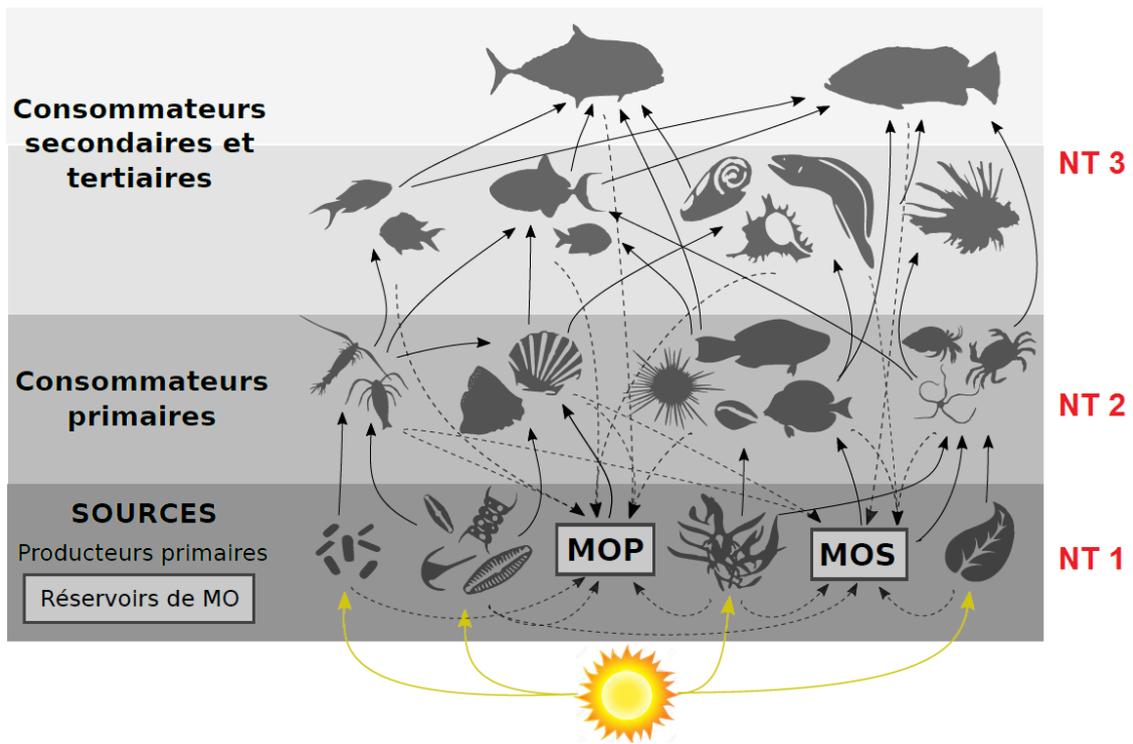


Figure I.1. Réseau trophique simplifié, les flèches représentant différentes interactions. MO : matière organique, MOP : matière organique particulaire, MOS : Matière organique sédimentaire, NT : niveau trophique.

La quantité de production primaire à la base de la pyramide alimentaire et l'efficacité avec laquelle l'énergie est transférée d'un niveau trophique au suivant pourrait également influencer la **longueur des chaînes alimentaires** (Hutchinson, 1959 ; Slobodkin, 1960). En effet, il est probable qu'un transfert plus efficace permette de faire passer davantage d'énergie à travers la chaîne alimentaire, permettant de supporter plus d'espèces. Il a été montré expérimentalement que les chaînes alimentaires sont plus longues dans les environnements plus productifs (Pimm et Kitching, 1987 ; Jenkins *et al.*, 1992). Le nombre de connections alimentaires augmenterait également avec la diversité spécifique du réseau (Trites, 2003). La comparaison des réseaux trophiques marins suggère que la longueur des chaînes trophiques y est généralement plus longue que dans les autres écosystèmes (Briand et Cohen, 1987 ; Ricklefs et Miller, 2000). Les chaînes trophiques les plus longues identifiées actuellement se trouvent au niveau des systèmes côtiers de plateaux et estuaires tropicaux, mais également dans des systèmes d'*upwelling* (Christensen et Pauly, 1993).

Écosystèmes côtiers et coralliens

Les écosystèmes côtiers sont à la croisée des milieux terrestres et océaniques, ceux-ci pouvant être soumis à des apports terrigènes (e.g. eaux douces, matière organique d'origine

continentale, etc.) ou océaniques (Gazeau *et al.*, 2004 ; Bode *et al.*, 2006). Ainsi, ces systèmes sont influencés par des sources de matière organiques à la fois pélagiques, la production primaire phytoplanctonique représentant une importante source de carbone, mais également benthiques ou d'origine terrestre (Michener et Kaufman, 2007 ; Riera et Richard, 1996 ; Darnaude *et al.*, 2004). Les écosystèmes côtiers disposent donc d'une multitude de sources de matière organique potentielles à la base des réseaux trophiques (Mann 1982, 1988).

Parmi les systèmes côtiers, les écosystèmes coralliens représentent environ 15 % de l'ensemble du littoral mondial (Smith, 1978). Les récifs coralliens abritent une grande diversité d'espèces marines, faisant de cet écosystème l'un des plus florissant et productif de la biosphère. Ainsi, les interactions entre ces myriades d'espèces sont particulièrement complexes (Huston, 1994 ; Hubert *et al.*, 2011), augmentant la difficulté de décrire la structure des réseaux trophiques coralliens (Choat et Bellwood, 1991 ; Choat *et al.*, 2002 ; Frisch *et al.*, 2014). Des études approfondies sont encore nécessaires pour mieux définir les interactions entre les différentes sources et consommateurs au sein des écosystèmes coralliens (Bierwagen *et al.*, 2018). Il est également nécessaire d'incorporer davantage les composantes sous-représentées dans la recherche actuelle (se concentrant sur des espèces ou groupes spécifiques), permettant une caractérisation plus complète des écosystèmes coralliens (Bierwagen *et al.*, 2018).

L'étude des réseaux trophiques est essentielle pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes permettant, par exemple, d'évaluer en partie la sensibilité d'un système à la perte d'espèces. Dans un contexte de préservation et de gestion durable, cette analyse peut être critique pour la compréhension des changements dans la dynamique d'un écosystème (Trites, 2003).

I.2. Les Marquises (*Fenua Enata*)

I.2.1. Situation géographique et démographique

La Polynésie française compte cinq archipels dont le plus septentrional est celui des Marquises, celui-ci se situe à environ 1400 km au nord-est de Tahiti (archipel de la Société), entre les latitudes 7°50' – 10°35' sud et longitudes 138°25' – 140°50' ouest (Figure I.2). Cet archipel est l'un des plus **éloignés** de tout continent, les côtes de Californie étant les plus proches à 4800 km. Il est ainsi souvent surnommé « l'archipel du bout du monde » ou la « Terre des Hommes ».

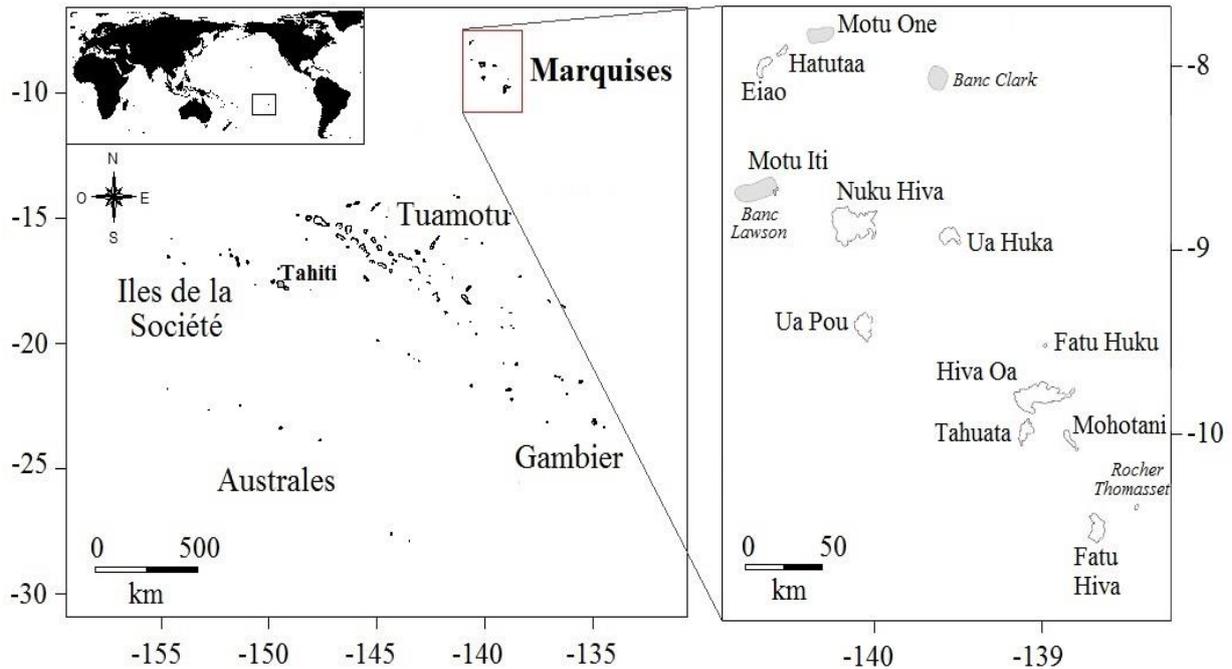


Figure I.2. Localisation de l'archipel des Marquises au sein de la Polynésie française.

Les douze îles et îlots d'origines volcaniques des Marquises peuvent être distingués en deux groupes : un groupe Nord (Nuku Hiva, Ua Pou, Ua Huka, Eiao, Hatutaa, Motu One et Hatu Iti) et un groupe Sud (Hiva Oa, Tahuata, Moho Tani, Fatu Uku, Fatu Hiva). Nuku Hiva, située au cœur de l'archipel, est la plus grande île avec 340 km², suivie de Hiva Oa avec 315 km². La superficie terrestre totale des Marquises représente ainsi environ 1000 km². L'étendue de l'archipel est d'environ 350 km du nord au sud et d'environ 250 km d'est en ouest. En prenant comme référence la zone économique exclusive (ZEE), la superficie maritime des Marquises représente 680 000 km² sur 5.5 millions de km² pour l'ensemble de la Polynésie française (Agence des Aires Marines Protégées, 2016).

Les Marquises sont relativement peu peuplées avec **9 261 habitants** recensés en 2012 (ISPF, 2014), dispersés sur six îles : Nuku Hiva, Ua Pou, Hiva Oa, Fatu Hiva, Ua Huka et Tahuata. Ainsi, les marquisiens représentent moins de 3 % de la population de la Polynésie française, estimée à environ **268 207 habitants** en 2012 (ISPF, 2014). Les Marquises possèdent donc la densité de population la plus faible de Polynésie française avec environ 8.9 habitants par km². Toutefois, les estimations récentes, réalisées par l'ISPF entre 2007 et 2012, montrent une progression démographique de 7.3 %, faisant des Marquises l'un des deux archipels en plus forte hausse démographique en Polynésie française (après les Australes). Durant cette période, les îles Nuku Hiva et Hiva Oa ont présenté l'accroissement le plus fort de leur population +11.5 % et +10.2 % respectivement.

I.2.2. Caractéristiques géomorphologiques

Les îles de la Polynésie française sont issues de l'activité volcanique intra-plaque au niveau de points chauds, générant des édifices géologiques (Salvat, 2008). L'archipel des Marquises est composé d'îles hautes jeunes, les plus récentes au sud-est ont moins de 2 millions d'années (e.g. Fatu Hiva) et 5.5 Ma pour les plus âgées au nord-ouest (e.g. Eiao), en comparaison aux atolls nord-ouest des Tuamotu (50 Ma). Le volcanisme peu actif a généré deux alignements d'îles distincts, orientées selon un axe global nord-ouest. Généralement, en fin d'alignement, les archipels possèdent des atolls ou des monts sous-marins (guyots) issus de l'enfoncement des îles dans la lithosphère (ou subsidence). Les Marquises présentent cependant très peu de subsidence, particularité très atypique au regard des autres archipels (McNutt et Bonneville, 2000 *in* Maury *et al.*, 2016). Ainsi, l'archipel ne possède pas de réels atolls, mais des structures ennoyées telles que le banc Clark, les presque-atolls de Motu Iti et Fatu Huku entourés de vastes plateaux et l'îlot Motu One issu possiblement d'un atoll basculé, ces formations demeurent toutefois encore énigmatiques (Andréfouët et Montaggioni, com. pers., 2015 *in* Agence des Aires Marines Protégées, 2016).

Les Marquises présentent une géomorphologie complexe et variée, les îles principales étant également entourées d'îlots, de roches émergentes (e.g. Rocher Thomasset), de bancs de sables (e.g. Banc Lawon et Banc Clark), de hauts-fonds (e.g. Haut-fond Dumont d'Urville) et de monts sous-marins. Ces îles sont caractérisées par des reliefs élevés très découpés par l'érosion, des chaînes montagneuses, des plateaux d'altitude, des pics, des vallées profondes et des grandes baies (Montaggioni *et al.*, 2016 ; Figure I.3). Les points culminants avoisinent les 1200 m d'altitude à Ua Pou, Hiva Oa et Nuku Hiva. Sur la frange littorale, les Marquises sont caractérisées par des côtes rocheuses avec des falaises maritimes abruptes (Figure I.3) et des « trottoirs » basaltiques¹, représentant plus de 90 % du linéaire côtier (Montaggioni *et al.*, 2016). Les baies abritent quelques zones de côtes meubles, dominées par les plages à blocs, mais des grèves et plages-dune existent également. La côte est très peu urbanisée, les aménagements portuaires représentant moins de 1 %, ainsi le littoral marquisien est naturel à 99 % (Montaggioni *et al.*, 2016).

¹ **Trottoirs basaltiques** : plateforme subhorizontale étroite et basse (1 à 5 m au-dessus du niveau marin).



Figure I.3. Exemples de paysages sur l'île de Nuku Hiva : Haut-plateau de Toovii (A), « Grand Canyon » (B), Baie de Ateheu (C), falaises maritimes (D).

En comparaison avec le reste de la Polynésie française et la majorité des îles tropicales du Pacifique, les îles marquisiennes sont quasiment dépourvues de constructions coralliennes modernes (Chevalier, 1978), elles ont donc la particularité de ne pas être **entourées de récif corallien** (Rougerie *et al.*, 1992). Des **récifs coralliens vestigiaux** ont toutefois été identifiés le long des pentes sous-marines de Nuku Hiva, Hiva Oa et Eiao (Cabioch *et al.*, 2008; Montaggioni *et al.*, 2016). Quatre générations de constructions récifales anciennes sont ainsi étagées entre 55 et 125 m de profondeur, formant des terrasses sous-marines subhorizontales autour des îles (Rougerie *et al.*, 1992). Ces bio-constructions ont été successivement ennoyées par la remontée rapide du niveau marin durant la dernière déglaciation. La transgression marine saccadée, couplée à des épisodes de refroidissement de l'eau (liés à des fontes glaciaires majeures), aurait perturbé le développement des récifs coralliens, jusqu'à probablement engendrer l'arrêt de la croissance corallienne depuis 9000 ans (Montaggioni *et al.*, 2016). Ainsi, depuis cette période, les coraux de l'archipel ne forment quasiment plus de récif bio-construits, seuls la baie d'Anaho (Nuku Hiva) et le nord de Tahuata sont connus pour abriter des communautés coralliennes constructrices (Brousse et Chevalier, 1978 ; Chevalier, 1978 ; Andréfouët *et al.*, 2014). Les connaissances actuelles en géomorphologie indiquent que cette originalité est un phénomène unique à l'échelle du Pacifique équatorial (Agence des Aires Marines Protégées, 2016).

Les paysages sous-marins de l'archipel ont pu être documentés lors de la campagne Pakaihi i te Moana (2011-2012), celle-ci a permis d'identifier une grande **diversité d'habitats** côtiers benthiques, entre 0 et 40 m de profondeur (Payri *et al.*, 2012). Les habitats sous-marins marquisiens sont de nature volcanique et n'abritent que peu de formations récifales, aspect tout à fait original en Polynésie française où les habitats coralliens bio-construits sont dominants. Ceux-ci se composent principalement de tombants rocheux, plaines sédimentaires ou à éboulis, habitats coralliens de faible diversité, mais également de grottes sous-marines (Figure I.4). Les communautés coralliennes des Marquises sont représentées par des **colonies dispersées** entre 5 et 30 m de profondeur, généralement plaquées sur les substrats rocheux (Figure I.4). Ces habitats coralliens peuvent être des bancs récifaux², des fonds coralliens³, mais également des récifs frangeant⁴ (e.g. Anaho à Nuku Hiva ; Chevalier, 1978). Ainsi, les Marquises présentent une géomorphologie complexe avec des paysages et des fonds marins diversifiés et originaux pour la zone inter-tropicale.

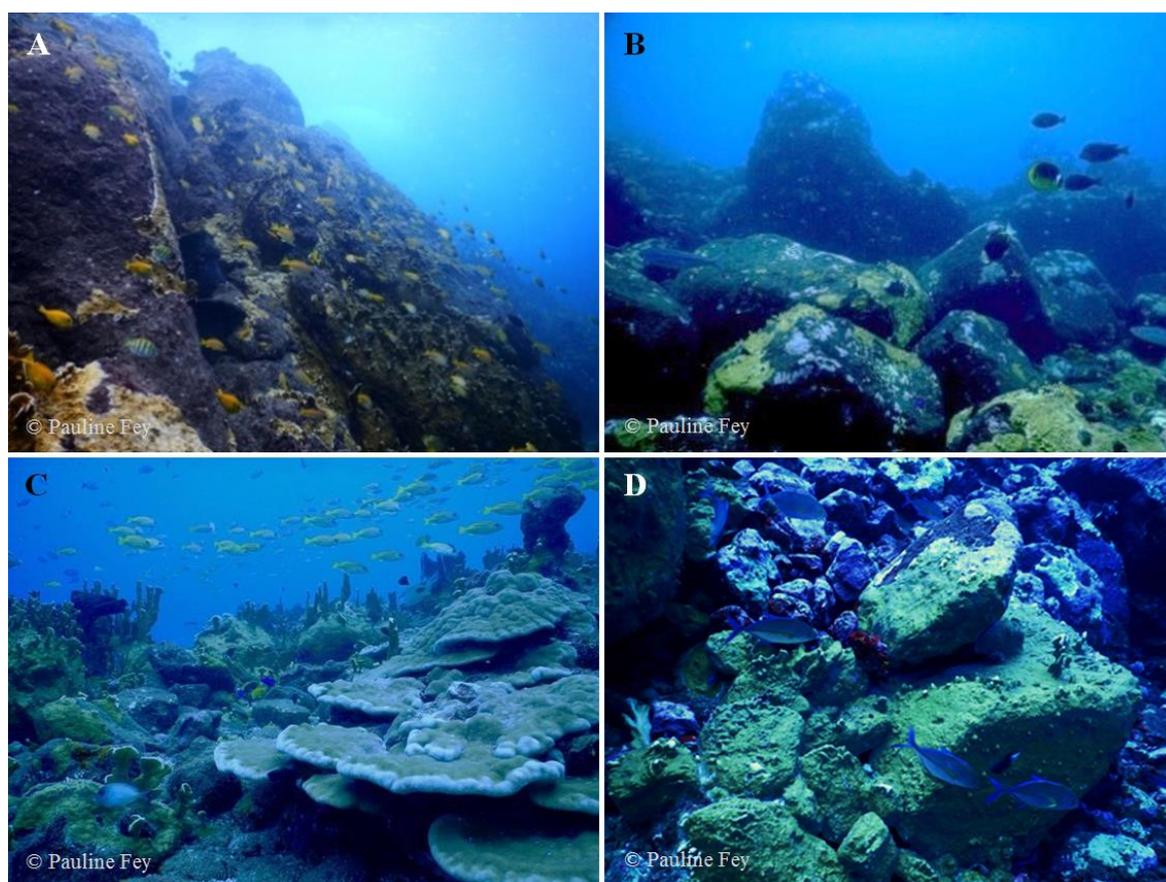


Figure I.4. Illustration de paysages sous-marins à Nuku Hiva : tombant rocheux (A), éboulis (B), habitat corallien (C) et placage de corail sur la roche (D).

² **Bancs récifaux** : colonies coralliennes dispersées sur la surface structurale de coulées volcaniques.

³ **Fonds coralliens** : assises volcaniques fortement déficitaire en recouvrement corallien (< 10 %).

⁴ **Récifs frangeants** : populations coralliennes relativement denses (> 30 % taux de recouvrement des surfaces), susceptible d'être émergées à marée basse.

I.2.3. Conditions environnementales

En Polynésie française, l'été austral (saison chaude et humide) prend place de novembre à avril et l'hiver austral (saison fraîche) de mai à octobre (Martinez, 2006 ; Tableau I.1). Aux Marquises, le climat est de type tropical peu humide, les températures moyennes sont élevées et varient faiblement au cours de l'année, oscillant entre 25.5 °C (en août) et 27.4 °C (en mars) en moyenne (station météorologique d'Atuona à Hiva Oa ; Laurent, 2016). Les saisons sont donc peu marquées au niveau des températures, mais les pics de chaleur apparaissent généralement durant la **saison chaude** (été austral) entre février et avril, et les minimums sont observés entre août et octobre en **saison fraîche** (hiver austral ; Laurent, 2016 ; Tableau I.1).

Tableau I.1. Récapitulatif du déroulement moyen des saisons aux Marquises (M) et en Polynésie française (PF).

Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
			Humide - M						Sec - M		
Chaud - M						Frais - M					
Été Austral - PF				Hiver Austral - PF				Été Austral - PF			

Malgré une nébulosité quasi-permanente aux Marquises en raison des nuages bas, l'archipel présente la moyenne annuelle de précipitation la plus basse de Polynésie française avec 927 mm à Hakahau (Ua Pou) (Laurent, 2016), contre environ 2500 mm/an aux Australes et Gambier (Salvat *et al.*, 2008). Les îles du sud semblent généralement plus arrosées qu'au nord lorsque deux stations météorologiques de même altitude (entre 3 et 5 m) sont comparées (Vaipae – Ua Huka : 1021 mm/an et Omoa - Fatu Hiva : 1798 mm/an). Les précipitations bien que peu abondantes, permettent toutefois de distinguer une saisonnalité, avec une **saison humide** de janvier à août (plus de 70 % des pluies annuelles) et une **saison sèche** de septembre à décembre (Laurent, 2016 ; Tableau I.1). Ainsi, globalement le cycle saisonnier marquisien s'écarte du schéma tropical classique observé dans le reste de la Polynésie française. Malgré la nébulosité, l'archipel bénéficie d'un large ensoleillement avec une insolation annuelle moyenne d'environ 2900 heures (Laurent, 2016), contre plus de 2100 h/an en moyenne pour toute la Polynésie française (Salvat *et al.*, 2008). C'est au nord de l'archipel que la durée d'insolation annuelle est la plus importante, avec par exemple 3075.7 h/an mesuré à Nuku Ataha (Nuku Hiva) contre 2399.3 h/an à Atuona (Hiva Oa ; Laurent, 2016).

L'activité cyclonique est inexistante aux Marquises en raison de sa position géographique, ainsi aucun cyclone n'a été répertorié entre 1831 et 2010 (Laurent, 2016). En revanche,

les Marquises ont été le point de départ de cyclones majeurs (Nano en janvier 1983, Orama en février 1983, Veena et William en avril 1983 ; Laurent, 2016). Le climat des Marquises est toutefois susceptible d'être influencé par les oscillations interannuelles ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) et l'IPO (*Interdecadal Pacific Oscillation* ; Laurent, 2016). De fortes précipitations sont notamment observées sur l'archipel durant les épisodes *El Niño*, liées à l'affaiblissement des alizés et l'arrivée des eaux chaudes du Pacifique-ouest. L'IPO peut contribuer à renforcer ou affaiblir les autres oscillations comme ENSO.

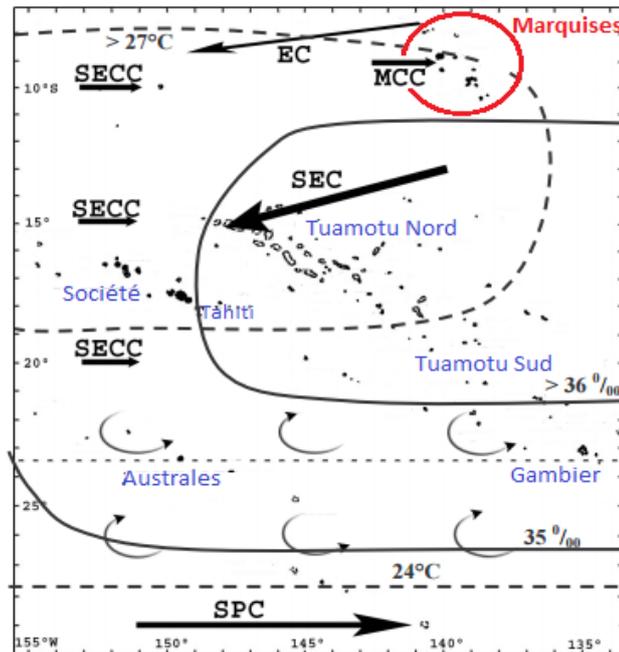


Figure I.5. Courants de surface en Polynésie française : Courant Équatorial (EC), Courant Équatorial Sud (SEC), Contre-Courant Équatorial Sud (SECC), Contre-Courant des Marquises (MCC), Courant du Pacifique Sud (SPC). Le nom des archipels et Tahiti sont indiqués en bleu, les Marquises en rouge. Les isothermes et isohalines de surface sont indiqués par des lignes et pointillé respectivement. (Modifié d'après Martinez, 2006)

L'archipel, situé au nord du gyre subtropical du Pacifique Sud dans la zone tropicale voire proche équatoriale, est exposé aux alizés qui imposent une **circulation océanique générale d'est en ouest**. Ces vents sont généralement plus rapides en saison fraîche (30 à 40 km/h) qu'en saison chaude (15 à 25 km/h ; Laurent, 2016). Les Marquises sont donc sous influence du Courant Équatorial, mais également du Courant Équatorial Sud (SEC) venant de l'est (Rougerie *et al.*, 1992; Martinez, 2006 ; Figure I.5). La vitesse moyenne de ce dernier est de 8 cm/s en surface (direction sud-ouest) et son intensité est plus importante en hiver qu'en été austral, pouvant atteindre 12 cm/s en période *La Niña* en hiver (Laurent, 2016). Le SEC s'affaiblit en période *El Niño* et des courants inverses (direction est) peuvent apparaître (Martinez *et al.*, 2009). En supplément de cette circulation générale, les Marquises sont soumises à un régime de courant particulier engendré par la perturbation des vents par les îles

hautes (Laurent, 2016). Ainsi, toute l'année un contre-courant orienté d'ouest en est, nommé Contre-Courant des Marquises (MCC), influence également l'archipel (Figure I.5). Ce contre-courant peut être positionné davantage au nord de l'archipel en hiver et au sud en été austral.

Les **températures des eaux marines** de surface des Marquises sont chaudes, fluctuant en moyenne entre 27 °C en hiver (septembre) et 28.7 °C en été austral (mars), leur **salinité** avoisine les 35.6 psu (Grob *et al.*, 2007 ; Claustre *et al.*, 2008). Celles-ci peuvent atteindre un maximum de 30 °C en période *El Niño* (mars 1998) et un minimum observée de 26 °C en période *La Niña* (septembre 2010 ; Martinez *et al.*, 2016). En Polynésie française, la marée est généralement faible, le **marnage** étant compris entre 40 cm dans les îles de la Société et 120 cm à Mururoa (Salvat *et al.*, 2008). Aux Marquises celui-ci est régulièrement supérieur au mètre en période de vive-eau, pouvant dépasser exceptionnellement les 1.50 m. L'absence de barrières coralliennes protectrices autour des îles Marquises impose une **houle** fréquente courte (< 10 s) et croisée. Généralement, les houles dominantes sont liées aux alizés, elles sont de secteur est à sud-est et peuvent atteindre 2 m de hauteur (4 m au maximum ; Laurent, 2016). Les observations réalisées durant l'été austral 2012 mettent en évidence des eaux de surface mieux mélangées au nord de l'archipel, avec une couche de mélange atteignant les 60 à 80 m, contre environ 30 m au sud (Martinez *et al.*, 2016). La zone nord présente également des eaux de surface légèrement plus froides et moins salées (~27°C et ~35.5 psu) qu'au sud (~28 °C et > 35.6 psu).

Le gyre subtropical du Pacifique Sud est une zone majoritairement **oligotrophe**, c'est-à-dire pauvre en éléments nutritifs. La disponibilité limitée en nutriments induit une production phytoplanctonique faible, inférieure à 0.1 µg/L de Chlorophylle-*a* (Chl-*a*, proxy du phytoplancton), cette région est ainsi dite *Low-Nutrient Low-Chlorophyll* (LNLC ; Laurent, 2016). Au nord de la Polynésie française, au voisinage des Marquises, la zone sub-équatoriale sous influence de l'*upwelling* équatorial se caractérise par des eaux mésotrophes (Etrié *et al.*, 1993). Dans ce périmètre, les eaux sont plus riches en éléments nutritifs (notamment azote et phosphore), mais la production primaire pélagique reste faible (en moyenne 0.12 µg/L de Chl-*a*), cette zone est donc qualifiée de *High-Nutrient Low-Chlorophyll* (HNLC ; Etrié *et al.*, 1993). D'après Gomez *et al.* (2007), cette faible concentration en phytoplancton pourrait être liée au contrôle par le broutage, la limitation de l'acide silicique ou des micronutriments comme le fer.

Cependant, à proximité des côtes marquisiennes, la **biomasse phytoplanctonique** est nettement plus importante, avec en moyenne 0.2 $\mu\text{g/L}$ de Chl-*a* sur l'année, pouvant atteindre 1 $\mu\text{g/L}$ en fin d'hiver (e.g. octobre 2002 ; Martinez *et al.*, 2016). Cette productivité primaire importante est clairement décelable par image satellite et sur les cartes globales de concentration moyenne en chlorophylle (Figure I.6). En effet, le panache de chlorophylle généré peut s'étendre jusqu'à 800 km à l'ouest de l'archipel en période *La Niña* (Signorini *et al.*, 1999). À l'exception des zones importantes d'*upwelling*, tel que l'est du bassin océanique et la zone d'*upwelling* équatorial, les Marquises sont uniques à l'échelle du Pacifique. Lors de la campagne *Pakaihi i te Moana*, les analyses des concentrations en éléments nutritifs et en Chl-*a* ont permis d'établir que les plus fortes concentrations en phytoplancton seraient au nord et à l'ouest de l'archipel.

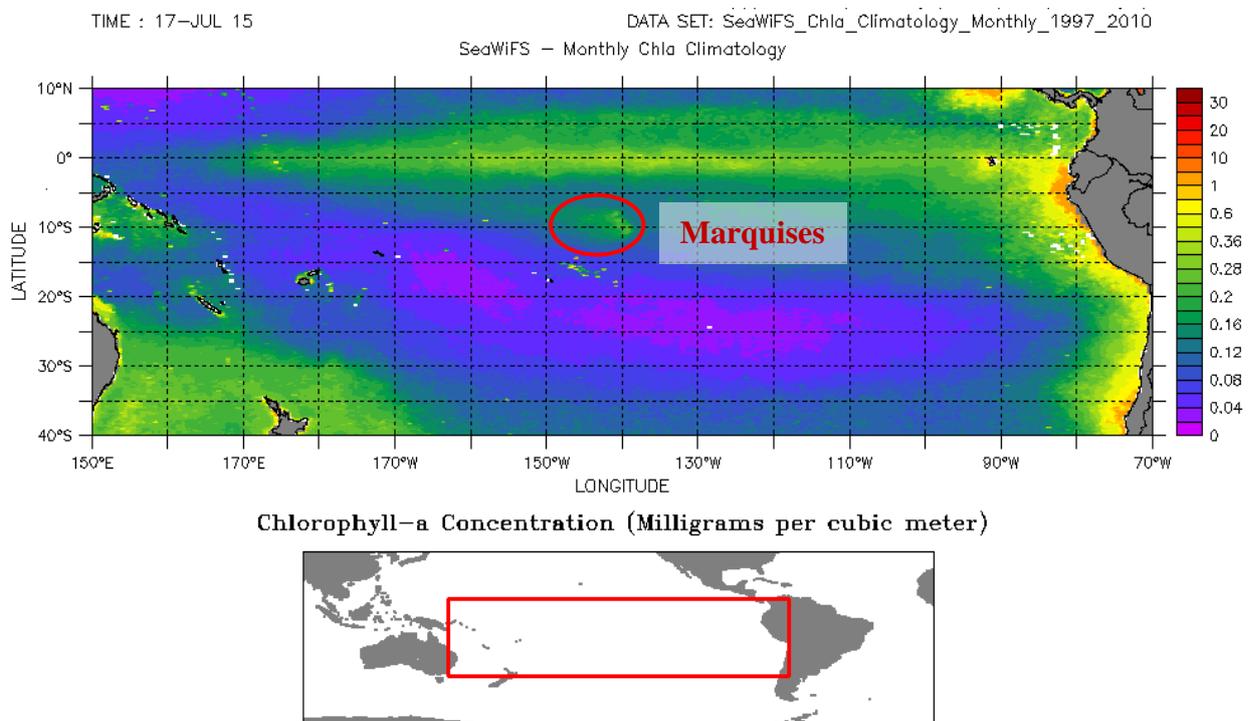


Figure I.6. Panache de chlorophylle-*a* dans le Pacifique Sud et aux îles Marquises (cercle rouge) durant l'hiver austral, image issue des données SeaWiFS (<http://oceanwatch.pifac.noaa.gov/>).

Cette richesse des eaux marines des Marquises aurait pu être liée à l'influence des remontées d'eaux fraîches de l'*upwelling* équatorial se trouvant à proximité, mais cette prospérité semble se maintenir malgré l'arrêt de cet *upwelling* (Rougerie *et al.*, 1992). De plus, l'observation des distributions spatiales des températures de surface semblent indiquer que l'archipel serait peu influencé par l'*upwelling* équatorial (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). Ces observations supposent qu'il existerait un **mécanisme d'enrichissement local** propre aux Marquises. Il est très peu probable que ce phénomène

spécifique des Marquises puisse être lié à l'activité anthropique sur les îles, car celles-ci sont peu peuplées, l'agriculture y est peu développée et les flux terrigènes sont faibles (Rougerie *et al.*, 1992). Le ruissellement et le lessivage des terres durant les fortes précipitations pourraient cependant contribuer à cette richesse en phytoplancton par un apport en fer dissous (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). En effet, les sols basaltiques marquisiens contiennent 10 % d'oxyde de fer, leur altération peut engendrer un apport important de fer dans les eaux de pluie jusqu'à l'océan. Néanmoins, ce phénomène n'est pas spécifique aux Marquises, il a également été identifié à Hawaii et dans d'autres archipels polynésiens (Maury, com. pers., 2015 *in* Agence des Aires Marines Protégées, 2016) et les faibles teneurs en fer dissous observées en milieu hauturier durant la campagne BIOSOPE (Blain *et al.*, 2008) n'appuient pas cette hypothèse. Il est toutefois probable que le fer dissous soit rapidement utilisé par les organismes, expliquant les faibles teneurs observées. Davantage de données sur le fer dissous dans les eaux côtières seraient nécessaires, ainsi qu'une étude spécifique sur l'impact du lessivage sur la production primaire. Une autre hypothèse selon laquelle les Marquises recevraient des éléments nutritifs via le processus d'*endo-upwelling* géothermique (i.e. remontées d'eaux froides internes à la structure physique des îles) a été écartée, car l'enrichissement local est trop important et étendu pour être généré par ce processus (Rougerie *et al.*, 1992).

Actuellement, l'hypothèse la plus probable permettant d'expliquer la richesse des Marquises est la perturbation des courants océaniques et atmosphériques lié à la topographie des îles, phénomène appelé « **effet d'îles** » (Doty and Ogury, 1956). Les courants de surface étant constamment forts aux Marquises, l'obstacle créé par la topographie sous-marine de l'archipel générerait divers processus physiques (e.g. tourbillons, mélange vertical, *upwelling*, etc. ; Rougerie *et al.*, 1992 ; Martinez, 2006 ; Raapoto *et al.*, 2018), permettant une remontée d'éléments nutritifs dans la couche euphotique toute l'année. Des variabilités temporelles sont toutefois observées, avec un **cycle saisonnier** marqué par une intensification de l'activité phytoplanctonique en saison fraîche (entre août et novembre ; Martinez *et al.*, 2016). À cette saison, la vitesse des courants de surface et des tourbillons augmentent avec l'intensification des alizés et les températures de surface de la mer (SST) sont plus fraîches, ainsi la couche de mélange s'approfondit, ce qui augmenterait l'apport de nutriments en surface (Martinez et Maamaatuhaiutapu, 2004; Martinez *et al.*, 2016 ; Raapoto *et al.*, 2018). Ces vents hivernaux pourraient également accentuer les processus d'*upwelling* côtier (Martinez *et al.*, 2016). Des fluctuations **interannuelles**

(supérieures à deux ans) sont également observées liées au phénomène ENSO (Martinez *et al.*, 2016). Les périodes *El Niño* marquent un appauvrissement en phytoplancton, lié à un réchauffement des eaux de surface et un affaiblissement et/ou inversion des vents et du SEC, réduisant probablement les phénomènes locaux de remonté des sels nutritifs. À l'inverse, pendant *La Niña*, les alizés et le SEC s'intensifient, enrichissant les eaux de surface. Par ailleurs, d'autres **pics épisodiques** de chlorophylle-*a* apparaissent hors cycle saisonnier ou ENSO, mais les processus sous-jacents ne sont pas encore élucidés (Martinez et Maamaatuhaiutapu, 2004).

I.2.4. Particularités écologiques

Les Marquises présentent de nombreuses particularités, parmi celles ayant déjà été évoquées, les processus physiques locaux pourraient être à l'origine de la **richesse des eaux** baignant les Marquises **en éléments nutritifs**. En effet, les eaux superficielles autour des Marquises (milieu hauturier) présentent des concentrations importantes en nutriments, les concentrations en nitrate (NO_3^-) et phosphate (PO_4^-) sont supérieures à $1 \mu\text{M}$ et $0.3 \mu\text{M}$ respectivement (Claustre *et al.*, 2008; Raimbault *et al.*, 2008; Rodier et Martinez, 2012). Ces concentrations sont 100 fois supérieures à celles mesurées dans le gyre subtropical du Pacifique Sud. Le nord de l'archipel présente des eaux plus riches en nutriments que le sud, par exemple pour le nitrate les concentrations relevées en 2012 sont entre 3 et $5 \mu\text{M}$ pour le nord et entre 1 et $2 \mu\text{M}$ pour le sud. La concentration moyenne en fer dissous sur l'ensemble de l'archipel en milieu hauturier est de $0.16 \pm 0.02 \text{ nM}$ entre 0 et 80 m de profondeur (Blain *et al.*, 2008). Les eaux de surface marquisiennes présentent donc des valeurs assez faibles en fer dissous, semblables à celles mesurées au centre du gyre subtropical ($0.13 \pm 0.03 \text{ nM}$; Martinez *et al.*, 2016). Toutefois, la richesse en nitrate et phosphate semblent favorables au maintien d'une **productivité primaire élevée** en comparaison avec les eaux oligotrophes avoisinantes.

Une des caractéristiques marquantes est la **quasi-absence de bio-constructions récifales** actuelles, les seules formations récifales coralliennes connues se situent dans les baies d'Anaho (Nuku Hiva) et d'Hanahevane (Tahuata) (Brousse et Chevalier, 1978; Chevalier, 1978; Andréfouët *et al.*, 2014). Ainsi, l'archipel est dominé par des habitats marins rocheux, aspect original dans une région où les habitats coralliens dominant (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). Aux Marquises les communautés coralliennes sont dispersées et

se présentent majoritairement sous la forme de placage sur les roches, mais des peuplements denses de coraux ont également été signalés sur certains sites (Andréfouët, com. pers., 2015; Planes, com. pers., 2015). L'inventaire récent effectué lors de la campagne *Pakaihi i te Moana* dénombre actuellement 35 espèces de **coraux** aux Marquises. Cette richesse spécifique est très faible au regard des peuplements observés dans le reste de la Polynésie française (127 espèces recensées pour l'archipel de la Société), mais elle reste cohérente avec celle connue aux îles Galápagos (38 espèces recensées) (Benzoni et Pichon, 2016). Une particularité de l'assemblage d'espèces marquisien est l'absence de taxons très communs ailleurs en Polynésie, tel que les espèces appartenant au genre *Acropora* (Chevalier, 1978). Les peuplements coralliens sont dominés par des *Porites* massifs et des *Millepora* généralement à de faibles profondeurs (entre 5 et 15 m ; comm. pers. F. Benzoni). De plus, le **recouvrement corallien** est minimal en comparaison avec les autres îles polynésiennes, le pourcentage moyen de couverture corallienne ne dépassant pas les 3.5 % tous genres confondus (données SO CORAIL, 2018). Le faible développement corallien observé aux Marquises est un phénomène que les spécialistes ont encore du mal expliquer, ceux-ci le nomment l'« anomalie marquisienne ». Plusieurs facteurs sont toutefois évoqués comme pouvant jouer un rôle, ainsi l'isolement de l'archipel, la géomorphologie et les conditions environnementales (e.g. courants forts, eaux riches en nutriments, flux terrigènes, etc.) seraient défavorables à la croissance et la biodiversité corallienne (Martinez et Maamaatuaiahutapu, 2004; Benzoni et Pichon, 2016). Néanmoins, l'état de santé des colonies coralliennes, évalué en 2012 lors de *Pakaihi i te Moana*, a été jugé comme étant globalement bon (Payri *et al.*, 2012).

À l'instar des communautés coralliennes, aux Marquises la biodiversité des peuplements côtiers en général est relativement faible en comparaison des communautés de l'Indo-Pacifique. Toutefois, l'archipel présente un **assemblage unique** d'espèces côtières avec des espèces présentes dans d'autres régions du Pacifique (Est, Hawaii, autres archipels polynésiens), qui ont réussi à s'adapter à l'environnement marquisien particulier, mais également une proportion importante d'**espèces endémiques** pour plusieurs groupes taxonomiques. Les **téléostéens côtiers** présentent un taux d'endémisme d'environ 13.7 %, soit 68 espèces sur les 495 décrites à ce jour (Delrieu-Trottin *et al.*, 2015), cet endémisme exceptionnel place l'archipel au troisième rang pour l'ichtyofaune côtière dans le Pacifique (Ile de Pâques : 20.3 %, Hawaii : 17.5 % ; Planes *et al.*, 2016). Les espèces endémiques représentent également une part importante chez les mollusques (59 espèces sur 627

identifiées ; Bouchet et Tröndle, 2016) et les crustacés (37 espèces sur 411 identifiées ; Poupin, 2016), soit environ 9 % d'endémisme. Le groupe des échinodermes, dont l'inventaire est encore parcellaire, présente 4 espèces endémiques pour 70 espèces recensées à ce jour (Paulay *et al.*, 2016), soit un taux d'endémisme d'environ 6 %. Concernant les éponges (52 espèces minimum) et la flore algale (144 espèces identifiées), de nombreuses espèces sont encore en cours d'identification, mais les connaissances actuelles suggèrent également qu'il y aurait un certain nombre d'espèces endémiques au sein de ces groupes (Petek, com. pers., 2015; Pérez, com. pers., 2015 ; Payri *et al.*, 2016).

L'endémisme élevé observé aux Marquises est restreint à une petite zone géographique de moins de 500 km², ce confinement est synonyme de vulnérabilité pour ces espèces et pour l'écosystème. En effet, étant abondantes, ces espèces vont participer fortement au fonctionnement de l'écosystème, ainsi leur rôle écosystémique peut être particulièrement important. De plus, ces espèces remplissent souvent des fonctions mal représentées par les autres espèces de l'écosystème, comme observé dans d'autres régions similaires (e.g. Iles de Pâques) (Kulbiki, com. pers., 2012 *in* Agence des Aires Marines Protégées, 2016). Ainsi, les pressions pouvant engendrées une diminution des effectifs de ces espèces endémiques sont susceptible d'affecter le fonctionnement général de l'écosystème.

Aux Marquises, les **abondances** de plusieurs groupes d'espèces sont particulièrement élevées en comparaison de la Polynésie française, voire du Pacifique. En effet, les poissons côtiers présentent de fortes abondances notamment au nord de l'archipel et autour des grandes îles (Delrieu-Trottin *et al.*, 2015), les cétagés et raies manta ont également des densités élevées comparativement au reste de la Polynésie (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). Ces abondances semblent être liées à la forte productivité primaire, bien que les rôles respectifs joués par le phytoplancton et les macrophytes ne soient pas encore élucidés.

La pression de pêche côtière aux Marquises étant faible, cela pourrait également favoriser les abondances et la structure des peuplements de poissons côtiers, marquées par des individus de grandes tailles, une quantité importante de prédateurs et une biomasse élevée de requins. Ces caractéristiques peuvent se traduire par une certaine intégrité des réseaux trophiques pouvant faire office de référence pour l'étude des peuplements de milieux similaires. Cette intégrité est discernable également par le bon état de santé des communautés benthiques, avec des taux de corail vivant supérieur à 70 % et une absence d'algues brunes molles.

Concernant la **structure des réseaux trophiques** marquisiens, les producteurs primaires benthiques sont caractérisés par une dominance d'algues rouges encroûtantes calcifiées, reflétant des conditions hydrodynamiques battues et une prédation élevée (oursins et poissons ; Payri *et al.*, 2016). Pour les producteurs primaires pélagiques, comme évoqué précédemment, les eaux de l'archipel des Marquises présentent des concentrations relativement élevées en phytoplancton. Les communautés phytoplanctoniques dominantes sont le **pico-plancton** (taille inférieure à 2 μm) et le **nano-plancton** (entre 2 et 20 μm), la fraction **micro-planctonique** étant minoritaire (Dolan *et al.*, 2007 ; Ras *et al.*, 2008). Pourtant ces organismes de petite taille sont habituellement caractéristiques d'eaux plus oligotrophes. Cependant, différentes méthodes d'estimation des communautés ont été employées selon les auteurs, ainsi l'importance relative de ces deux classes de plancton reste discutée (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). Le **picophytoplancton** est dominé par des cyanobactéries du genre *Prochlorococcus*, généralement associées à des eaux chaudes, stratifiées et pauvres en nutriments (Grob *et al.*, 2007). Pour les communautés **nanophytoplanctoniques** ce sont les genres ubiquistes *Phaeocystis* et *Emiliana* qui dominent. Le **microphytoplancton** (entre 20 et 200 μm) présente une dominance de diatomées, en particulier les espèces *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Rhizosolenia bergonii* et *Thalassionema nitzchioides* (Martinez *et al.*, 2016).

Concernant les consommateurs, les données sur le **zooplancton** sont encore parcellaires et nécessitent d'être confirmées, notamment pour le métazooplancton (e.g. crustacés ou gélatineux). Les résultats de la campagne BIOSOPE (2004) montrent une faible concentration en copépodes, à l'inverse des micro- et nano-flagellés hétérotrophes (dinoflagellés) fortement concentrés (Masquelier et Vaulot, 2008). Le picoplancton est composé majoritairement de bactérioplancton hétérotrophe représentant plus de 83 % des cellules (Martinez *et al.*, 2016). Les poissons marquisiens se distinguent des autres archipels par des abondances plus élevées d'espèces **piscivores** et **carnivores** que d'espèces omnivores. Les anguilliformes et Scorpaenidae sont en proportion plus importante, à l'opposé des espèces associées aux récifs qui sont moins diversifiées (e.g. Chaetodontidae, Scaridae, Pomacentridae, Apogonidae, Serranidae) (Delrieu-Trottin *et al.*, 2015; Planes *et al.*, 2016). Ainsi, la structure trophique serait dominée par un couple **piscivore/planctonophage**, contrairement au couple carnivore/herbivore généralement observé (Delrieu-Trottin *et al.*, 2015). Cette structure pourrait être liée à une contribution plus importante de la production primaire pélagique (richesse en phytoplancton), plutôt que benthique (peu de constructions récifales).

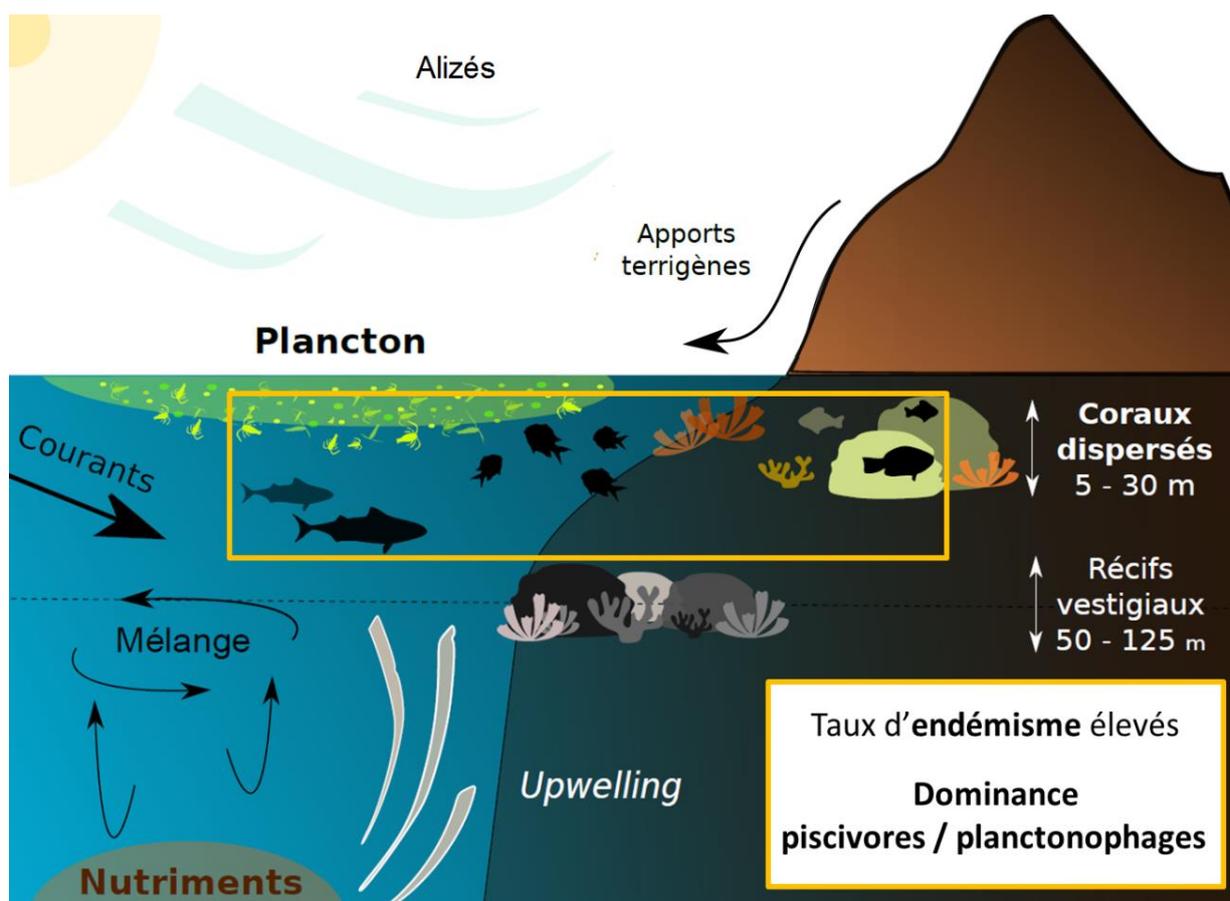


Figure I.7. Schéma représentant plusieurs particularités environnementales et écologiques des îles Marquises.

Ainsi, les multiples particularités des Marquises (e.g. eaux riches en éléments nutritifs, production primaire élevée, structure corallienne atypique, dominance des piscivores et planctonophages, etc. ; Figure I.7) laissent présager un fonctionnement trophique côtier particulier fortement influencé par l'abondance planctonique. Ces multiples spécificités et le caractère relativement préservé des Marquises font que cet archipel présente un intérêt de conservation indéniable. Celui-ci fait d'ailleurs l'objet de plusieurs mesures de conservation en cours ou en projet. Pourtant, bien que plusieurs campagnes et études se soient succédées ces dernières années (e.g. la campagne 'Pakaihi i te Moana' (2011-2012)), les données scientifiques disponibles sur cette zone restent encore à compléter. Dans ce contexte, mieux comprendre les relations entre organismes et le fonctionnement global de l'écosystème semble fondamental pour pouvoir le préserver et éventuellement mettre en place à l'avenir des plans de gestion cohérents.

I.2.5. Enjeux de conservation

Le gouvernement de la Polynésie française a compétence pour gérer le milieu marin placé sous sa juridiction. C'est en 1952 que les premières mesures de protection des espaces naturels polynésiens sont mises en place, ces mesures ont débuté par le classement de plusieurs sites dans les archipels de la Société, des Australes et des Marquises. Parmi les huit premiers espaces marins protégés six sont marquisiens, comprenant les baies de Hohoi (Ua Pou) et Hanavave (Fatu Hiva) en 1952, puis les îles de Eiao, Hatutu, Motu One et Mohotani classés « aires de gestion des habitats et des espèces » en 1971. Ainsi, dès le départ, les Marquises ont présenté un véritable intérêt de conservation. Récemment, parmi 22 îles et atolls polynésiens classés d'intérêts prioritaires par l'analyse éco-régionale (2010) deux sont marquisiens (Nuku Hiva et Hatutu). De plus, la campagne scientifique *Pakaihi i te Moana* menée autour des îles Marquises en 2012 a confirmée l'importance de certains sites littoraux et marins.

I.2.5.1. Pressions et impacts

Aux Marquises, les pressions sur l'environnement naturel marin peuvent être naturelles ou liées à l'Homme. Les **pressions d'origine anthropiques** peuvent être liées à la **démographie**. En effet, bien que peu peuplées, les habitants et touristes de passage sur l'archipel génèrent des déchets, dont la majorité finissent enfouis. La lixiviation des sols et le ruissellement jusqu'au littoral peut entraîner une pollution des eaux superficielles. Cependant, l'hydrodynamisme important autour des îles limite la dégradation de la qualité des eaux côtières.

Les **aménagements littoraux**, lors de leur construction, entraînent la destruction de la faune et de la flore présentes sur la surface exploitée (Gabrié *et al.*, 2006), mais peuvent également engendrer une hyper-sédimentation et augmenter la turbidité des eaux côtières (Brugneaux *et al.*, 2013). Cependant, le littoral marquisien étant peu urbanisé, avec seulement deux vrais ports (Tahauku - Hiva Oa et Taiohae – Nuku Hiva) et quelques quais, digues et rampes de mise à l'eau, les effets de ces aménagements sur l'environnement marin sont limités. De plus, encore une fois le fort brassage des eaux côtières, ainsi que la turbidité naturellement élevée, réduisent également les effets de ces constructions.

Les **navires** de marchandises, de tourisme ou de plaisance peuvent avoir un effet notable sur les sites de mouillage fréquents. Les ancres peuvent en effet dégrader les fonds affectant

les biocénoses benthiques, les rejets de polluants et de matière organique peuvent également être néfastes pour le milieu. Ces pressions sont toutefois à modérer selon l'hydrodynamisme et la nature des fonds, de plus l'intensité du trafic reste faible.

Les habitants de l'archipel ont signalé la diminution de certaines ressources côtières, ceci constitue le premier impact de l'activité de **pêche** (Brugneaux *et al.*, 2013). La pêche peut altérer le fonctionnement de l'écosystème en exploitant des espèces de haut niveau trophique (prédateurs), comme le mérou géant (*Epinephelus lanceolatus*) souvent prélevé aux Marquises, ou des espèces clés (Guillemot, 2009 ; Brugneaux *et al.*, 2013). Aux Marquises, l'impact de la pêche est difficile à estimer car les stocks n'ont pas été évalués. En 2016, le nombre de navires professionnels artisanaux actifs sur l'archipel a été estimé à 34 (8 % de la flottille polynésienne), ces navires sont essentiellement composés de *poti marara* (« bateaux poissons volants ») et de bonitiers (DRMM, 2017). La pression exercée par la pêche côtière reste relativement faible sur Fatu Iva, Tahuata et Ua Huka (< 50 t/an), moyenne sur les îles de Ua Pou (114 t/an), Hiva Oa (107 t/an) et Nuku Hiva (84 t/an) (Agence des Aires Marines Protégées, 2016). En 2016, la production annuelle totale de l'archipel pour la pêche côtière professionnelle est estimée à 387 tonnes, représentant environ 14 % de la production de l'ensemble de la Polynésie française (estimée à 2713 tonnes en 2016 – DRMM, 2017). D'après la Direction des Ressources Marines et Minières (DRMM), entre 2004 et 2013 la composition des captures de la flotte artisanale professionnelle s'établit à 38 % de poissons pélagiques divers (e.g. bonite listao, divers marlins, espadon, dorade coryphène, etc.), 30 % de thons jaunes (*Thunnus albacares*) et 28 % de poissons profonds et côtiers, les 4 % restant sont composés principalement de thons germons (*T. alalunga*) et de langoustes.

Les pressions sur l'environnement marquisien peuvent également être d'**origine naturelle** comme lors d'évènements majeurs tels que les **tsunamis**. L'absence de récifs coralliens protégeant les rivages rend les Marquises vulnérables à ce type de phénomène, pouvant engendrer des dégâts importants sur le littoral côtier. Cependant, les tsunamis répertoriés aux Marquises (1988-1990), liés à la sismicité de point chaud, n'ont pas eu d'incidence sur les écosystèmes coralliens (Salvat *et al.*, 2008).

1.2.5.2. Moyens de conservation

Depuis 2010, les marquisiens ont engagé une demande d'inscription de l'archipel au patrimoine mondial de l'UNESCO⁵ en tant que bien mixte, c'est-à-dire patrimoine naturel et culturel. Actuellement, neuf sites sont proposés :

- le motu de Hatutu
- trois sites à Nuku Hiva : Paeke, la baie de Hatiheu et l'ensemble terrestre de Nuku Hiva (Nuku a Taha et monts Tekao-Oomu)
- trois sites à Ua Pou : le paepae Menaha, la vallée de Hakaohoka et sa baie de Hoho'i
- Hiva Oa : Me'ae de lipona et la vallée de Puamau
- Fatu Hiva : la baie des vierges à Hanavave

En avril 2018, le comité national des biens français (CNBF) a validé la première étape du dossier d'inscription. Ce processus d'inscription peut s'étaler sur deux à trois ans, ainsi la seconde étape n'interviendra qu'en 2019.

Depuis 2012, l'Agence des Aires Marines Protégées (désormais intégrée à l'Agence Française pour la Biodiversité - AFB) a initiée le projet d'une **Aire Marine Protégée**⁶ (AMP) aux Marquises, devant également au départ soutenir la composante maritime du dossier d'inscription au patrimoine mondial de l'UNESCO. Cependant, la complexité du dossier UNESCO Marquises n'a pas permis à l'AMP Marquises de faire partie de cette composante. Ce projet, portant le nom de « Te Tai Nui a Hau » (« l'océan de paix » ou « celui qui porte en lui l'harmonie »), a été lancé dans le but de préserver durablement le patrimoine naturel et culturel de l'archipel. Actuellement le zonage principal se répartit avec :

- une zone de **pêche côtière artisanale** exclusive de 50 milles marins autour des îles (120 000 km² - 17% de la ZEE des Marquises), autorisées aux embarcations de moins de 12 m de type *poti marara* et bonitier. D'autres mesures de protection spécifiques pourront être mises en place (e.g. **protection de certains sites côtiers**),
- une zone de **protection stricte** de 50 à 200 milles marins, au sud-est de l'archipel au large de la zone de reproduction du thon obèse (soit une réserve intégrale de 310 000 km² - 44 % de la ZEE des Marquises),

⁵ Organisation des Nations Unies pour l'Éducation, la Science et la Culture.

⁶ « Espace clairement défini, reconnu, spécialisé et géré par des moyens légaux ou d'autres moyens efficaces, visant à assurer la conservation à long terme de la nature et des services écosystémiques et des valeurs culturelles qui y sont associées » - UICN

- une zone d'**activité maritime durable** au-delà des 200 milles marins (270 000 km² - 39 % de la ZEE des Marquises), où la pêche industrielle palangrière serait autorisée.

Ainsi, la grande AMP s'étendrait sur une surface d'environ 430 000 km² (contre les 700 000 km² proposés initialement), la zone d'activité maritime durable ne pouvant pas faire partie de l'AMP, car la pêche industrielle n'est pas permise dans une AMP selon la définition de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). À l'heure actuelle, le projet est encore en attente de validation officielle par le gouvernement de la Polynésie française.

Suite à la campagne océanographique *Pakaihi i te Moana* en 2012, les enfants de l'école primaire de Tahuata ont exprimé le souhait de devenir responsables de leur propre aire marine protégée. Ainsi, c'est à partir de l'imagination des enfants que le concept d'**Aire Marine Éducative** (AME) a vu le jour. Il s'agit d'une zone maritime littorale gérée par des élèves de cycle 3 d'une école, grâce à une démarche participative les impliquant autour d'un projet d'action citoyenne de protection du milieu marin.

Enfin, depuis avril 2018, le gouvernement de la Polynésie française a concrétisé sa volonté de mettre en place la plus grande **Aire Marine Gérée** (AMG) du monde, nommée « Tainui Atea ». Celle-ci couvre la totalité des eaux de la Polynésie française, comprenant ainsi l'archipel des Marquises. Le concept d'AMG n'est pas précisément défini dans la littérature scientifique et cherche encore à se démarquer du concept d'aire marine protégée (AMP) (Diazabakana *et al.*, 2016). Il s'agit d'un nouveau modèle de conservation de la biodiversité marine, celui-ci apporte un cadre juridique où la collectivité d'outre-mer de la Polynésie française a compétence pour prendre des mesures législatives. Ainsi, cette AMG a été créée dans le but de réaffirmer la souveraineté de la Polynésie dans la gestion de son espace maritime (Leenhardt *et al.*, 2013), le but étant de définir une stratégie cohérente de développement des secteurs économiques tout en contribuant à une gestion plus durable des ressources marines (Diazabakana *et al.*, 2016).

Ainsi, bien que l'intérêt en termes de conservation des Marquises ne soit plus à prouver, les mesures de conservations spécifiques sont encore à l'état de projets et peinent à être validées.

I.3. Objectifs de l'étude

Les communautés coralliennes des Marquises présentent l'avantage de ne pas subir de pressions anthropiques importantes, la démographie étant relativement faible et le tourisme modéré en raison de l'éloignement géographique. Ainsi, le littoral n'est que peu urbanisé, l'impact du rejet des eaux usées est faible et la pêche, axée majoritairement sur la capture de poissons pélagiques, ne représente pas une pression forte actuellement. Le peuple marquisien est très attaché à la protection de ses ressources marines, car au-delà de l'aspect culturel, elles représentent la sécurité alimentaire des îles. La recherche appliquée est nécessaire à l'amélioration de la conservation (Grubbs *et al.*, 2016), ainsi mieux comprendre les relations entre organismes, leurs rôles écologiques et le fonctionnement global des écosystèmes sont les principaux enjeux pour la gestion durable des ressources. L'objectif principal de ce travail de thèse est ainsi d'améliorer les connaissances sur les écosystèmes coralliens des Marquises, via l'étude des relations alimentaires entre les organismes qui les composent.

Ce travail de thèse s'intéresse ainsi aux réseaux trophiques côtiers des Marquises, car les multiples particularités de cet archipel et le nombre restreint de travaux scientifiques le concernant, en font un sujet d'étude très intéressant. En effet, bien que le contexte marquisien soit tout à fait original (voir paragraphes précédents), il n'existe que peu d'études sur cette région du Pacifique Sud. La majeure partie des travaux existant concerne les processus physiques (Rougerie *et al.*, 1992 ; Martinez et Maamaatuaiahutapu, 2004 ; Martinez, 2006; Raapoto *et al.*, 2018), l'inventaire de la faune et la flore marine (Richer de Forges *et al.*, 1997 ; Kulbicki, 2007 ; Delrieu-Trottin, 2015), les blooms phytoplanctoniques (Signorini *et al.*, 1999 ; Legeckis *et al.*, 2004 ; Ras *et al.*, 2008), les conditions biogéochimiques (Raimbault *et al.*, 2008 ; Claustre *et al.*, 2008), mais aucun ne s'est intéressé au fonctionnement des réseaux trophiques marins de cet archipel. Pourtant, les différentes observations (peuplements coralliens atypiques, forte production primaire phytoplanctonique, etc.) laissent présager des **relations trophiques particulières** (voire uniques) aux îles Marquises.

Afin d'explorer pleinement les interactions complexes des écosystèmes coralliens, plusieurs méthodes doivent être utilisées (Bierwagen *et al.*, 2018). Ainsi, pour la réalisation de ce travail, plusieurs méthodes performantes permettant l'étude des relations trophiques ont été couplées, dans une approche multi-traceurs. L'outil analytique principal de cette étude est l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), supportée par l'analyse

d'acides gras marqueurs trophiques et l'analyse isotopique de composés spécifiques (ici acides aminés). L'utilisation couplée de ces trois techniques d'étude des relations trophiques n'a jamais été appliquée, à notre connaissance. Plusieurs études ont toutefois utilisé les isotopes stables « classiques » associés aux acides gras marqueurs trophiques (Jaschinski *et al.*, 2011 ; Carreón-Palau *et al.*, 2013 ; Moleana, 2016 ; David, 2017) ou aux isotopes stables d'acides aminés (Lorrain *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). L'ensemble de ces techniques analytiques sont décrites dans le Chapitre II.

Le premier objectif de ce travail est d'**identifier et caractériser les sources de matière organique** (producteurs primaires et réservoirs de matière organique - MO) présentes dans cet écosystème, par l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote mais également des acides gras marqueurs trophiques. La mise en relation des différentes valeurs isotopiques et l'application de modèles de mélange permettra d'estimer les contributions des producteurs primaires à la composition des réservoirs de matière organique particulaire (MOP) et sédimentaire (MOS). L'identification d'acides gras spécifiques permettra de valider les résultats obtenus avec les isotopes stables et d'identifier éventuellement la présence d'autres sources non-échantillonnées dans la composition des réservoirs de MO. La variabilité saisonnière de la composition isotopique de ces différentes sources de MO sera également évaluée. Ces résultats permettront, par la suite, de mieux suivre et comprendre le cheminement de la matière organique à travers le réseau trophique.

Le second objectif de ce travail sera d'établir les relations trophiques entre les sources de MO et les consommateurs primaires (invertébrés et poissons), afin d'évaluer l'**intégration des sources de MO dans le réseau trophique**. Ainsi, l'utilisation des signatures isotopiques dans les modèles de mélange permettront de comprendre quelles sources sont les plus utilisées par les consommateurs primaires. Les analyses isotopiques de composés spécifiques (i.e. acides aminés) apporteront des informations supplémentaires sur la signature de la « ligne de base », permettant de valider les résultats obtenus avec les analyses isotopiques classiques. L'identification d'acides gras marqueurs trophiques chez ces consommateurs primaires permettront d'appuyer les résultats isotopiques et d'identifier éventuellement des sources de MO non-collectées. L'ensemble de ces résultats permettra d'évaluer quelles sources de MO sont à la base du fonctionnement des réseaux trophiques. Les informations obtenues à ce stade permettront d'argumenter sur l'influence des producteurs primaires benthiques (i.e. macroalgues) vs pélagiques (i.e. phytoplancton) dans le réseau trophique.

Ce travail permettra d'apporter également des informations plus fondamentales sur le fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers coralliens. Ainsi, le dernier objectif de ce travail sera de caractériser la **structure du réseau trophique côtier marquisien** grâce aux informations obtenues précédemment sur la ligne de base. Cette étude permettra de confronter plusieurs méthodes d'estimations de position trophique à partir des données obtenues pour les isotopes stables « classiques » et les valeurs isotopiques en azote d'acides aminés. La variabilité saisonnière de la structure du réseau trophique marquisien sera évaluée à partir des estimations de position trophique. Ces derniers résultats apporteront des connaissances sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques côtiers marquisiens permettant de réaliser des comparaisons avec d'autres réseaux trophiques mais également de suivre l'influence de potentielles perturbations futures.

Ce manuscrit de thèse s'organise en 6 chapitres. À la suite de ce premier chapitre introductif, le deuxième chapitre présente l'ensemble des méthodes utilisées pour la réalisation de cette étude, mais également les détails concernant la zone d'étude (localisation, conditions environnementales, etc.) et les méthodes d'échantillonnage.

Les trois chapitres suivants présentent les résultats obtenus pour chacun des objectifs évoqués précédemment. Le chapitre III présente les résultats de la caractérisation des principales sources de matière organique. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article soumis à *Marine Ecology Progress Series*, celui-ci est précédé par une introduction. L'évaluation de l'intégration des sources de MO dans le réseau trophique est présentée dans le chapitre IV. L'étude de la structure et du fonctionnement global du réseau trophique est présentée dans le chapitre V.

Le chapitre VI présente la synthèse des résultats obtenus sur les réseaux trophiques côtiers des Marquises. Ce chapitre aborde également les limites de notre étude, les perspectives et travaux ultérieurs pouvant être envisagés.

Chapitre II :

Matériel et méthodes



II.1. Zone d'étude

Cette étude s'est déroulée à Nuku Hiva (140°06'W-8°52'S - Figure II.1), île principale de l'archipel des Marquises. Cette île appartient au groupe d'îles nord se positionnant proche de la zone centrale de l'archipel des Marquises. Chef-lieu administratif et économique, Nuku Hiva est la plus grande île de l'archipel avec une superficie d'environ 340 km². Il s'agit également de l'île la plus peuplée avec 2966 habitants recensés en 2012 (ISPF, 2014), soit près d'un tiers de la population de l'archipel. La population se concentre principalement dans les communes de Taiohae (2132 habitants), Taipivai (464 habitants) et Hatiheu (370 habitants) (ISPF, 2014).

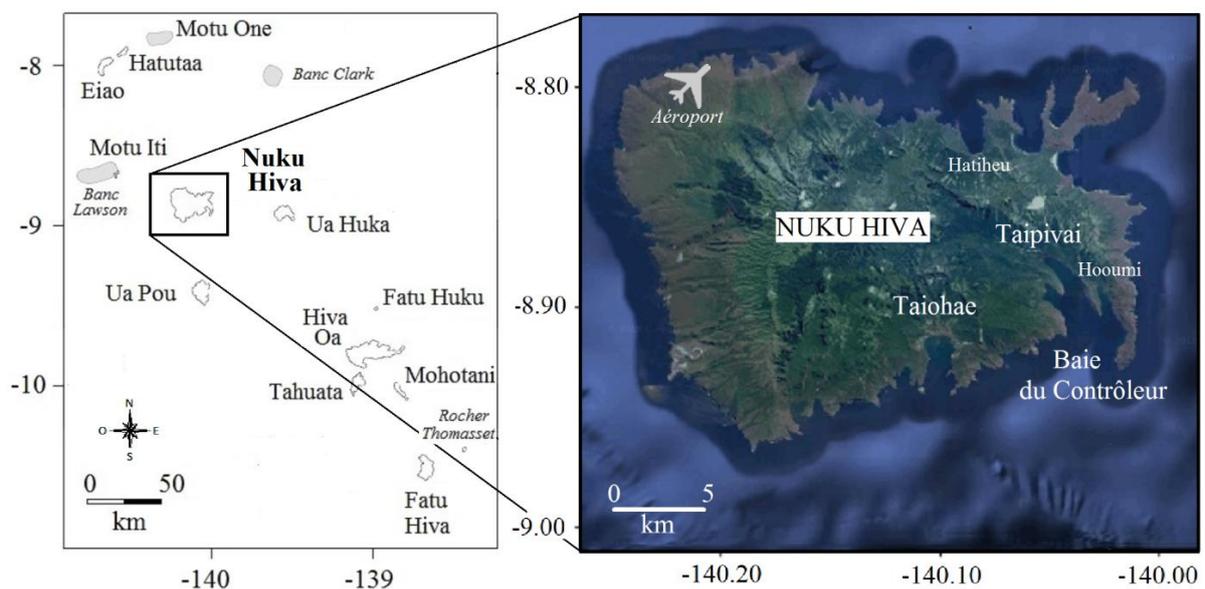


Figure II.1. Localisation de l'île de Nuku Hiva au sein de l'archipel des Marquises.

Les connaissances écologiques actuelles montrent que Nuku Hiva présente l'avantage d'être positionnée dans la zone des Marquises où les processus physiques et biologiques sont généralement les plus intenses. En effet, les îles du nord subissent généralement moins de précipitations et ont un meilleur ensoleillement que les îles du sud (Laurent, 2016). Leurs eaux de surface sont également mieux mélangées, plus riches en éléments nutritifs et ont des concentrations en Chl-a (proxy du phytoplancton) en moyenne trois fois supérieures que la zone sud (Martinez *et al.*, 2016). Lors de la campagne *Pakaihi i te moana* en 2012, les concentrations les plus élevées pour le méso-zooplancton et le micro-plancton ont été trouvées à proximité de Nuku Hiva (Martinez *et al.*, 2016). Cette île présente également, avec Ua Huka, les plus grandes diversités en espèces pour la flore marine benthique (Payri *et al.*, 2016). Concernant les poissons côtiers, la diversité, la structure de taille et la structure

trophique sont relativement similaires d'une île à l'autre et donc d'une région à l'autre (Planes *et al.*, 2016). Les abondances sont toutefois plus fortes au nord de l'archipel et notamment autour des grandes îles (Delrieu-Trottin *et al.*, 2015). Nuku Hiva compte 22 espèces de coraux sur les 35 recensées à ce jour pour l'archipel des Marquises, il s'agit de la plus forte diversité corallienne après Hiva Oa (26 espèces) et Tahuata (24 espèces ; Benzoni et Pichon, 2016). Une autre particularité de Nuku Hiva est de posséder la rivière dont le volume d'eau est le plus important de l'archipel (rivière Taipivai), cet aspect est intéressant pour évaluer l'influence des apports terrigènes sur l'écosystème côtier.

Ainsi, bien que l'étude d'une seule île ne permette pas de faire de projections précises sur l'ensemble de l'archipel, les caractéristiques évoquées précédemment font de Nuku Hiva un excellent modèle pour l'étude des relations trophiques du système côtier marquisien. Nuku Hiva offre donc les meilleurs atouts pour déterminer les rôles respectifs joués par le phytoplancton, les macrophytes et les apports terrigènes dans le fonctionnement de l'écosystème.

Sites d'échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués dans la baie du Contrôleur, située au sud-est de l'île (Figure II.2). Cette large baie est en réalité un ensemble de trois baies parallèles composé de la baie d'Hakapaa-Hakapuvai à l'ouest, Taipivai au centre et Hooumi à l'est. Cet ensemble de baies est relativement bien protégé des alizés grâce à sa conformation, avec à l'est long bras de côte étroit au relief élevé (environ 4 km de long pour 400 m de large et 200 m d'altitude) finissant par le cap Tikapo. Deux rivières permanentes principales se jettent dans la baie, la plus importante étant la rivière de Taipivai (débit 600 à 3500 L/s), la seconde est issue de la vallée de Hooumi (débit entre 11 à 148 L/s – Chouret et Robin, 1991).

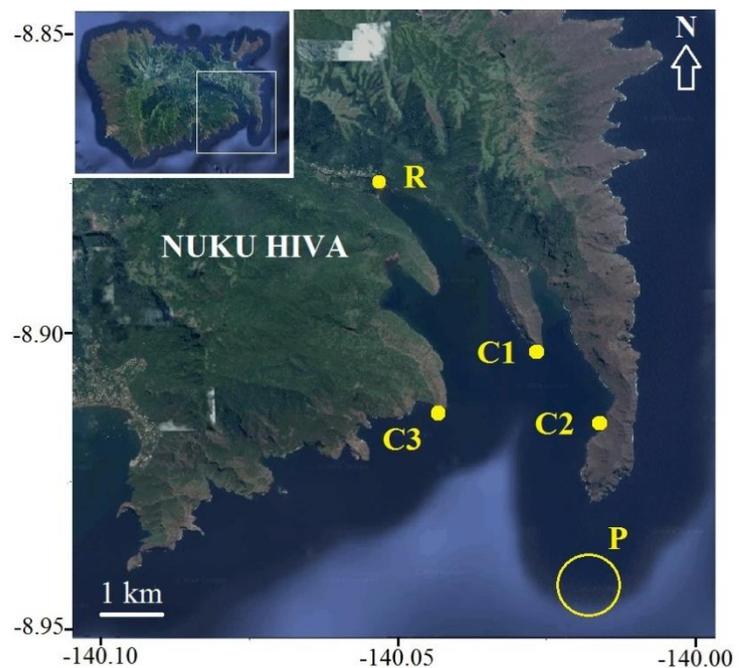


Figure II.2. Sites de prélèvements dans la Baie du Contrôleur sur l'île de Nuku Hiva. R : site rivière ; C1, C2 et C3 : sites côtiers ; P : site « pélagique » au large.

Trois sites côtiers coralliens (C1, C2 et C3 – Figure II.2) ont été sélectionnés pour leur contraste vis-à-vis de l'influence probable des apports terrigènes et pélagiques, mais également de leur abondance et diversité en coraux et macrophytes, afin de caractériser le fonctionnement global de la zone d'étude. Les habitats coralliens y sont essentiellement de type « bancs récifaux », caractérisés par le développement de colonies coralliennes dispersées sur le substrat rocheux d'origine volcanique (Chevalier, 1978). Ce type d'habitat présente généralement un taux de recouvrement corallien faible ne dépassant pas les 10 à 20 % de surfaces disponibles. À Nuku Hiva, les observations récentes font état d'un très faible recouvrement corallien avec seulement 3.5 % en moyenne, toutefois localement des formations massives de *Porites* peuvent atteindre des taux de 20 % (SO CORAIL, 2018).

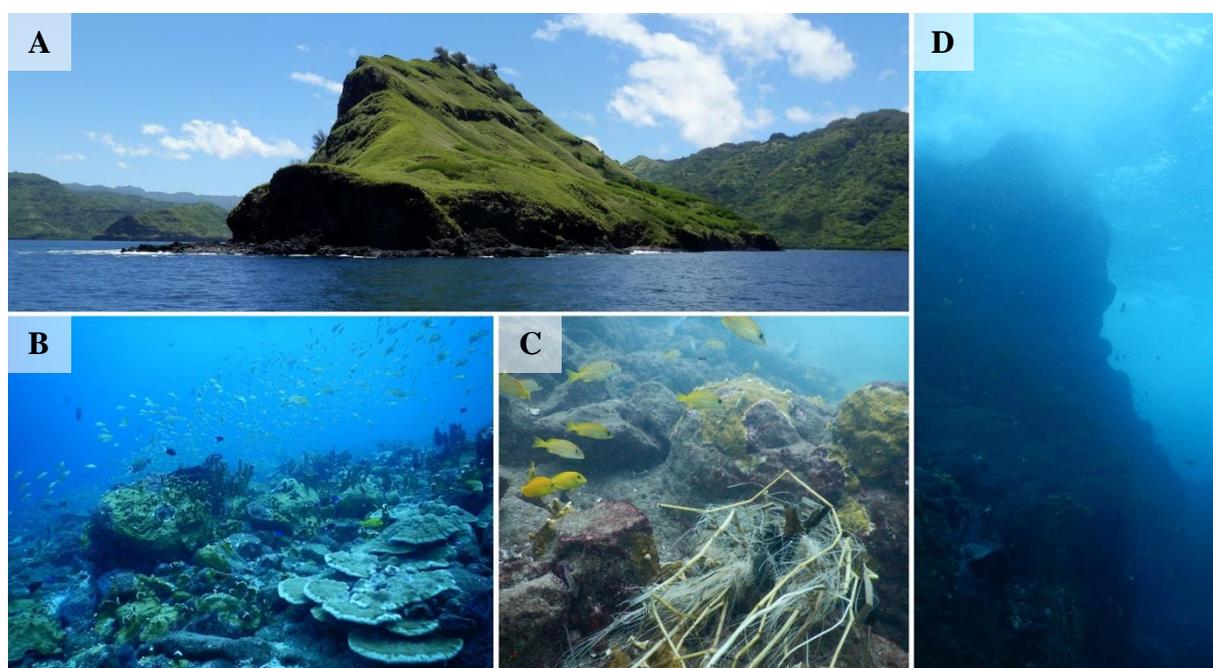


Figure II.3. Site côtier au croisement des deux rivières (C1). A: pointe Katau avec son trottoir basaltique, B: peuplements coralliens sur éboulis rocheux, C: débris de végétaux terrestres, D: falaise sous-marine. (Photos : Pauline FEY).

Le premier site côtier, nommé **C1** (Figures II.2 et II.3), se situe au cœur de la baie au niveau de la pointe Katau, à la croisée des écoulements des deux rivières Taipivai et Houumi. Par sa position, ce site est supposé être davantage soumis aux influences terrigènes (apports d'eau douce, débris végétaux, sédiments, etc.). Ce site, dont la profondeur maximale est d'environ 30 m, se trouve dans une zone relativement abritée des vents mais exposée à la houle. Il présente en surface un trottoir basaltique⁷. Cette plate-forme se termine

⁷ **Trottoir basaltique** : plate-forme d'érosion marine étroite résultant notamment de l'action des vagues (Montaggioni *et al.*, 2016), abritant plusieurs espèces d'algues au niveau des cuvettes et des failles (Payri *et al.*, 2016).

par une rupture de pente brutale côté marin, se traduisant par un habitat sous-marin en pente forte (falaise sous-marine) dont le substrat rocheux est principalement recouvert de gazon algal, avec des colonies coralliennes éparses (genre *Millepora*). Quelques fonds d'éboulis rocheux montrent par endroits une couverture corallienne plus importante et plus diversifiée, avec des formations de *Porites* et *Pocillopora*. Les débris sédimentaires sont rares, de petites zones à sables grossiers composés principalement de débris coquillers se trouvent entre les blocs rocheux.

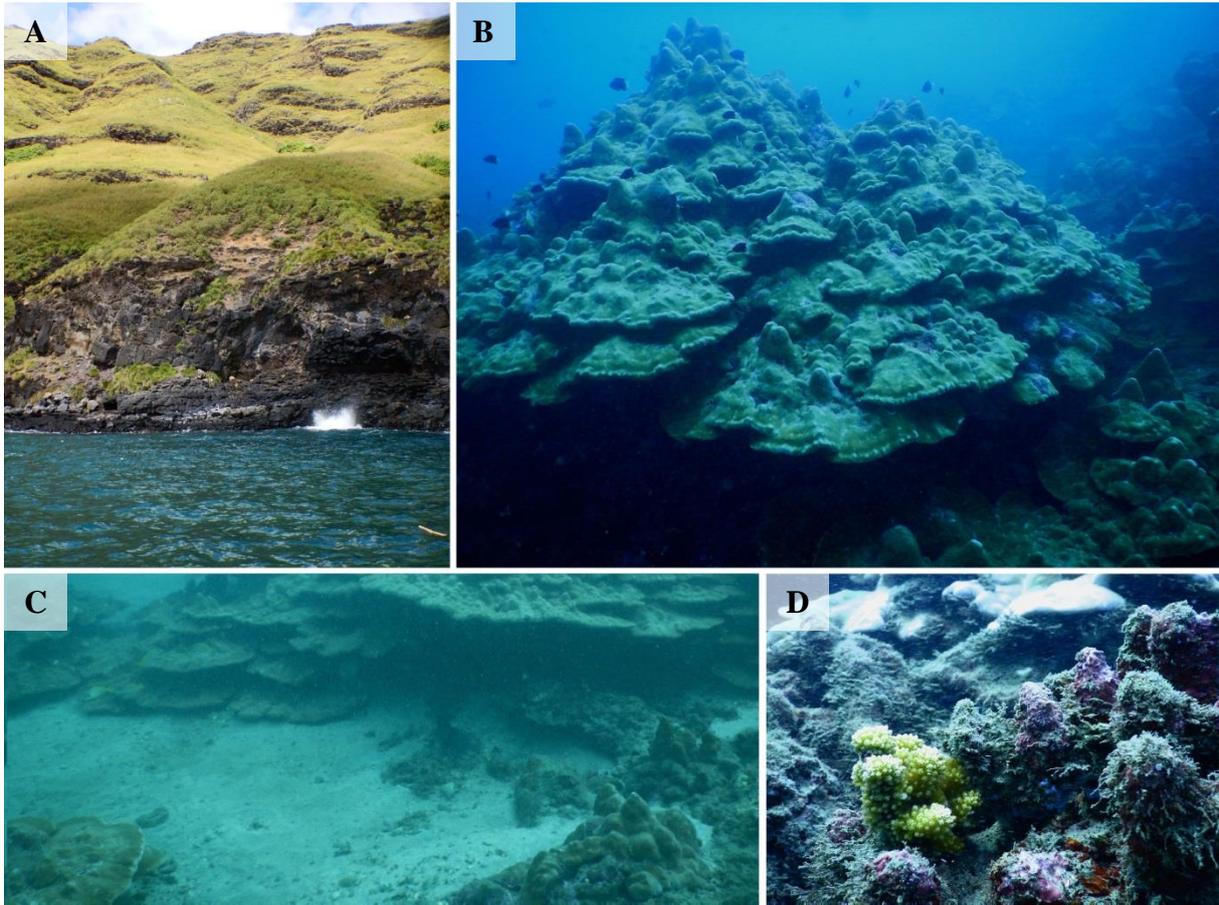


Figure II.4. Site côtier à plus fort recouvrement corallien (C2). A: Falaise bordant le site, B: colonies coralliennes massives du genre *Porites*, C: fond sableux, D: corail colonisé par des macroalgues. (Photos : Pauline FEY).

Le second site côtier, nommé **C2**, est situé en bord de falaise à l'est de la baie (Figures II.2 et II.4), dans un secteur relativement bien protégé à la fois du vent et de la houle. Ce site peu profond (environ 20 m de profondeur maximale) à pente moyenne est une zone mixte composée d'éboulis rocheux et de formations coralliennes parfois massives (*Porites*). La couverture et la diversité corallienne sont incontestablement plus importantes à ce site, avec plusieurs observations de coraux du genre *Pocillopora* (rares aux autres sites). L'autre particularité de ce site est la présence d'importants fonds sableux à débris coquillers

plus fins qu'aux deux autres sites. Les blocs et galets rocheux sont toujours fortement colonisés par du gazon algal, mais la diversité de macrophytes⁸ y est plus élevée qu'aux sites C1 et C3.

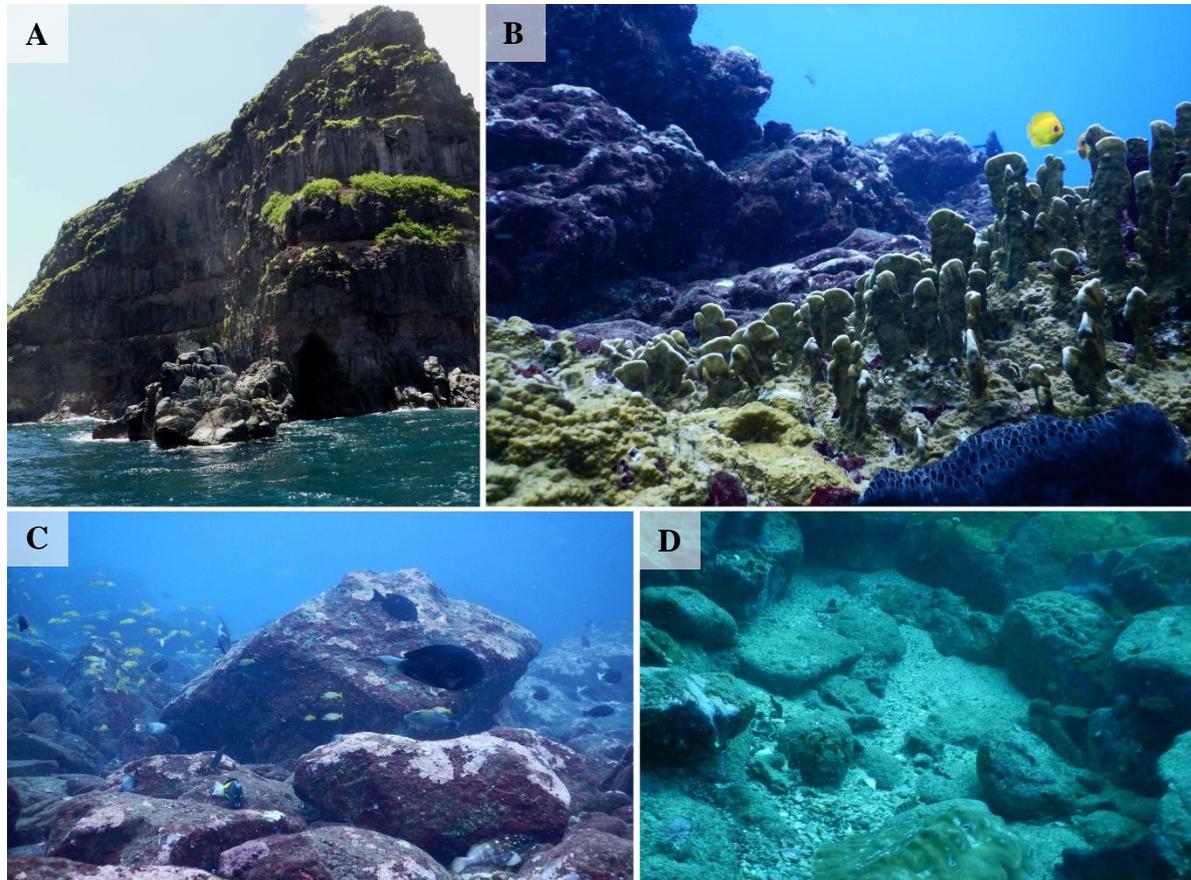


Figure II.5. Site côtier exposé au large (C3). A: pointe Kapu, B: substrat colonisé par des éponges, du corail du genre *Millepora* et du gazon algal, C: blocs rocheux, D: sable grossier entre les blocs rocheux.

Le troisième site côtier, nommé **C3**, est positionné en sortie de baie à l'ouest au niveau de la pointe Kapu (Figures II.2 et II.5). Ce site est le plus exposé à la houle et aux vents, sa position et l'hydrodynamisme suppose une faible influence des apports terrigènes. La morphologie de l'habitat sous-marin est de type tombant rocheux, avec des zones d'éboulis en pente forte. Le substrat est colonisé principalement par du gazon algal, la couverture corallienne est faible avec des colonies éparses de coraux encroûtants du genre *Millepora*. Très peu d'autres genres de coraux vivants ont pu être observés à ce site. Le sable grossier retrouvé entre les blocs rocheux est similaire à celui du site C1.

⁸ **Macrophyte** : terme générique désignant les organismes macroscopiques pluricellulaires photosynthétiques marin.

En plus des sites côtiers, deux autres sites complètent l'échantillonnage pour les sources de matière organique. Ainsi, pour évaluer l'influence des apports terrigènes, des prélèvements ont été effectués à l'embouchure de la rivière Taipivai (site **R** ; Figures II.2 et II.6). Cette rivière est issue de la vallée la plus longue des Marquises, générant un volume d'eau douce important charriant sur son passage des débris végétaux (feuilles en décomposition, écorce, etc.), du sédiment fin de nature volcanique et des rejets anthropiques d'eaux usées. Un quatrième et dernier site, à environ 2 km au large de la pointe Tikapo, a été échantillonné pour estimer l'influence des apports pélagiques (site **P** ; Figures II.2 et II.6). La profondeur maximale au niveau de ce site est d'environ 150 m, les prélèvements ont donc été effectués en dérivant au gré des courants, ainsi la zone prélevée s'étend sur environ 1 km.



Figure II.6. Site à l'embouchure de la rivière Taipivai (R) en haut, A : vue du site, B : débris végétaux charriés par la rivière, C : site pélagique (P) avec la pointe Tikapo.

L'ensemble des prélèvements a été réalisé au cours de deux missions de 10 jours chacune, la première mission a eu lieu en août 2016 (hiver austral), la seconde en mars 2017 (été austral). Ces deux missions ont été réalisées dans le but de disposer d'un large échantillonnage en prenant en compte la variabilité saisonnière.

II.2. Échantillonnage

Afin de disposer d'un échantillonnage représentatif des réseaux trophiques marquisiens, les compartiments écologiques principaux ont été prélevés à chaque site au cours des deux missions. Représentant la base du réseau trophique, différentes sources de matières organiques (MO) comprenant des producteurs primaires benthiques et pélagiques, mais également des réservoirs particulaires et sédimentaires ont été échantillonnées. En ce qui concerne les consommateurs, des macro-invertébrés benthiques (mollusques, crustacés, etc.), mais également des micro-invertébrés pélagiques (i.e. zooplancton) ont été prélevés, car ils représentent le maillon intermédiaire entre sources de MO et consommateurs supérieurs dans le réseau. Dans le but de prendre en compte l'intégration de la matière organique particulaire (MOP) dans le réseau trophique, des invertébrés filtreurs ont été spécifiquement échantillonnés (i.e. bivalves, éponges, ascidies). Des téléostéens côtiers de différentes tailles et possédant des régimes alimentaires variés ont également été ciblés, permettant de disposer de plusieurs espèces pour chaque groupe trophique (macro-carnivores, micro-carnivores, omnivores, herbivores). Les conditions physico-chimiques de la zone d'étude ont été déterminées durant les deux missions, en mesurant la température, la salinité, le pH, la concentration en oxygène dissous et la concentration en éléments nutritifs (ammonium, nitrates, phosphates et silicates) des eaux de surface à chaque site.

II.2.1. Paramètres physico-chimiques

Les caractéristiques physico-chimiques d'un milieu peuvent avoir une influence sur les processus biologiques, par exemple la température, le pH et la salinité de l'eau de mer conditionnent la forme et la teneur en carbone inorganique (Wendt, 1968 ; Ivanoff, 1972 *in* Descolas-Gros et Fontugne, 1985). Ces paramètres ont donc une incidence sur la disponibilité des éléments nutritifs dissous (nitrate, nitrite, ammonium, phosphate et silicate) dans l'eau de mer. Ces éléments nutritifs sont impliqués dans le métabolisme des organismes vivants et nécessaire à la réalisation de la production primaire (Spencer, 1975), ainsi il est important de prendre en compte l'influence des paramètres physico-chimiques dans l'étude du fonctionnement d'un écosystème.

La température (°C), la salinité, le pH et la concentration en oxygène dissous (mg/L) des eaux de surface ont été mesurées à l'aide d'une sonde multiparamétrique de terrain YSI 600 QS (YSI Integrated Systems & Services ®, Yellow Springs, OH, USA), celle-ci a été

déployée plusieurs fois sur tous les sites prenant des mesures successives à 1 et 10 m de profondeur. Toutefois, des valeurs aberrantes obtenues pour le pH et l'oxygène dissous supposent un dysfonctionnement de l'appareil, par précaution ces paramètres ne seront pas pris en compte dans cette étude.

Concernant les éléments nutritifs, deux prélèvements d'eau de mer successifs à 1 et 10 m de profondeur ont été réalisés à tous les sites, à l'aide d'une bouteille Niskin enclenchée manuellement. Cette eau a été conditionnée dans quatre flacons hermétiques opaques de 50 ml et placée au frais dans une glacière jusqu'au retour de terrain. Les échantillons ont ensuite été conservés au congélateur (-20 °C) après ajout de HgCl₂ avant analyses (Kattner, 1999). Les concentrations en éléments nutritifs inorganiques dissous de ces échantillons ont été évaluées avec un Technicon Autoanalyser® III HR (SEAL Analytical Ltd, Milwaukee, WI, USA) au CRIOBE-Moorea, selon les méthodes décrites par Aminot et Kérouel (2007). Cet équipement permet de mesurer simultanément et de manière automatisée la concentration en nutriments de dizaines d'échantillons par dosage colorimétrique et fluorimétrique. L'ammonium a été mesuré par fluorimétrie manuelle, selon la méthode décrite par Holmes *et al.* (1999). Les résultats sont exprimés en $\mu\text{mol.L}^{-1}$ (μM).

Ces mesures et analyses ont été prises en compte dans l'interprétation des résultats, mais ne font pas l'objet d'une étude détaillée dans cette thèse.

II.2.2. Sources de matière organique

Pour les échantillons de **matière organique particulaire** (MOP), de l'eau de sub-surface (entre -0.5 m et -1 m) a été prélevée à chaque site, représentant environ 45 litres par site pour l'eau de mer et 15 litres pour le site rivière. L'eau était contenue dans des bidons préalablement rincés trois fois avec l'eau de surface de chaque site. Ne disposant pas de moyen de congélation sur le bateau, pour assurer une bonne conservation ces échantillons étaient prélevés au dernier moment avant le retour à terre. Une fois à la base, l'eau était rapidement filtrée sur une rampe de filtration selon la méthode d'Aminot et Chaussepied (1983). Pour réaliser ce protocole, des filtres GF/F (0.7 μm) ont été préalablement calcinés (four à 500 °C – 1 heure) en laboratoire plusieurs jours avant le terrain, cette préparation permet d'éliminer les traces éventuelles de matière organique. Après refroidissement, les filtres sont ensuite rincés à l'eau distillée sur une rampe de filtration et sont séchés à l'étuve (60 °C pendant 2 heures) dans des nacelles en aluminium. Au terme du séchage,

les filtres ont été pesés sur une balance de précision, dans le but d'estimer ultérieurement le poids de la matière en suspension par unité de volume d'eau filtré. Une fois pesé, un code de référence a été noté sous la nacelle en aluminium de chaque filtre, les nacelles ont ensuite été refermées puis entourées d'aluminium pour protéger le filtre d'éventuels apports de matière organique. Sur le terrain, après homogénéisation des bidons par agitation, un volume de 4 litres d'eau par filtre a été filtré pour les sites marins et 1 litre pour la rivière. Le volume filtré dépend de la charge particulaire contenue dans l'eau prélevée. À la fin de la filtration, les filtres ont été rincés trois fois avec de l'eau distillée sur la rampe de filtration afin d'éviter les dépôts de sel. Ces filtres ont ensuite été placés dans des boîtes de pétri sur lesquelles sont annotées le code de pesé, le site et la date de prélèvement, ainsi que le numéro d'échantillon. Tous les filtres ont été conservés au congélateur à -20°C jusqu'à leur transport au laboratoire (CRIOBE). Ces prélèvements ont permis de d'obtenir entre 10 filtres pour chaque site d'échantillonnage durant les deux missions (à l'exception du site C2 qui n'a pas été échantillonné en saison fraîche (août)). Ainsi, 90 échantillons de MOP, destinés aux analyses isotopiques et d'acides gras, ont été collectés pour l'ensemble de cette étude.

La **matière organique sédimentaire** (MOS) composant les premiers centimètres de sédiment a été collectée manuellement à tous les sites (sauf P) avec des flacons de 50 mL. Les échantillons de sédiment marin ont été collectés en plongée scaphandre entre 5 et 20 m de profondeur sur les trois sites côtiers (C1, C2 et C3). Le sédiment de rivière a été prélevé entre 50 cm et 1 m de profondeur. Les particules de grandes tailles (coquilles, cailloux, spicules, etc.) ont été retirées pour ne conserver que la fraction fine du sédiment. Tous les flacons ont été fermés hermétiquement et placés dans une glacière directement après leur prélèvement, jusqu'à transfert dans un congélateur à -20 °C en arrivant au laboratoire. Pour chaque site d'échantillonnage, 10 répliqués ont été collectés. Permettant de disposer de 80 échantillons de MOS pour l'ensemble de cette étude.

Des **macrophytes benthiques** (comprenant le turf algal) ont été collectées en plongée scaphandre, soit en raclant le substrat avec un couteau, soit en prélevant directement des débris coquilliers ou petits galets colonisés, puis placées dans des sacs hermétiques. Une fois collectés, les échantillons ont été placés immédiatement dans une glacière jusqu'au retour à terre. Sur la base, les échantillons ont été triés par espèce ou groupe taxonomique, puis rincés à l'eau distillée pour éliminer le sel et les épibiontes dans la mesure du possible, puis placés au congélateur à -20 °C dans des tubes hermétiques annotés. Une partie des macroalgues

marines a été conservée soit au formol soit sous forme d'alguier (Figure II.7), permettant de réaliser des analyses taxonomiques au microscope au laboratoire de Tahiti.

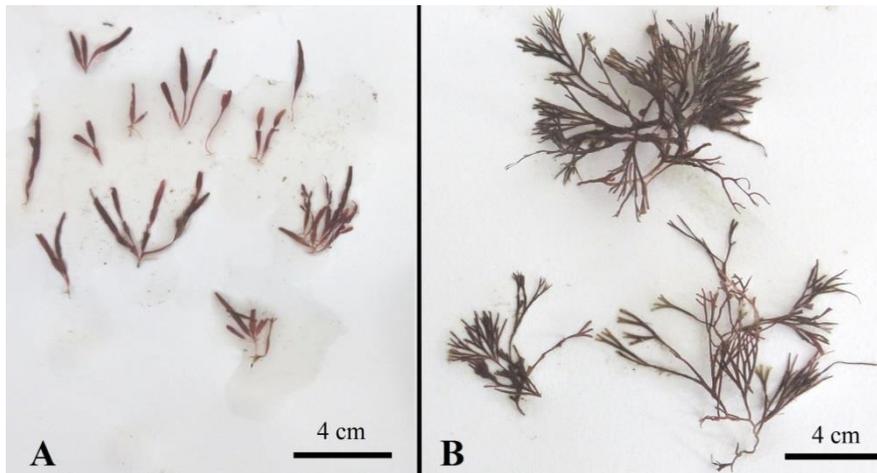


Figure II.7. Alguier de deux espèces de Rhodophytes : *Pterocliadiella caerulescens* (A) et *Ceratodictyon scoparium* (B).

Ces prélèvements ont permis de collecter 25 espèces (ou taxons) de macrophytes pour les deux missions réunies (cf. Annexe II.1). La majorité des espèces récoltées (14) appartient au phyla des **Rhodophyta** (i.e. algues rouges) avec une très forte abondance des Ceramiales et des Gelidiales. Les **Chlorophyta** (i.e. algues vertes), avec 8 espèces différentes collectées, sont majoritairement représentés par les Cladophorales. Le phyla le moins présent est celui des algues brunes (**Ochrophyta**) avec seulement 2 genres collectés (*Dictyopteris* et *Lobophora*). Ces espèces sont principalement des algues caractéristiques des modes battues (i.e. algues encroutantes, de petites tailles, gazonnantes ; Figure II.8). Cet assemblage d'espèce est à mettre en lien avec les méthodes d'échantillonnage utilisées, les conditions de prélèvements étant difficile la collecte de cailloux et débris colonisés a été privilégiée par rapport au raclage du substrat (moins efficace).



Figure II.8. Trois espèces présentes au cours des deux missions: *Ceratodictyon variable* (A), *Peyssonnelia* sp. (B) et *Cladophoropsis sundanensis* (C).

En même temps et dans les mêmes conditions de prélèvement que les sels nutritifs (i.e. bouteille Niskin, 1 m et 10 m de profondeur à tous les sites), des prélèvements d'eau de mer supplémentaires ont été réalisés pour connaître la composition des communautés

phytoplanctoniques. Une partie de ces échantillons a été placée dans l'azote liquide, puis analysé ultérieurement par cytométrie en flux (BD Accury C6 ®), l'abondance des organismes identifiés est exprimée en nombre de cellules par litre (cell.L⁻¹). Une autre partie des échantillons a été placée directement au congélateur (-20 °C) afin de réaliser des analyses pigmentaires et taxonomiques. Les concentrations en pigments photosynthétiques (Chl-*a*, Chl-*b*, Chl-*c*, phycoerythrine, exprimé en µg.L⁻¹) et les proportions de chlorophylle par fraction (< 2 µm, 2-10 µm, > 10 µm, exprimées en %) sont obtenus par spectrophotométrie et fluorimétrie. Ces analyses et détermination taxonomiques ont été prises en compte dans l'interprétation des résultats, mais ne font pas l'objet d'une étude détaillée dans cette thèse.

II.2.3. Invertébrés

Les **invertébrés** benthiques peu mobiles et sessiles ont été collectés à la main lors de plongées scaphandres, afin de disposer de 5 à 10 individus par espèce et par site. Une fois collectés, les échantillons ont été placés immédiatement dans une glacière jusqu'au retour à terre. Ne disposant pas de suffisamment de temps au retour du terrain pour traiter l'ensemble des échantillons, les invertébrés ont été immédiatement placés au congélateur en les regroupant par site et date de prélèvement, leur identification et dissection intervenant au laboratoire. Le recouvrement corallien étant relativement faible (~3.5 % à Nuku Hiva – Polynesia Mana) sur nos sites d'étude, la décision de ne pas collecter de corail au cours de cette étude a été prise. Par ailleurs, le corail est majoritairement représenté par des colonies encroûtantes ou de formes massives difficilement échantillonnables.

Ces invertébrés ont par la suite été identifiés au niveau taxonomique le plus précis possible. Lorsque l'identification au niveau de l'espèce s'avérait impossible, les individus ont été déterminés par leur genre ou famille. Chaque individu a été mesuré au millimètre près. Les dissections ont été réalisées en travaillant dans un environnement froid, avec des pains de glace autour de la paillasse de dissection pour éviter une décongélation trop importante des échantillons. Des échantillons de muscles prélevés composant le pied pour les gastéropodes, du muscle adducteur pour les bivalves et des muscles entourant la lanterne d'Aristote pour les oursins ont été sélectionnés. Les autres invertébrés, de petite taille ou ne disposant pas de muscles assez volumineux pour être prélevés, ont été conservés en entier (e.g. petites crevettes, éponges), ou partiellement en ne conservant que les parties « molles » (i.e. sans carapace, coquilles, manteau, etc. ; e.g. ascidies, pagures, etc.) ou que les fractions

les plus charnues (e.g. ophiures). Dans le cas d'organismes de très petite taille (e.g. petites crevettes), plusieurs individus d'une même espèce ont été regroupés pour obtenir une quantité de matière suffisante pour les analyses ultérieures. Une fois les prélèvements effectués, les échantillons ont été placés immédiatement au congélateur à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ dans des tubes hermétiques de 4.5 mL. Ces prélèvements ont permis de collecter 92 espèces et/ou taxons pour les invertébrés.

Le **zooplancton** a été prélevé à l'aide d'un filet à plancton se terminant par un collecteur, tous deux de maillage $125\text{ }\mu\text{m}$ (Figure II.9). Pour chacun de ces sites, les prélèvements issus de quatre traits de filet verticaux (jusqu'à 45 m de profondeur) consécutifs ont été stockés dans une bouteille de 1.5 L. Ces bouteilles ont été laissées 6 heures dans une glacière, au frais à l'abri de la lumière, afin que les organismes zooplanctoniques vident leurs contenus stomacaux. Après ce délai, les prélèvements ont été conditionnés dans des flacons



Figure II.9. Filet à plancton et collecteur avec grille de maille $125\text{ }\mu\text{m}$.

hermétiques de 50 mL et placés au congélateur ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$). Pour chaque site, deux autres traits de filet ont été stockés directement chacun dans un flacon de 100 mL, un de ces échantillons était destiné à la mesure de la masse sèche et a été congelé tel quel. Le second prélèvement a été conservé en ajoutant de l'éthanol à 95° , cet échantillon étant dédié à l'identification taxonomique du zooplancton par microscopie. Les échantillons de zooplancton collectés ont été ultérieurement triés par classe de taille à l'aide de tamis permettant d'obtenir les fractions planctoniques : $0.7 - 20\text{ }\mu\text{m}$ ($< 20\text{ }\mu\text{m}$), $20 - 63\text{ }\mu\text{m}$, $63-180\text{ }\mu\text{m}$, $180-300\text{ }\mu\text{m}$, $300-500\text{ }\mu\text{m}$, $500-1000\text{ }\mu\text{m}$ et $1000-2000\text{ }\mu\text{m}$. La détermination taxonomique de ces échantillons a été réalisée par microscopie et appuyé par la méthode de « zooscan », permettant le dénombrement automatisé du zooplancton.

II.2.4. Téléostéens

Les **téléostéens côtiers** ont été capturés selon deux méthodes, la première consiste en l'utilisation d'un ichtyocide non-sélectif en plongée scaphandre. Cette méthode présente l'avantage de pouvoir collecter des espèces de petite taille, difficilement échantillonnable avec d'autres méthodes. Pour les espèces de grande taille (e.g. Serranidae), les individus ont

été prélevés en apnée à l'aide de fusils harpons. Une fois collectés, les échantillons ont été placés immédiatement dans une glacière jusqu'au retour à terre. À terre, chaque individu a été identifié au niveau de l'espèce. Les échantillons ont ensuite été regroupés par espèce, photographiés et conditionnés dans des sacs plastiques annotés (date, site de prélèvement, nom d'espèce). Les espèces de petite taille ont été rapidement placés au congélateur, les espèces de grande taille ont quant à elles été placées au frais pour être disséquées immédiatement. Les individus ont tous été mesurés au millimètre près et un échantillon de muscle dorsal a été prélevé (Figure II.10), conditionné ensuite dans des tubes hermétiques de 4.5 mL. Un code spécifique a été attribué à chaque individu, celui-ci renseignant sur la mission, le site, l'espèce et le numéro d'échantillon (e.g. première capture d'un *Cephalopholis argus* sur le site côtier C1 → M1-C1-CEAR-01). Tous les muscles prélevés ont ensuite été congelés en attente des analyses ultérieures. L'estomac de plusieurs individus de grande taille a également été prélevé afin de réaliser ultérieurement une analyse du contenu stomacal, ces estomacs ont été placés au congélateur dans des flacons de 50 mL. Ces échantillonnages ont permis de collecter un total de 135 espèces de téléostéens appartenant à 43 familles.



Figure II.10. Prélèvement de muscle dorsal (cercle jaune) sur des téléostéens.

Au terme chaque mission de terrain à Nuku Hiva, l'ensemble des échantillons contenus dans les congélateurs ont été transférés dans un compartiment frigorifique du cargo mixte Aranui 5, assurant un maintien des échantillons à -20 °C jusqu'à Papeete. Les échantillons ont ensuite été transportés rapidement au CRIOBE à Moorea en respectant parfaitement la chaîne du froid. Bien que l'échantillonnage ait été relativement opportuniste, celui-ci a été réalisé de manière à disposer d'effectifs similaires dans les différents groupes ciblés. Au cours de la deuxième mission de terrain, les espèces composant l'échantillonnage de la première mission ont été ciblées en priorité. Ces deux missions d'échantillonnage ont permis de collecter environ 2500 échantillons entre les différents compartiments ciblés. La préparation des échantillons spécifiques à chaque analyse est détaillée dans les paragraphes suivants.

II.3. Analyse des contenus stomacaux

II.3.1. Généralités

L'analyse des contenus stomacaux a longtemps été le principal moyen pour déterminer le régime alimentaire des organismes marins (Trites, 2003). Cette analyse permet d'avoir une information directe sur ce que le consommateur ingère en examinant la fréquence par occurrence, le volume, le nombre et la masse relative des proies contenues dans le tractus digestif (Hynes, 1950 ; Hyslop, 1980 ; Bowen, 1983 ; Cortès, 1999). Ces méthodes permettent d'obtenir des indices alimentaires à partir desquels sont estimés quels items contribuent majoritairement à l'alimentation du consommateur. Cette méthode présente cependant plusieurs inconvénients, le premier étant que seules les proies consommées dans les heures précédant la capture sont prises en compte, informant uniquement sur le régime alimentaire récent. L'identification au niveau spécifique de proies consommées peut être complexe par leur état de digestion, mais également par la fragmentation ou le broyage de celles-ci (e.g. Labridae avec dents pharyngiennes ; Khoury, 1987). De plus, parmi les aliments ingérés par l'organisme, estimer ce qui est réellement assimilé est complexe, biaisant l'image du régime alimentaire (Gearing *et al.*, 1984 ; Stoner et Zimmerman, 1988). Les besoins métaboliques d'un organisme évoluent au cours de sa vie, s'adaptent aux variations saisonnières de la disponibilité des ressources et peuvent influencer son régime alimentaire (e.g. âge, taille, disponibilité en nourriture, reproduction, etc. ; Stoner et Zimmerman, 1988 ; Polis et Strong, 1996 ; Young *et al.*, 2015). Ainsi, cette technique nécessite un effort d'échantillonnage important pour bien comprendre l'alimentation d'une espèce.

II.3.2. Préparation des échantillons

L'analyse du **contenu stomacal** des espèces de téléostéens les plus représentatives a été réalisée, afin d'appréhender la variabilité alimentaire. Comme évoqué précédemment, les estomacs ont été extraits sur le terrain, puis conservés au congélateur. Au laboratoire, une fois décongelés, ceux-ci ont été pesés en entier (au mg près), puis ouverts sous loupe binoculaire. Les proies ont été identifiées au niveau taxonomique le plus fin possible, pesées (masse fraîche à 0.1 mg près), puis conservées au congélateur dans des tubes hermétiques. Une partie des échantillons extraits des contenus stomacaux a été lyophilisée pour les analyses isotopiques.

II.4. Analyses isotopiques

II.4.1. Isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre

II.4.1.1. Généralités

Les organismes vivants sont tous constitués de molécules organiques (e.g. protéines, glucides, lipides, acides nucléiques). Ces molécules sont des assemblages d'atomes composés principalement de carbone, d'azote, d'oxygène, d'hydrogène et de soufre. Tous les atomes sont composés d'un noyau formé de protons et de neutrons, noyau autour duquel évoluent des électrons. Les 'isotopes' représentent les différentes formes d'un élément atomique, ces formes ont le même nombre de protons (Z) et d'électrons, mais un nombre de neutrons (N) différent et donc des masses atomiques différentes. Ainsi, l'isotope dit 'lourd' possède un neutron supplémentaire par rapport à l'isotope dit 'léger' (voire deux neutrons dans certains cas comme le soufre). Le terme 'isotopes stables' désigne les isotopes qui sont énergétiquement stables, c'est-à-dire qui ne se décomposent pas et ne sont pas radioactifs (Figure II.11). Un isotope tend à être stable quand le nombre de neutrons et protons est proche (Sulzman, 2007). À l'état naturel, les proportions des isotopes montrent une dominance des isotopes légers (> 98 % ; Ostrom et Fry, 1993 ; Sulzman, 2007 ; Fry, 2008 ; Tableau II.1)

$$\text{Atome} = (Z \text{ protons} + N \text{ neutrons}) + Z \text{ électrons}$$

$${}^A_Z X \quad A : \text{nombre de masse} = Z + N$$

$$Z : \text{numéro atomique}$$

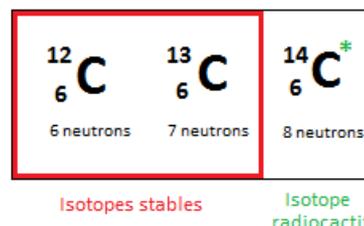


Figure II.11. Exemple des différents isotopes du carbone.

Tableau II.1. Isotopes des principaux éléments HCNO (Hydrogène, Carbone, Azote, Oxygène et Soufre) et leurs proportions dans la nature d'après Fry (2008).

Eléments	Abondances des isotopes			
	isotopes légers		isotopes lourds	
Hydrogène	${}^1\text{H}$	99.984 %	${}^2\text{H}$	0.016 %
Carbone	${}^{12}\text{C}$	98.89 %	${}^{13}\text{C}$	1.11 %
Azote	${}^{14}\text{N}$	99.64 %	${}^{15}\text{N}$	0.36 %
Oxygène	${}^{16}\text{O}$	99.76 %	${}^{18}\text{O}$	0.20 %
Soufre	${}^{32}\text{S}$	95.02 %	${}^{34}\text{S}$	4.21 %

Deux isotopes vont avoir un comportement chimique qualitativement similaire, car les réactions chimiques sont contrôlées par le nombre d'électrons. Toutefois, la masse atomique d'un atome influence les vitesses de réaction et les forces de liaison. Ainsi, la masse atomique étant différente entre deux isotopes, leur comportement physique sera

quantitativement différent (Sulzman, 2007). Chaque isotope a donc sa propre formule atomique et présente des propriétés physico-chimiques qui lui sont propres. Ces différences de vitesse et de force de liaison entre les isotopes conduisent à des **fractionnements**, ou différences isotopiques entre les composés source et produit d'une transformation chimique.

II.4.1.2. Fractionnement isotopique

Le **fractionnement isotopique** (Δ) est un phénomène qui se produit au cours de la synthèse et du recyclage de la matière organique et qui modifie la composition isotopique d'un élément, entre réactifs et produits formés (Owens, 1987 ; Sulzman, 2007). Ce fractionnement est lié au fait qu'un isotope léger demandera moins d'énergie pour son utilisation d'un point de vue métabolique (i.e. dans les réactions enzymatiques) et sera donc intégré de manière préférentielle dans les macromolécules issues des réactions biochimiques (Fry, 2006). Ce phénomène est à l'origine des variations de signature isotopique entre un consommateur et sa nourriture. En effet, l'intégration et l'excrétion préférentielle de l'isotope léger par les organismes modifie le rapport isotope lourd sur isotope léger, conduisant à un enrichissement relatif en isotope lourd à chaque saut vers un niveau trophique supérieur. Ces processus de fractionnement peuvent être complexes à appréhender en raison des multiples facteurs de variations. En effet, ceux-ci peuvent par exemple varier en fonction des espèces considérées, des taux de croissance, du métabolisme (e.g. type de photosynthèse), etc.. Pour les producteurs primaires, les conditions environnementales (e.g. pH, température, luminosité) peuvent également provoquer des fractionnements isotopiques différents (Caut *et al.*, 2009 ; Martinez del Rio *et al.*, 2009).

II.4.1.3. Signatures isotopiques

Les différences isotopiques entre organismes sont extrêmement faibles, ainsi la composition isotopique est mesurée par rapport à un matériel de référence standard international (Vienna Pee-Dee Belemnite pour le carbone, le N₂ atmosphérique pour l'azote et Diablo Canyon Troilite pour le soufre) et est exprimée en pour mille (‰). Ces matériaux de référence sont analysés en même temps que les échantillons pour améliorer la précision et l'exactitude de la mesure des rapports isotopiques par spectrométrie de masse. L'équation obtenue est :

$$\delta = \left[\left(\frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

Où δ (« delta ») est la signature isotopique d'un élément chimique (e.g. ^{13}C , ^{34}S ou ^{15}N), et R est le rapport isotope lourd sur isotope léger (e.g. $\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}$, $\frac{^{34}\text{S}}{^{32}\text{S}}$ ou $\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}}$) dans l'échantillon ($R_{\text{échantillon}}$) et dans le standard (R_{standard}). Les standards internationaux étant trop chers ou non-disponibles, chaque laboratoire a un ou plusieurs standards internes de travail, ceux-ci sont comparés aux standards internationaux (Sulzman, 2007). Un delta positif signifie que l'échantillon a plus d'isotope lourd que le standard, alors qu'une valeur de delta négative indique que l'échantillon a moins d'isotope lourd que le standard.

II.4.1.4. Intérêt pour l'étude

L'utilisation des isotopes stables dans les études de relations trophiques est basée sur le fait que la composition isotopique d'un organisme varie en fonction de celle de sa nourriture (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Minagawa et Wada, 1984). Une fois que cette composition isotopique est fixée dans la matière organique, elle ne subit que peu de variations lors des processus de dégradation et de transfert dans les chaînes alimentaires (Ostrom et Fry, 1993).

Pour cette étude, les isotopes stables analysés ont été principalement ceux du carbone (C) et de l'azote (N), quelques échantillons ont également été analysés pour le soufre (S). Les signatures isotopiques en carbone des organismes vont fournir des informations sur **l'origine de la matière organique** ingérée, car la signature en $\delta^{13}\text{C}$ des organismes varie peu à travers le réseau trophique. En effet, le carbone présente généralement un enrichissement faible, avec un coefficient de fractionnement de 1 ‰ en moyenne (DeNiro et Epstein, 1978 ; Post, 2002a). Les raisons de ce faible enrichissement peuvent être expliquées par une mobilisation à la fois de l'isotope lourd et de l'isotope léger. En effet, durant les processus de digestion ou d'assimilation, le ^{13}C sera principalement prélevé, et lors de la respiration il y aura perte de ^{12}C , la synthèse de tissus entraîne également un fractionnement métabolique (Tieszen *et al.*, 1983 ; Michener et Kaufman, 2007).

En revanche, pour l'azote l'enrichissement en isotope lourd (^{15}N) est plus marqué, ainsi différences de signature en $\delta^{15}\text{N}$ entre niveau trophique sont de l'ordre de 3.4 ‰ en moyenne (DeNiro et Epstein, 1978 ; Post, 2002a). Cet enrichissement est en grande partie lié à l'utilisation du ^{15}N lors de la synthèse des acides aminés, et donc à l'excrétion de déchets azotés composés principalement de ^{14}N (isotope léger) (Peterson et Fry, 1987). Ainsi, l'enrichissement du $\delta^{15}\text{N}$ à chaque niveau trophique supérieur permet d'utiliser cette

signature isotopique pour estimer le **niveau trophique** d'un organisme et donc établir la hiérarchie des chaînes alimentaires d'un écosystème (Vander Zanden *et al.*, 1999).

Les isotopes stables du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) peuvent être utilisés comme **marqueur complémentaire** de l'origine de la matière organique. En effet, comme pour le carbone et l'azote, le soufre assimilé par l'organisme provient de l'alimentation, il reflète donc également la composition isotopique alimentaire permettant de retracer les sources de soufre consommées. Le fractionnement isotopique associé à l'incorporation d'acides aminés contenant du soufre dans les tissus animaux est généralement faible (~ 1.5 ‰ selon Hesslein *et al.*, 1993).

Ainsi, l'analyse des isotopes stables permet de tracer les sources de carbone ingérées ($\delta^{13}\text{C}$ et/ou $\delta^{34}\text{S}$) et de mesurer le niveau trophique d'un organisme au sein d'un réseau trophique ($\delta^{15}\text{N}$). La combinaison de ces traceurs isotopiques (e.g. carbone et azote) permet d'établir les relations trophiques au sein d'un écosystème en reconstituant graphiquement l'architecture du réseau trophique. Ces traceurs isotopiques peuvent également permettre d'estimer la position trophique des espèces considérées et d'évaluer la **longueur des chaînes trophiques**, caractéristiques importantes pour la détermination du fonctionnement de l'écosystème.

II.4.2. Préparation des échantillons

Pour les analyses isotopiques, du tissu musculaire est préférentiellement prélevé pour les téléostéens (i.e. muscle dorsal blanc) et les invertébrés quand cela est possible (e.g. mollusques). Ce tissu est recommandé pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, en particulier pour son faible contenu en lipides (Pinnegar et Polunin, 1999). En effet, contrairement à la plupart des autres composés biochimiques, les lipides sont appauvris de 2 ‰ à 8 ‰ en ^{13}C (Parker, 1964 ; DeNiro et Epstein, 1977), ce qui peut influencer la mesure de ce paramètre (Focken et Becker, 1998). Les teneurs en lipides des tissus de téléostéens peuvent varier selon la taxonomie, la saison, l'âge ou le sexe (Dufour et Gerdeaux, 2001).

Ainsi, pour contourner ce problème, une étape préliminaire de **délipidation** des échantillons susceptibles d'avoir un fort pourcentage lipidique peut être réalisée. En effet, la méthode de délipidation avec du cyclohexane à froid permet de retirer les lipides de réserve (les plus variables). Toutefois, si l'organisme est une proie de teneur en lipide peu variable,

sa délipidation n'est pas forcément nécessaire, car les lipides (et le carbone qu'ils contiennent) participent aux ressources trophiques du prédateur. Cette étape n'ayant pas été réalisée pour cette étude, les individus présentant des tissus riches en lipides sont susceptibles de montrer des ratios C/N (proxy du contenu lipidique) supérieur à 3.7 (Sweeting *et al.*, 2006). Pour ces échantillons, une correction arithmétique post-analyse est envisageable (Kiljunen *et al.*, 2006 ; Smyntek *et al.*, 2007 ; Sweeting *et al.*, 2006 ; Post *et al.*, 2007 ; Logan *et al.*, 2008). Toutefois, l'application de ces corrections présente certains biais, en effet ces équations ont été conçues principalement pour des poissons (e.g. Post *et al.*, 2007) ou des organismes d'eau douce (Smyntek *et al.*, 2007, Kiljunen *et al.*, 2006). Ainsi ces formules ont été développée avec des %C et %N propres aux protéines et aux lipides de poissons et sont donc difficilement applicables pour d'autres organismes (e.g. invertébrés). D'autre part, le rapport C/N de 3.7 utilisé comme indicateur du contenu lipidique peut être source d'erreur, car celui-ci dépend des acides aminés et acides gras qui diffèrent selon les organismes. Par exemple, plusieurs études utilisent un rapport C/N proche de 4 pour des échantillons de zooplancton (Kiljunen *et al.*, 2006 ; Smyntek *et al.*, 2007). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ lipidique peuvent également varier temporellement et spatialement, notamment pour le zooplancton. Ainsi, ces variations rendent les procédures de correction lipidique basées sur le rapport C/N inapplicables (Kiljunen *et al.*, 2006). Pour toutes ces raisons, aucune correction lipidique n'a été appliquée dans ce travail.

L'ensemble des échantillons animaux et végétaux prélevés ont été lyophilisés (i.e. dessiccation par sublimation d'un produit congelé). Les échantillons lyophilisés de petits invertébrés présentant des pièces calcaires, de macrophytes calcaires, de phytoplancton, MOP et MOS ont été séparé en deux sous-échantillons. Un de ces sous-échantillon a dû subir une acidification à l'HCl selon le protocole de LIENSs, afin d'éliminer les carbonates inorganiques (coquilles, frustules, spicules, carapace, écailles, arêtes etc.). En effet ces carbonates inorganiques ont un $\delta^{13}\text{C}$ plus élevé que le carbone organique, ce qui peut biaiser l'analyse de ce rapport isotopique (DeNiro et Epstein, 1978). Le second sous-échantillon, dédié à l'analyse du $\delta^{15}\text{N}$, n'a subi aucun traitement spécifique car l'acidification serait susceptible de modifier la signature en azote (Pinnegar et Polunin, 1999). Pour la MOS et les organismes carbonatés (e.g. éponges, crustacés, macrophytes calcaires) 100 mg d'échantillon broyé ont été acidifiés avec quelques gouttes d'HCl à 2 N, puis placé dans un bain à ultrasons pendant 10 minutes. L'opération a été renouvelée jusqu'à l'arrêt du dégagement gazeux. Ces échantillons ont ensuite été séchés à l'aide d'un cristallisateur en pyrex

rempli de sable et posé sur une plaque chauffante à 60 °C. Une fois secs, de l'eau MilliQ a été ajoutée dans chaque tube contenant les échantillons, puis congelé et de nouveau lyophilisé. Pour la MOP, l'acidification est réalisée par exposition à des vapeurs d'HCl à 37 % pendant 4 heures, puis les échantillons sont laissés sous hotte pendant 12 heures avant d'être placés dans un dessiccateur.

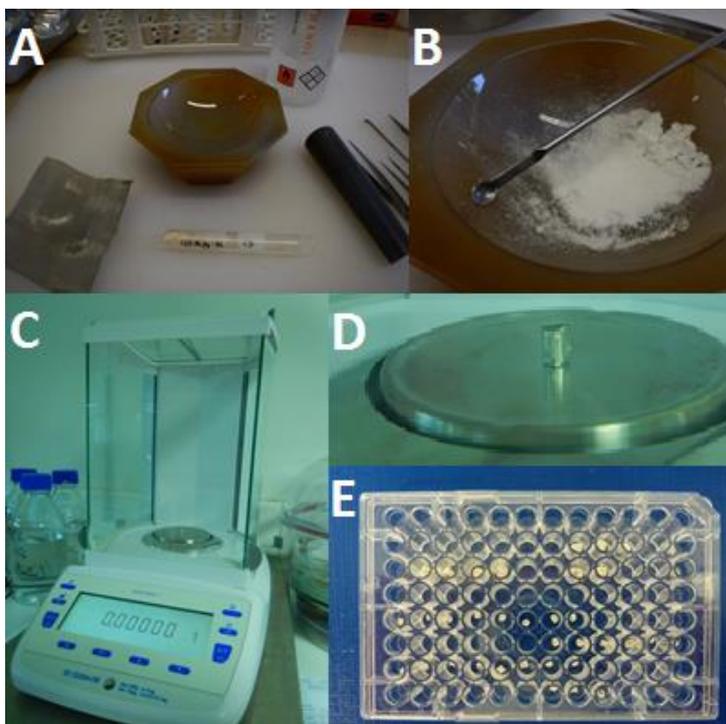


Figure II.12. Différentes étapes de préparation des échantillons pour les analyses isotopiques. A-B : Poudre fine obtenue après broyage de l'échantillon sur tamis en acier, C-D : mise en capsule et pesée sur balance de précision, E : microplaque à puits destinée aux analyses.

Les échantillons animaux, végétaux et sédimentaires ont ensuite été réduits en poudre fine à l'aide d'un mortier et pilon en agate et d'un tamis (Figure II.12). Pour chaque échantillon, à l'exception des sédiments, environ 1 mg de poudre a été pesé dans une microcapsule en étain (8 mm x 5 mm) à l'aide d'une balance de précision préalablement tarée. Pour le sédiment, environ 15 mg de matière doit être mis en capsule. En ce qui concerne la matière organique particulaire déposée sur les filtres GF/F, celle-ci a été récupérée par raclage de la surface du filtre à l'aide d'un scalpel ou d'une pince, et environ 10 mg par filtre a été encapsulé. Des microcapsules en étain sont utilisées pour les échantillons non-acidifiés, et des microcapsules en argent enrobées d'une seconde microcapsule en étain pour les échantillons ayant subi une décalcification. Chaque capsule a été ensuite refermée à l'aide de pinces plates puis modelée en boule d'environ 3 mm de diamètre, puis placée dans une microplaque à puits destinée aux analyses ultérieures (Figure II.12). La préparation des échantillons a été réalisée dans des conditions permettant d'éviter la contamination

des échantillons. Des gants chirurgicaux à usage unique ont été utilisés, le matériel a été lavé à l'HCl 1 % puis rincé à l'eau distillée ou à l'éthanol 70 % entre chaque échantillon.

Les rapports $\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}$, $\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}}$ et $\frac{^{34}\text{S}}{^{32}\text{S}}$ ont été mesurés au laboratoire LIENSs à l'université de La Rochelle, par spectrométrie en flux continu Delta V Advantage (Thermo Scientific®, Brême, Allemagne) opérant en mode 'dual isotope', associé à un analyseur élémentaire Flash EA-1112 (Thermo Scientific®, Milan, Italie). La précision analytique a été estimée pour les trois rapports isotopiques à l'aide de matériels de références standards (Vienna-Pee Dee Belemnite pour le carbone, N₂ atmosphérique pour l'azote et Diabolo Canyon Troilite pour le soufre) en parallèle des échantillons. La précision analytique pour les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ est inférieure à 0.15 ‰ dans les deux cas. Ces analyses ont permis d'obtenir des résultats isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapports C/N pour 1280 échantillons.

II.5. Analyses de composés spécifiques : rapports isotopiques en azote des acides aminés

II.5.1. Généralités

L'analyse isotopique de composés spécifiques tels que les acides gras ou les acides aminés permet d'affiner les résultats concernant le niveau trophique et le transfert de la matière organique (McClelland et Montoya, 2002 ; Popp *et al.*, 2007 ; Chikaraishi *et al.*, 2009). L'application d'analyses isotopiques de l'azote au niveau des acides aminés ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$) des organismes a permis de mettre en évidence une réponse différentielle de certains AA au transfert trophique (McClelland et Montoya, 2002 ; Figure II.13). Certains acides aminés subissent peu de modifications avec le transfert trophique, ils vont ainsi retenir la valeur isotopique de la ligne de base (i.e. la valeur de $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ des producteurs primaires à la base du réseau trophique ; Hannides *et al.*, 2013). Ces acides aminés dits « sources » (**AAsources**) sont décrits par Popp *et al.* (2007) comme étant la glycine, la lysine, la méthionine, la phénylalanine, la serine, la thréonine et la tyrosine. D'autres AA présentent au contraire des enrichissements importants en ¹⁵N avec le transfert trophique, ceux-ci sont les acides aminés dits « trophiques » (**AAtrophiques** ; Figure II.13). Ceux-ci vont donc apporter des informations sur la position trophique du consommateur. D'après Popp *et al.* (2007) les AA trophiques sont l'alanine, l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'isoleucine, la leucine, la proline et la valine.

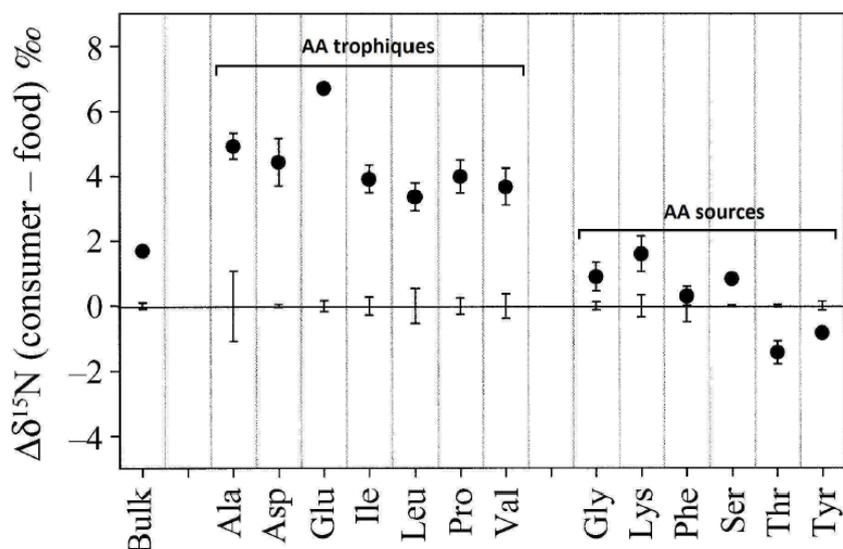


Figure II.13. Fractionnement isotopiques en azote ($\Delta^{15}\text{N}$, ‰) pour différents acides aminés (AA) et l'azote total (*bulk*) entre un consommateur et sa proie, d'après **McClelland et Montoya (2002)**.

Cette approche permet donc, selon les acides aminés analysés, de distinguer la variabilité isotopique à la base du réseau trophique et les changements dans la position trophique à partir des AA contenus dans un organisme (Lorrain *et al.*, 2014). Un avantage de cette approche est qu'elle fournit généralement au moins cinq acides aminés essentiels avec des voies de synthèse indépendantes en une seule analyse. Ceci permet une meilleure contrainte des signatures des sources, permettant par exemple d'améliorer les estimations de position trophique. Ainsi, l'analyse de composés spécifiques, tel que les acides aminés, peut augmenter considérablement le pouvoir d'interprétation des études sur les isotopes de l'azote (Hannides *et al.*, 2013).

II.5.2. Préparation des échantillons

La première étape de préparation des échantillons est similaire à celle pour l'analyse des isotopes stables non-spécifiques. Ainsi, une fois analysés pour leur composition isotopique en azote et en carbone dans leur muscle entier, plusieurs espèces présentant des valeurs élevées en $\delta^{15}\text{N}$ (i.e. espèces de haut rang trophique) ont été sélectionnées, pour prendre en compte la variabilité isotopique de l'ensemble du réseau trophique. Ainsi, les restants de poudre lyophilisée utilisée pour les analyses de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été utilisés pour cette analyse. L'analyse isotopique en azote des acides aminés a été réalisée dans les laboratoires de l'université de DAVIS en Californie, USA.

Avant l'analyse isotopique de l'azote des acides aminés, les échantillons sont préparés par hydrolyse acide suivie d'une dérivation pour produire des esters d'acides aminés trifluoroacétique (TFAA), en utilisant des procédés standards (Popp *et al.*, 2007 ; Hannides *et al.*, 2009 ; Lorrain *et al.*, 2009). Pour connaître la composition isotopique en azote des acides aminés dérivés des TFAA, des analyses par chromatographe en phase gazeuse (Thermo Trace GC 1310) couplé à un spectromètre de masse à rapports isotopiques (Thermo Scientific Delta V Advantage) via une interface de combustion GC IsoLink II (GC-C-IRMS) ont été réalisées. Les compositions isotopiques mesurées sont corrigées par rapport aux valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ connues pour le matériel de référence (i.e. norleucine). Tous les échantillons ont été analysés en triplicat. Les valeurs isotopiques en azote de **13 acides aminés** (alanine, acide aspartique, acide glutamique, glycine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, proline, serine, thréonine et valine) ont ainsi été obtenus pour 44 organismes analysés.

II.6. Analyse des acides gras marqueurs trophiques

II.6.1. Généralités

Les acides gras sont des molécules lipidiques qui sont présentes dans tous les organismes vivants, elles sont formées d'une chaîne carbonée et terminées par un groupement acide (COOH). Ces acides gras sont importants car ils fournissent des ressources énergétiques, des éléments nutritifs essentiels pour la survie et la croissance, et contribuent à la structure et fonction des membranes cellulaires (Alfaro *et al.*, 2006). L'analyse de la composition en acides gras des organismes est basée sur le fait que les consommateurs ne sont pas capables de synthétiser *de novo* certains acides gras (dit essentiels), ceux-ci sont obtenus uniquement via leur alimentation. Par ailleurs, certains de ces acides gras sont synthétisés par un nombre restreint de producteurs primaires (spécifique de certains taxons à faible niveau trophique). Ainsi, la spécificité des acides gras et le fait qu'ils soient transférés des producteurs primaires aux niveaux trophiques supérieurs en conservant leur structure de base, permet de les utiliser comme biomarqueur pour tracer les flux d'énergie dans les réseaux trophiques et déterminer la (les) source(s) alimentaire(s) concernée(s) (Parrish *et al.*, 2000 ; Alfaro *et al.*, 2006 ; Bianchi et Canuel, 2011). Plusieurs études les ont utilisé comme biomarqueurs pour les bactéries (Rajendran *et al.*, 1993 ; Moléana, 2016), les diatomées (Parrish *et al.*, 2000 ; Moléana, 2016), les dinoflagellés (Parrish *et al.*, 2000), le zooplancton (Falk-Petersen *et al.*, 2002), les 'macroalgues' (Johns *et al.*, 1979; Khotimchenko et Vaskovsky, 1990), et les plantes vasculaires (Wannigama *et al.*, 1981 ; Tableau II.3).

L'analyse des acides gras est généralement réalisée à partir d'une matrice (e.g. matière particulaire, sédiment, tissus de plantes et d'animaux) grâce à l'utilisation de solvants organiques (e.g. chloroforme) et mélangée avec un solvant polaire (e.g. acétone ou méthanol ; Bligh et Dyer, 1959 ; Smedes et Askland, 1999). La distinction des acides gras se fait selon une nomenclature précise : **A:B ω C**, où A représente le nombre d'atomes de carbone, B le nombre de double liaisons, et C la position des doubles liaisons. La notation oméga (ω) est utilisée quand la numérotation de la position des doubles liaisons est en rapport avec l'extrémité aliphatique de l'acide gras. Les acides gras peuvent également avoir souvent des groupes méthyles formant des branches le long de la chaîne carbonée ; les *iso* acides gras ont un groupe méthyle à la position *n*-1, et les *anteiso* acides gras ont un groupe méthyles à la position *n*-2 en utilisant la notation ω .

Tableau II.2. Liste des acides gras (AG) biomarqueurs potentiels de différentes sources de matière organique (d'après Moléana, 2016).

Source(s)	Biomarqueurs AG potentiels	Références
Diatomées	16:1 ω 7, 20:5 ω 3	Dalsgaard, 2003 ; Kelly et Sheibling, 2012 ; Meziane <i>et al.</i> , 1997 ; Richoux et Froneman, 2008 ; Viso et Marty, 1993
Dinoflagellés	22:6 ω 3	Dalsgaard, 2003 ; Kelly et Sheibling, 2012 ; Richoux et Froneman, 2008 ; Viso et Marty, 1993
Micro- et macro- 'algues' vertes	18:3 ω 3, 18:2 ω 6	Dalsgaard, 2003 ; Li <i>et al.</i> , 2002 ; Wood, 1988 ; Volkman <i>et al.</i> , 1998
Chlorophytes et Prasinophytes	16:4 ω 3, 18:3 ω 3, 18:2 ω 6	Dalsgaard, 2003 ; Viso et Marty, 1993 ; Ackman <i>et al.</i> , 1968
Prymnesiophytes	16:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:4 ω 3, 18:5 ω 3	Dalsgaard, 2003 ; Viso et Marty, 1993
Micro- et macro- 'algues' brunes	18:1 ω 9, 18:4 ω 3, 20:4 ω 6	Dalsgaard, 2003
Herbier (Magnioliophytes)	18:4 ω 3	Jashinski <i>et al.</i> , 2011
'algues' rouges (Polysiphonia)	18:1 ω 7	Li <i>et al.</i> , 2002
Bactéries	18:1 ω 7, AG ramifiés	Meziane <i>et al.</i> , 1997 ; Nérot <i>et al.</i> , 2009 ; Dalsgaard, 2003

Les acides gras peuvent fournir des informations qualitatives sur les sources de matière organique dominantes et sur les variations spatiales et temporelles dans l'alimentation de consommateurs. Cependant, l'estimation quantitative des contributions de chaque source de matière organique à l'alimentation d'un organisme, à partir de sa signature en acides gras, est complexe. Cette approche nécessite de connaître à la fois la composition en acides gras des proies principales et des informations sur la variabilité intra-spécifique des signatures en acides gras des proies et prédateurs. En effet, les contenus lipidiques peuvent varier en

fonctions des types de tissus, des changements au cours du cycle de vie (e.g. morphologique, physiologique) et des conditions environnementales (Bianchi et Canuel, 2011). En outre, certains acides gras marqueurs peuvent être métabolisés et transformés une fois ingérés par l'organisme, ainsi les mesures se feront sur une quantité relative plutôt qu'absolue. Ces marqueurs doivent donc être employés avec prudence ou en relation avec d'autres techniques comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (Alfaro *et al.*, 2006).

II.6.2. Préparation des échantillons

Des doublons des échantillons analysés pour les isotopes stables (carbone et azote) ont été utilisés pour ces analyses, ceux-ci ont été remplacés en congélation entre -20 et -40 °C après leur lyophilisation et ce jusqu'à l'analyse. L'extraction des lipides des échantillons a été réalisée selon la méthode de Bligh et Dyer (1959) adaptée par Meziane et Tsuchiya (2002) et Meziane *et al.* (2007). Après une nouvelle lyophilisation, chaque échantillon a été coupé en petit morceaux et pesé sur une balance de précision. La quantité de matière analysée est fonction du type d'échantillon, car ceux-ci sont plus ou moins riche en lipide : muscle blanc (30-40 mg), macrophytobenthos et détritux végétaux (20-30 mg), éponges, ascidies et plancton (30 mg), sédiment (1000 mg), MOP (5-20 mg).

L'extraction des lipides a été réalisée en ajoutant tout d'abord de l'acide tricosanoïque (23:0) à chaque échantillon comme standard interne. Les échantillons sont ensuite extraits par ultrason pendant 20 minutes ($T^{\circ}\text{C} < 30^{\circ}\text{C}$) avec un mélange d'eau distillée, de chloroforme (CHCl_3) et de méthanol (MeOH) (1:1:2 ; v:v:v). La migration et la récupération des lipides dans le chloroforme est obtenue après ajout à nouveau d'eau distillée et de chloroforme (1:1 ; v:v) et centrifugation (5 min à 3000 tour/min). Cette étape est réalisée deux fois pour assurer l'extraction complète des lipides. Le chloroforme collecté est ensuite évaporé sous flux d'azote avant l'étape de saponification. Les acides gras sont séparés des lipides par l'ajout de soude (NaOH ; 2 mole.L⁻¹) et de méthanol (MeOH) (1:2 ; v:v) puis placés dans un bain à sec (90 min à 90 °C). Ensuite, 500 µL d'HCl (35 %) est ajouté pour stopper la saponification. Une nouvelle fois, une double extraction avec le chloroforme est réalisée pour récupérer les acides gras, avant évaporation sous flux d'azote.

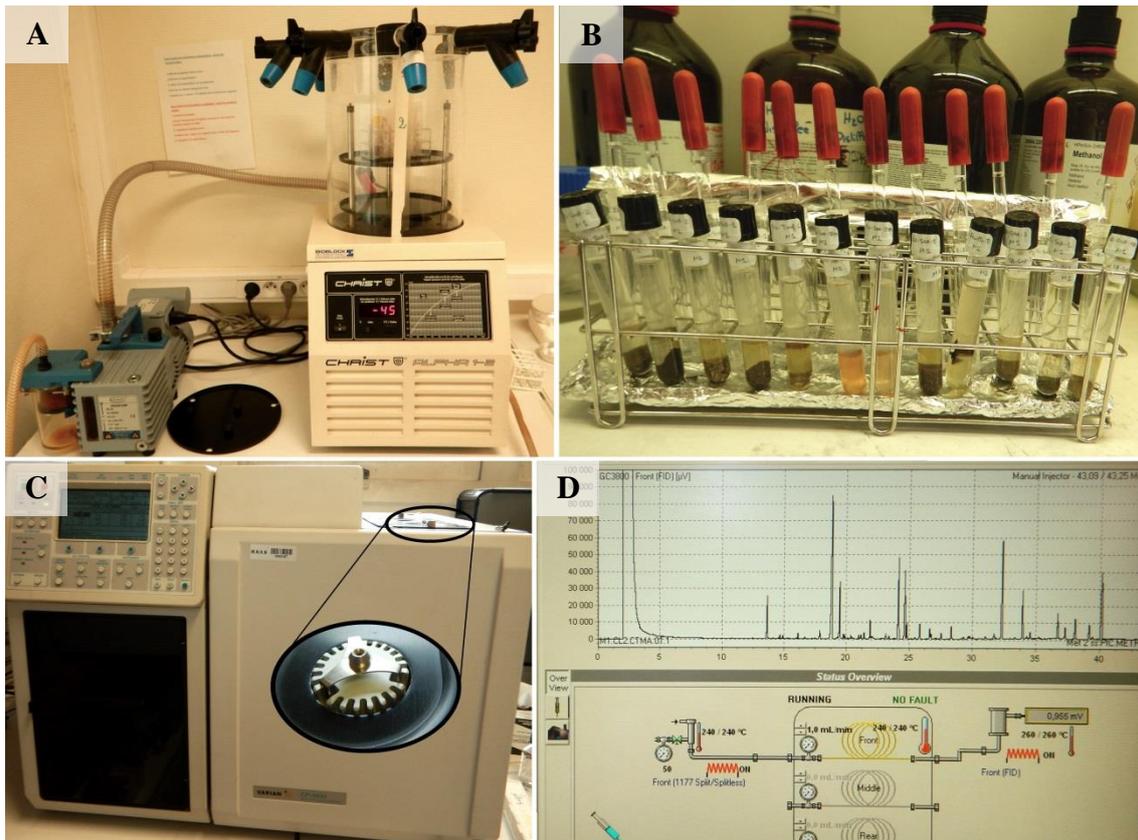


Figure II.14. Différentes étapes de l'analyse des acides gras marqueurs trophiques. A : lyophilisation des échantillons pré-lyophilisés, B : extraction des acides gras, C : injection dans le chromatographe, D : lecture des pics sur le chromatogramme. (Photos : Pauline FEY).

Par la suite, les acides gras sont transformés en esters méthyliques d'acides gras en ajoutant 1 mL d'une solution de BF₃ – méthanol (trifluorure de bore – méthanol) à chaque échantillon, avant d'être placé au bain à sec (10 min à 90 °C). Les échantillons sont laissés à refroidir, une dernière double extraction au chloroforme est réalisée puis conservée à – 20 °C jusqu'aux analyses ultérieures.

Avant l'analyse, les échantillons obtenus sont préalablement évaporés sous flux d'azote et transférés dans l'hexane. Puis, 1 µL d'échantillon est injecté dans le chromatographe en phase gazeuse (Varian CP-3800 équipée d'un détecteur à ionisation de flamme) afin de séparer et quantifier les acides gras (Figure II.14). La durée d'injection (ou temps de rétention) a été fixée à 45 min afin de permettre la détection des acides gras longues chaîne, c'est-à-dire jusqu'à 24 atomes de carbone. Le programme de température appliqué à l'analyse était de 60 °C pendant 1 min, puis augmentation de 40 °C.min⁻¹ jusqu'à 150 °C (maintenu 3 min), et enfin augmentation à 3 °C.min⁻¹ jusqu'à 240 °C (maintenu 7 min). Une partie des échantillons a également été analysée en chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectrophotomètre de masse (Varian 450GC et Varian 220-MS) afin de valider l'identification

des acides gras. La comparaison des chromatogrammes obtenus pour les échantillons avec celui d'un standard analytique permet l'identification des acides gras.

La quantification de chaque acide gras est réalisée en comparant les pics obtenus avec celui du standard interne (acide tricosanoïque ; 23:0), suivant la formule :

$$[AG]_i = \frac{S_{AG}}{S_{SI}} \times \frac{Q_{SI}}{P_{éch}}$$

Où [AG] représente la concentration de l'acide gras (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$), S_{AG} la surface du pic de l'AG, S_{SI} la surface du pic du standard interne, Q_{SI} la quantité de standard interne (en mg), $P_{éch}$ masse de l'échantillon (en g).

Ces analyses ont permis de quantifier les concentrations en acides gras pour 204 échantillons.

II.7. Traitement des données

II.7.1. Analyses statistiques

Plusieurs types d'analyses statistiques ont été appliquées aux différents paramètres mesurés dans ce travail (isotopes stables, acides gras marqueurs trophiques et $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés). Des comparaisons de moyennes ont été réalisées pour mettre en évidence des différences entre taxons ou entre les saisons. Avant de réaliser les tests statistiques, la distribution normale des données et l'homogénéité des variances ont été vérifiées, ces prérequis étant nécessaires aux analyses paramétriques. La normalité a été vérifiée en réalisant des graphiques quantile-quantile associés au test de normalité de Shapiro-Wilk quand le nombre d'individus testés était suffisant (> 30). L'homogénéité des variances a été vérifiée en utilisant le test de Levene. Lorsque ces conditions étaient remplies, dans le cas de comparaisons de deux moyennes le test t de Student (t) a été utilisé, dans le cas contraire le test non-paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (W) a été employé. Pour les comparaisons multiples, les variations ont été testées en utilisant des ANOVA (F) suivies de test *post-hoc* de Tukey (ph). Lorsque les conditions de normalité et d'homogénéité n'étaient pas remplies, des ANOVA non-paramétriques de Kruskal-Wallis (KW) ont été utilisées. L'effet de la taille des organismes sur les valeurs isotopiques en azote $\delta^{15}\text{N}$ a été évalué avec des régressions linéaires.

Afin d'explorer les relations entre les différentes proportions d'acides gras trophiques et les similarités entre les individus testés, des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont

été réalisées. Ces analyses permettent de synthétiser les informations obtenues avec plusieurs descripteurs issus des analyses d'acides gras.

Les analyses statistiques et les représentations graphiques ont été réalisées avec le logiciel R version 3.4.4 (R Core Team, 2018) et les seuils de significativité fixés à $\alpha = 0.05$.

II.7.2. Calculs des positions trophiques et indices alimentaires

II.7.2.1. *Contenus stomacaux*

À partir de la composition alimentaire d'un organisme, plusieurs indices alimentaires peuvent être calculés d'après la méthode numérique pondérale ou mixte (Hureau, 1970). Cette méthode s'applique essentiellement aux carnivores dont les proies peuvent être facilement comptabilisées. Ces indices permettent d'évaluer la contribution relative des différentes proies identifiées dans le régime alimentaire du consommateur (Hylsop, 1980). Ces différents indices sont :

- le coefficient de vacuité informe sur le nombre d'estomacs vides sur le nombre total d'estomacs observés,
- l'indice de fréquence permet d'évaluer le pourcentage d'espèces de poissons pour lesquelles chaque type de proie est rencontré,
- le pourcentage numérique de proies permet d'évaluer l'importance relative de chaque proie par rapport au nombre total de proies rencontrées pour une espèce de consommateur.

Toutefois, les analyses de contenus stomacaux réalisées dans cette étude n'apportaient pas suffisamment de données pour appliquer des calculs d'indices alimentaires. En effet, la majorité des organismes analysés présentaient des estomacs vides, de plus la prédation opportuniste importante des carnivores sur les petits organismes collectés au cours de l'échantillonnage est susceptible de biaiser les interprétations alimentaires. Ces résultats seront donc utilisés uniquement à titre indicatif dans ce travail.

II.7.2.2. *Isotopes stables*

Le concept de **niveau trophique** (NT) issu de la théorie de la dynamique trophique (Lindeman, 1942) permet de décrire le transfert de matière organique au sein des réseaux trophiques selon des valeurs discrètes (e.g. NT = 1, 2, 3, etc.). Ce concept ne permet cependant pas de saisir les interactions complexes, tel que l'omnivorie, qui prévalent dans de nombreux écosystèmes (Vander Zanden et Rasmussen 1999 ; Post, 2002a). Ainsi, à partir de

cette théorie, l'utilisation des valeurs isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$) a permis de mettre au point une mesure quantitative continue du rôle hiérarchique d'une espèce donnée dans un réseau trophique, il s'agit de la **position trophique** (PT) (Vander Zanden et Rasmussen, 1996 ; Hussey *et al.*, 2014).

Une formule simple et largement utilisée pour estimer les positions trophiques des consommateurs (invertébrés et poissons) est proposée par Post (2002a), tel que :

$$\text{PT}_{\text{conso}} = \left(\frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{conso}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})}{\Delta\text{N}} \right) + \lambda$$

Où PT_{conso} est le niveau trophique de l'organisme étudié et $\delta^{15}\text{N}_{\text{conso}}$ sa signature moyenne en azote. Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ est issu d'un organisme de référence ('ligne de base') dont le niveau trophique théorique (λ) est défini selon le compartiment trophique auquel il appartient ($\lambda = 1$ pour les producteurs primaires, $\lambda = 2$ pour les consommateurs primaires). ΔN correspond au facteur d'enrichissement du $\delta^{15}\text{N}$, la valeur conventionnelle étant de 3.4 ‰ (Post, 2002a). Cabana et Rasmussen (1996) et Post (2002a) recommandent de prendre un consommateur primaire à vie relativement longue comme organisme de référence pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$. En effet, ces organismes sont caractérisés par un renouvellement isotopique de leurs tissus plus lent que celui des petits organismes ou des producteurs primaires, leurs signatures isotopiques sont donc moins sensibles aux fluctuations à court-terme.

Plusieurs organismes ont été utilisés dans cette étude comme référence ou descripteurs de la 'ligne de base' afin de comparer leur pertinence dans l'estimation des positions trophiques. Ces organismes ont été sélectionnés en fonction de leurs positionnements isotopiques (i.e. signatures en carbone et en azote) vis-à-vis des consommateurs et de leurs implications potentielles dans le fonctionnement du réseau trophique.

Ainsi, pour les producteurs primaires, des **macroalgues** sont utilisées pour représenter la production primaire benthique et le **phytoplancton** pour la production pélagique. Un niveau trophique théorique (λ) de 1 a donc été appliqué pour ces organismes dans les calculs de PT. Pour les consommateurs primaires des mollusques ont été utilisés, ainsi des gastéropodes brouteurs de la famille des Cypraeidae du genre *Mauritia* ont été pris en compte pour représenter l'intégration de la production primaire benthique. Des bivalves appartenant à l'espèce *Pinctada margaritifera* (filtreurs non-sélectifs) ont été employés pour

représenter l'intégration potentielle de la production pélagique. Pour ces organismes, le niveau trophique théorique (λ) appliqué dans les calculs est de 2. Les critères de sélection et les signatures isotopiques de ces organismes sont détaillés dans le **Chapitre V** (*cf.* V.2.2.1).

II.7.2.3. Isotopes sur acides aminés

Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ d'acides aminés spécifiques ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$) peuvent également être utilisés pour estimer les positions trophiques (Popp *et al.*, 2007; Hannides *et al.*, 2009; Vander Zanden *et al.*, 2013; Lorrain *et al.*, 2015; Houssard *et al.*, 2017). Cette méthode peut augmenter considérablement le pouvoir d'interprétation des études sur les isotopes de l'azote (Hannides *et al.*, 2013).

La position trophique des consommateurs est estimée en utilisant la différence entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ d'acides aminés trophiques et d'acides aminés sources (*cf.* § II.5), d'après Chikaraishi *et al.* (2009) tel que :

$$\text{PT}_{\text{Tr-Sr}} = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Tr}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}} - \beta_{\text{Tr-Sr}})}{\Delta_{\text{Tr-Sr}}} + 1$$

Où $\beta_{\text{Tr-Sr}}$ est la différence entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés (AA) trophiques (AA-Tr) et sources (AA-Sr) dans les producteurs primaires et $\Delta_{\text{Tr-Sr}}$ est le facteur d'enrichissement associé à chaque étape de transfert trophique pour les acides aminés trophique et source.

Cette formule a été utilisée dans de multiples études pour estimer les positions trophiques d'organismes appartenant à des systèmes variés (Annexe II.2). Toutefois, les acides aminés et les constantes (β et Δ) utilisés diffèrent entre les études. Par exemple, Chikaraishi *et al.* (2009) préconisent d'utiliser les valeurs de l'acide glutamique (AA trophique) et de la phénylalanine (AA source) pour ce calcul, en raison de l'enrichissement en ^{15}N relativement important et constant en acide glutamique comparé à la phénylalanine. Pour ce calcul, les constantes utilisées par Chikaraishi *et al.* (2009) sont $\Delta_{\text{Glu-Phe}} = 7.6 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Glu-Phe}} = 3.4 \text{ ‰}$. Dans nos résultats, les mesures de positions trophiques réalisées avec ces constantes sont indiquées $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}(1)$ (Chapitre V).

Cependant, des études se basant sur un plus grand nombre d'échantillons que Chikaraishi *et al.* (2009), préconisent d'utiliser d'autres valeurs pour les constantes, tel que: $\Delta_{\text{Glu-Phe}} = 6.6 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Glu-Phe}} = 2.8 \text{ ‰}$ (Nielsen *et al.*, 2015 ; Sackett *et al.*, 2015). Dans notre étude,

les mesures de positions trophiques estimées avec ces constantes seront indiquées **PT_{Glu-Phe}(2)** (Chapitre V).

D'autres études suggèrent que l'utilisation de multiples AA trophiques et sources dans ces calculs améliorerait l'estimation des position trophiques (Décima *et al.*, 2013 ; Hannides *et al.*, 2013 ; Bradley *et al.*, 2014 ; Choy *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). Ainsi, ces études combinent entre 2 et 5 AA sources et 3 à 7 AA trophiques pour leurs estimations de position trophique. Les acides aminés les plus couramment utilisés sont la phénylalanine et la glycine pour les AA sources et l'alanine, l'acide glutamique, la leucine et la proline pour les AA trophiques (Annexe II.2). Ainsi, les combinaisons des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de ces principaux acides aminés seront utilisées dans cette étude. Concernant ces combinaisons d'acides aminés, les constantes employées pour les estimations de positions trophiques sont : $\Delta_{\text{Tr-Sr}} = 5.7 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Tr-Sr}} = 3.6 \text{ ‰}$ (Choy *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). Ces estimations de positions trophiques sont indiquées **PT_{Tr-Sr}** dans la suite de cette étude (Chapitre V).

Pour réduire l'incertitude liée à la probable grande variation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$, la moyenne pondérée des acides aminés sources et trophiques est utilisée (Hayes *et al.*, 1990). Cette approche considère l'incertitude analytique de manière à ce que les AA avec des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ plus variables (écart-types plus grands) aient moins d'importance sur l'estimation des PT que ceux avec de plus faibles variabilités. Ces moyennes pondérées sont calculées selon la formule:

$$\delta^{15}\text{N}_{\bar{x}} = \frac{\sum \frac{\delta^{15}\text{N}_x}{\sqrt{\sigma_x^2}}}{\sum \frac{1}{\sqrt{\sigma_x^2}}}$$

Où $\delta^{15}\text{N}_x$ est la composition isotopique en azote d'un acide aminé spécifié dans un groupe et σ_x est l'écart-type de l'acide aminé spécifique.

II.7.3. Modèles de mélanges

À partir des données isotopiques, des modèles de mélange peuvent être réalisés afin d'estimer les contributions des différentes sources dans la composition isotopique d'un consommateur ou d'un réservoir de MO (Phillips et Gregg, 2003 ; Parnell *et al.*, 2010). Ces modèles sont conçus en considérant que la signature isotopique d'un mélange (e.g. consommateur ou réservoir de MO) est égale à la moyenne des signatures des sources potentielles (Phillips, 2001). En utilisant deux traceurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$), pour un mélange constitué de trois sources potentielles, les proportions de chaque source dans le mélange sont décrites dans les formules suivantes (Fry, 2008) :

$$\begin{aligned}\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} &= f_1\delta^{13}\text{C}_1 + f_2\delta^{13}\text{C}_2 + f_3\delta^{13}\text{C}_3 \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} &= f_1\delta^{15}\text{N}_1 + f_2\delta^{15}\text{N}_2 + f_3\delta^{15}\text{N}_3 \\ f_1 + f_2 + f_3 &= 1\end{aligned}$$

Où les sources sont notées de 1 à 3 et f est la proportion relative de contribution de chaque source.

Les résultats obtenus avec ces modèles de mélange sont fortement dépendant de la qualité des données d'entrée, ainsi l'utilisation de données inappropriées peut engendrer des erreurs d'interprétations des phénomènes biologiques. Par exemple, dans le cas de deux sources dont les signatures isotopiques sont très proches, le modèle de mélange ne sera pas capable de discriminer leur contribution. Ainsi, la réalisation d'un modèle de mélange doit être précédée d'une **comparaison isotopique des sources**, permettant d'évaluer statistiquement leur différence isotopique. Les sources présentant des signatures isotopiques proches sont regroupées, la signature moyenne de ces différents taxons est appliquée dans le modèle. Un autre biais réside dans l'utilisation de **facteurs de fractionnement** uniques pour l'ensemble des taxons étudiés, sans prendre en compte les variabilités taxonomiques ou trophiques. Le choix du facteur fractionnement peut influencer de manière significative les sorties du modèle (Bond et Diamond, 2011).

Si des sources d'incertitudes ne sont pas levées (e.g. incertitude du facteur de fractionnement, variabilité des échantillons, erreur de mesure, etc.), alors en théorie les modèles de mélange utilisant « n » valeurs isotopiques (e.g. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) peuvent être utilisés pour trouver un ensemble unique de proportions pour **n + 1 sources** (Post, 2002a ;

Fry, 2013 ; Phillips *et al.*, 2014). En effet, les modèles utilisant plus de $n + 1$ sources sont sous-déterminés et de multiples solutions peuvent être proposées, ceci conduit à des gammes diffuses de proportions alimentaires potentielles pour chaque source (Phillips et Gregg, 2003 ; Parnell *et al.*, 2010). Ainsi, les sources valables ne doivent pas être écartées du modèle, mais lorsque cela est possible, la simplification du modèle par la réduction du nombre de sources peut permettre d'obtenir des solutions moins diffuses (Phillips *et al.*, 2005 ; Fry, 2013).

Dans cette étude, les contributions ont été estimées avec un **modèle de mélange Bayésien** à l'aide du programme **SIAR** (*Stable Isotope Analysis in R* ; Parnell *et al.*, 2010), développé sur le logiciel R. Ce modèle génère l'ensemble des contributions pouvant expliquer les signatures isotopiques observées pour le mélange, à partir de la variabilité du mélange, des sources et des facteurs de fractionnement. Les résultats obtenus avec SIAR sont des distributions de probabilités associées aux valeurs de contribution des différentes sources d'un mélange.

Concernant le facteur de fractionnement, pour l'étude de la contribution des sources aux réservoirs de MO le facteur est fixé à 0, considérant qu'aucun processus de consommation n'est impliqué dans ces réservoirs (Briand *et al.*, 2015). Pour l'évaluation de la contribution des sources à la composition isotopique d'un consommateur, les valeurs de fractionnement communément utilisées sont celles proposées par Post (2002a), avec un $\Delta^{13}\text{C}$ de $0.39 \pm 1.3 \text{ ‰}$ et un $\Delta^{15}\text{N}$ de $3.4 \pm 1.00 \text{ ‰}$. Pour réduire les erreurs d'interprétation liées à l'utilisation de ces facteurs uniques, des facteurs de fractionnement spécifiques seront estimés en fonction des stratégies alimentaires et des positions isotopiques des taxons étudiés. Les résultats des modèles obtenus avec ces facteurs spécifiques seront confrontés aux résultats obtenus avec les facteurs de fractionnement proposé par Post (2002a).

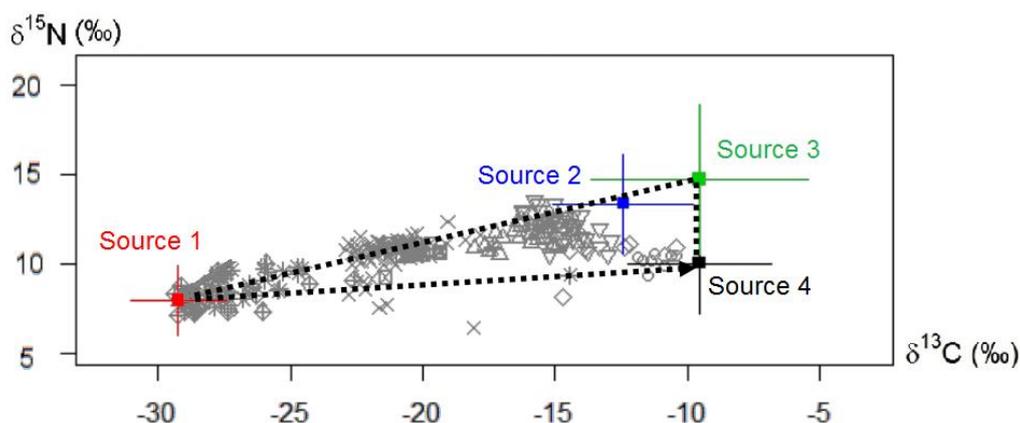


Figure II.15. Exemple de polygone à quatre sources. Le graphique présente les valeurs isotopiques des sources corrigées avec des facteurs de fractionnements, les consommateurs sont représentés en gris.

Pour évaluer quels facteurs de fractionnement permettent d'obtenir les meilleurs résultats de contributions, les différents facteurs sont appliqués aux données isotopiques. Des graphiques sont générés à partir des corrections isotopiques obtenues pour ces différents facteurs, à partir de ces résultats les moyennes des sources sont connectées par des lignes pour former un polygone de mélange (Fry, 2013 ; Phillips *et al.*, 2014 ; Brett *et al.*, 2016 ; Figure II.15). Ces graphiques permettent de visualiser si les valeurs isotopiques individuelles du mélange s'éloignent plus ou moins des sources selon les facteurs de fractionnement appliqués (Fry, 2013). Plus les signatures isotopiques du mélange (i.e. consommateurs ou réservoirs de MO) sont comprises dans ces polygones de sources, plus le modèle sera fiable.

Chapitre III : Sources de matière organique



© Pauline FEY

Substrat corallien colonisé par des macroalgues.

Résumé du chapitre

L'étude du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers est relativement complexe en raison de la multiplicité de sources de matière organique disponibles pour les consommateurs primaires (Mann, 1982, 1988). Parmi ces écosystèmes, les récifs coralliens sont particulièrement complexes à appréhender en raison de leur diversité spécifique importante, multipliant les interactions trophiques potentielles (Choat *et al.*, 2004; Hubert *et al.*, 2011).

L'ensemble des sources de matière organique (MO), d'origines benthique, pélagique ou encore terrestre, entrent dans la composition de réservoirs de matière organique dont les deux principaux sont la matière organique particulaire en suspension dans l'eau (MOP) et la matière organique sédimentaire (MOS). Ces réservoirs de MO sont donc composés d'un mélange de sources dont les proportions dépendent de leur abondance et de leur capacité d'exportation (i.e. dégradation, fragmentation, consommation et réinjection par les fèces, etc.). L'abondance et la disponibilité de ces différentes sources dépend en partie des conditions environnementales (e.g. température, concentrations en éléments nutritifs) et hydrodynamiques (e.g. courants ; Paulay, 1997).

La MOP marine est habituellement composée d'un mélange à la fois de matière vivante (e.g. bactéries, phytoplancton, zooplancton) et morte (e.g. débris animaux ou végétaux, pelotes fécales, argile ; Volkman et Tanoue, 2002 ; Briand *et al.*, 2015). La matière organique sédimentaire est composée principalement de matière morte issue de la sédimentation des produits de la production primaire pélagique et benthique (Holmer *et al.*, 2004), le microphytobenthos peut également abonder. Ce réservoir est donc composé en partie des mêmes sources potentielles que la MOP, avec une plus forte influence de fragments de macroalgues et de microphytobenthos (Wyatt *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2015).

Les marqueurs trophiques tels que les isotopes stables et les acides gras sont des outils utiles et complémentaires pour caractériser ces réservoirs de MO. En effet, les signatures isotopiques du carbone (C) et de l'azote (N) sont couramment utilisées pour décrire la composition de la matière organique et déterminer les flux de carbone dans les réseaux trophiques (Peterson, 1999; Letourneur *et al.*, 2013; Wyatt *et al.*, 2013 ; Briand *et al.*, 2016). Les signatures isotopiques en carbone peuvent par exemple permettre de distinguer des sources de carbone d'origines benthique et pélagique, les producteurs primaires

benthiques étant généralement enrichis en ^{13}C par rapport aux producteurs pélagiques (Peterson, 1999). L'analyse des acides gras marqueurs trophiques peut également être une méthode fiable pour caractériser les sources de MO dans un réseau trophique. En effet, les acides gras sont des composés riches en carbone présents dans tous les organismes, mais dont certains sont biosynthétisés *de novo* uniquement par des organismes spécifiques situés à la base des réseaux trophiques (e.g. diatomées, bactéries, macroalgues, plantes vasculaires, etc. ; Alfaro *et al.*, 2006 ; Koussoroplis, 2010).

Les principaux résultats montrent une différence dans la composition des deux réservoirs de MO, reflétée aussi bien par les signatures isotopiques que par les acides gras marqueurs trophiques. La MOP présente des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ nettement inférieures à celles de la MOS. L'analyse des acides gras met en évidence la présence de marqueurs potentiels de bactéries, macroalgues et végétaux terrestres dans la MOS, alors que la MOP présente majoritairement des marqueurs de macroalgues. Des acides gras marqueurs potentiels de diatomées et/ou cyanobactéries ont également été identifiés au sein des deux réservoirs de MO. La réalisation d'un modèle de mélange isotopique met en évidence la contribution principale du phytoplancton (de ~50 à 75 %, en moyenne ~60 %) et des macroalgues (de ~25 à 50 %, en moyenne ~30 %) à la composition isotopique de la MOS. Pour la MOP, les contributions des sources sont moins bien discriminées, les intervalles de crédibilité Bayésiens variant de 0 à 75 % (en moyenne ~38 %) pour le phytoplancton et les algues gazonnantes (i.e. turf).

Ainsi, nos résultats suggèrent que la MO dérivée du phytoplancton représente une source de MO importante disponible pour les consommateurs du réseau trophique. Les macroalgues et le turf algal constituent également des sources non-négligeables, alors que les sources d'origine terrestre n'ont qu'une très faible influence. De plus, parmi ces sources, le phytoplancton présente les meilleures qualités nutritionnelles avec un faible rapport C/N et des proportions importantes d'acides gras essentiels, composés importants pour la réalisation de nombreux processus physiologiques. Nos résultats mettent également en évidence des signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des producteurs primaires nettement plus élevées que celles observées dans d'autres régions coralliennes. Les processus permettant d'expliquer ces valeurs isotopiques élevées restent toutefois à élucider.

Sources of organic matter in an atypical phytoplankton rich coral ecosystem, Marquesas Islands: composition and properties

P. Fey, V. Parravicini, B. Lebreton, T. Meziane, R. Galzin, M. Zubia, D. Bănaru,
Y. Letourneur

Article soumis à Marine Ecology Progress Series

Abstract

The purpose of this work is to characterize several potential sources of organic matter (OM) in the Marquesas Islands, French Polynesia, and to understand how these sources contribute to OM pools. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) compositions and fatty acid (FA) compositions of OM potential sources (algal turf, benthic macroalgae, detrital terrestrial plants, phytoplankton) and OM pools (sediment (SOM) and particulate organic matter (POM)) were studied in coastal areas in Nuku Hiva Island. Stable isotope compositions of marine POM ($\delta^{13}\text{C} = -22.5 \pm 0.8 \text{ ‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 12.1 \pm 1.1 \text{ ‰}$) and SOM ($\delta^{13}\text{C} = -19.1 \pm 0.9 \text{ ‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 14.4 \pm 0.5 \text{ ‰}$) highlighted OM sources at the base of the local food web with unusually high $\delta^{15}\text{N}$ values. Potential FA markers of diatoms and/or cyanobacteria (20:5 ω 3 and 16:1 ω 7) were found in these two OM pools. In addition, coastal SOM also displayed FA markers of bacteria, macroalgae and terrestrial plants. For marine POM, potential macroalgae FA markers were recorded (18:2 ω 6 and 16:2 ω 4). The mixing model highlighted the major contribution of phytoplankton to the coastal SOM isotope composition (62 %), followed by benthic macroalgae (32 %), whereas marine POM was mainly composed of algal turf and phytoplankton mixture in similar averaged proportions (38 %) but presenting wide variations. Our results as a whole strongly suggest that pelagic-benthic coupled processes drive the characteristics and properties of OM sources.

III.1. Introduction

To understand the ecosystem functioning and the flows of carbon within a food web, it is necessary to define the major sources of carbon which are fueling it (Michener & Kaufman, 2007; Bierwagen *et al.*, 2018). In coastal ecosystems, the high diversity of sources available to primary consumers complicates the characterization of the food web and the understanding of energy flows (Mann, 1982, 1988). Carbon sources may be of continental or marine origin,

they come from coastal, pelagic or deep waters, and may be either living or detrital matter (Gazeau *et al.*, 2004; Bode *et al.*, 2006). Food webs in coastal areas are often supported by phytoplankton (Bode *et al.*, 2006). However, in several ecosystems benthic production or the inputs from the terrestrial realm can also be a major contributor to the organic matter (hereafter OM) pools (Riera & Richard, 1996; Banaru *et al.*, 2007; Briand *et al.*, 2015). Nutrient alterations may generate changes in coastal primary production, with potential implications for food web functioning (Cotrim da Cunha *et al.*, 2007 in Liénart, 2018). The nutrient environment can be altered by various natural and anthropogenic drivers, such as changes in water mixing regime, production and removal by organisms (e.g. phytoplankton, bacteria) or anthropogenic inputs (D'Angelo & Wiedenmann, 2014). Global climate change may also have an influence, for example in modifying land-ocean organic matter exchange processes by altering the flow of rivers (Bauer *et al.*, 2013; Milliman *et al.*, 2008 in Liénart 2018). Thus, nutrient inputs via river particulate OM (hereafter POM) to coastal systems are likely to be affected (i.e. seasonality, quantity). Hence, the characterization of the basal organic matter sources is important to assess the ecosystem's vulnerability to these changes in nutrient intake.

Among coastal ecosystems, coral reefs are complex semi-open ecosystems (Sale, 2002). This complexity arises, at least in part, from the high species diversity and the large biomass that is typical of these ecosystems (Choat *et al.*, 2004). This high diversity of species multiplies the possibilities for trophic interactions (Pinnegar *et al.*, 2000; Hubert *et al.*, 2011), and thus the difficulty of describing the structure of coral reef food webs (Choat & Bellwood, 1991; Choat *et al.*, 2002; Frisch *et al.*, 2014). Benthic primary producers are in any case known to be an important carbon source to coral reef food webs, although numerous species also rely on oceanic production (plankton) (Michener & Kaufman, 2007; Wyatt *et al.*, 2013 ; Le Bourg *et al.*, 2017). The availability of reef resources depends in part on environmental (e.g. sea surface temperature, nutrient concentrations) and hydrodynamic variables (Paulay, 1997). These benthic and pelagic potential food sources are moreover available as mixtures of OM pools, their proportions depending on their abundance and their export capacity (degradation, consumption and rejection by feces, etc.). Marine POM is a mixture made of both living (e.g. bacteria, phytoplankton) and non-living matter (e.g. detritus, fecal pellets, clays) (Volkman & Tanoue, 2002; Briand *et al.*, 2015). This POM contributes significantly to coral ecosystem nutrient budgets and plays an important role in the transfer of organic matter between land and ocean (Genin *et al.*, 2009; Sorokin & Sorokin, 2010; Wyatt *et al.*, 2010).

Sedimentary organic matter (SOM) is another OM pool composed of the same potential mix of sources as POM, with in addition macroalgae fragments, meiofauna and/or microphytobenthos (Wyatt *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2015). The SOM has to be considered as an independent potential OM source because (i) the relative proportions of sources composing the mix usually differs from POM, and (ii) the degradation processes in the OM are different than those in the POM (nutritional quality, etc.).

The Marquesas Islands are a unique case among tropical coral ecosystems, this archipelago being almost devoid of reef bio-constructions. The coral communities may be locally abundant, but are typically in the form of scattered colonies with a low diversity (Andréfouët *et al.*, 2014; Benzoni & Pichon, 2016). On average, the coral cover is very low and does not exceed 3.5 % at Nuku Hiva. The surface waters around the Marquesas have high concentrations of nutrients, those of nitrate (NO_3^-) and phosphate (PO_4^-) are higher than 1 μM and 0.3 μM , respectively (Claustre *et al.*, 2008; Raimbault *et al.*, 2008; Rodier & Martinez, 2012). These concentrations are one hundred times higher than those measured in the South Pacific subtropical gyre (Martinez *et al.*, 2016). This nutrient richness promotes the development of a significant phytoplankton biomass around the Marquesan coasts, with an average of 0.2 $\mu\text{g.l}^{-1}$ of Chl-*a* over the year (Martinez *et al.*, 2016). The richness of the Marquesan marine waters seems to be linked to a particular local enrichment mechanism. The main hypothesis to explain such mechanism is the current disturbance related to the island topography ("island effect"; Doty & Ogury, 1956; Raapoto *et al.*, 2018). These characteristics likely imply a particular model of coastal trophic functioning, probably supported mainly by pelagic primary production.

Trophic markers such as stable isotopes (SI) and fatty acids (FA) are useful and complementary ecological tools to determine flows of carbon in coastal ecosystems. The carbon (C) and nitrogen (N) isotopic signatures are commonly used to describe the organic matter composition and to determine the flows of energy in coastal food webs (Peterson, 1999; Letourneur *et al.*, 2013; Wyatt *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2016). For example, the $\delta^{13}\text{C}$ values may distinguish benthic and pelagic carbon sources, benthic primary producers being usually ^{13}C -enriched relative to pelagic ones (Peterson, 1999). Nitrogen isotope compositions are often used to estimate the consumers' trophic positions (Post, 2002a); however in some cases, the detection of ^{15}N -enriched nitrogen may also provide information on the possible occurrence of upwelling (Liu & Kaplan, 1989). Isotope mixing models enable estimation of the relative contribution of isotopically different

OM sources in a mixture (e.g. consumer tissue, OM pools; Parnell *et al.*, 2010). Fatty acid analysis can also be a reliable method to trace food sources in food webs. FAs are carbon-rich compounds that are ubiquitous in all organisms, but some FAs are biosynthesized *de novo* only by specific organisms at the base of the food chain (e.g. bacteria, diatoms, macroalgae, vascular plants; Alfaro *et al.*, 2006, Koussoroplis, 2010), and are relatively poorly metabolized by the consumers, making these FAs good trophic markers. As a result, FAs may help to characterize and to trace the organic matter within food webs. Organic matter sources with high nutritional quality have an important functional role, for example compounds such as essential fatty acids (EFAs) are known to be essential to the achievement of many physiological processes (Arts *et al.*, 2001).

This multi-trophic markers approach therefore enables discrimination between the different food sources fueling a food web. Using this approach, we have tested the hypothesis that, in this region characterized by high nutrient concentrations and plankton biomass, organic matter of pelagic origin provides a significant support for the coastal ecosystems. Thus, the aims of this study are (1) to characterize the main organic matter sources at the base of a Marquesan coastal ecosystem by investigating the isotope and FA compositions in macroalgae, algal turf, detrital terrestrial plants material, phytoplankton, sediment and particulate OM, and (2) to quantify the relative contributions of these different primary producers to the particulate and sedimentary organic matter pools.

III.2. Material and Methods

III.2.1. Sampled site

This study was carried out in August 2016 (cold, dry season) and in March 2017 (warm, wet season) in the southeast part of Nuku Hiva, Marquesas Archipelago (7°50'-10°35'S, 138°25'-140°50'O), French Polynesia (Fig. III.1). This archipelago is one of the farthest from any continent, it is only sparsely populated with ~9300 inhabitants (ISPF 2014), with about a third of the population living on Nuku Hiva.

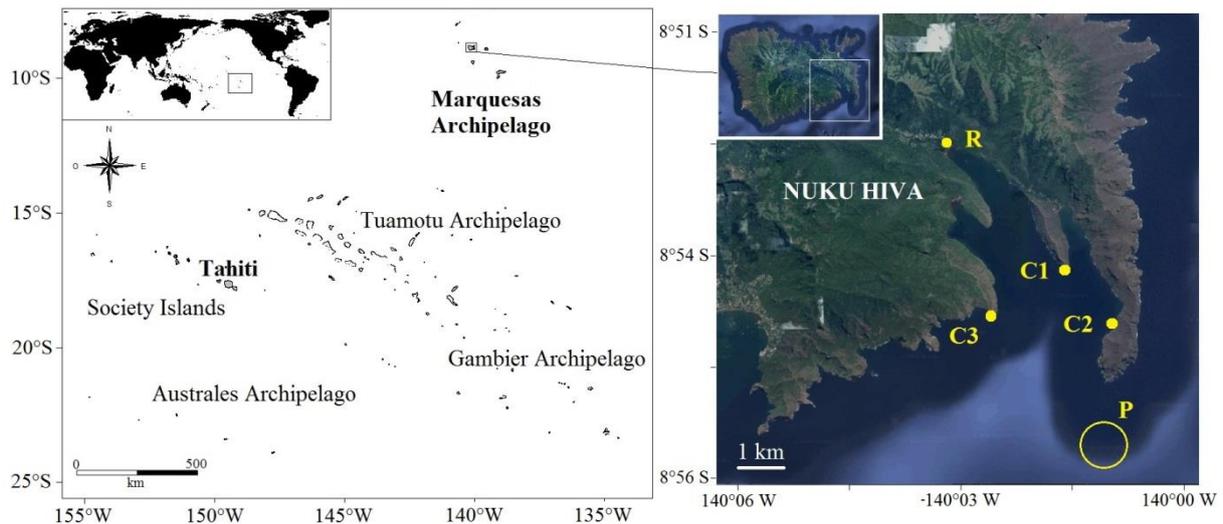


Figure III.1. Location of sampled sites at Nuku Hiva Island, Marquesas Archipelago, French Polynesia. Points indicate the sites in Comptroller Bay; R: River site, C1, C2 and C3: Coastal sites, P: 'Oceanic' site.

Rainfall, although unstable, is usually more regular and abundant from January to August (Laurent, 2016). The intensification of the trade winds in the austral winter accentuates the surface currents. This phenomenon, combined with the slight decrease in surface water temperatures, results in a seasonal increase in vertical mixing and thus nutrient enrichment of the surface water layers (Martinez & Maamaatuaiahutapu, 2004; Raapoto *et al.*, 2018). During the sampling, the mean water temperatures were 27.6 °C in August and 29.2 °C in March.

The marine seafloor is dominated by rocky habitats, characterized mainly by steep scree slopes of volcanic rock, but also by soft-bottom habitats, algae groves, coral habitats and caves. The benthic community is composed mainly of algal turf, macroalgae (mostly calcified and encrusting), scattered coral colonies and sponges. This assemblage of organisms reflects an environment with strong hydrodynamic conditions (Payri *et al.*, 2016).

Organic matter sources were sampled at five stations in shallow waters (from 0.5 to 20 m), three coastal sites (C1, C2 and C3), a river mouth site (R) and an 'oceanic' site (P) (Fig. III.1). The river has a low flow rate, from ~ 0.5 to $\sim 3.0 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ depending on rainfall, and low nutrient concentrations ($0.5\text{-}1.0 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1} \text{ NO}_3^-$ and $0.4\text{-}1.0 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1} \text{ NH}_4^+$ for instance (Fey *et al.* unpublished data)). Sampling was performed by targeting the OM sources that potentially constitute the food web basis, including the OM pools (i.e. POM and SOM). More specifically, eleven different macrophytes (algal turf and macroalgae, $n = 73$) and detrital terrestrial material (i.e. tree leaves) transported by river ($n = 16$) were collected by hand and placed in hermetic plastic bags. Algal turfs are a complex assemblage dominated by filamentous algal species and may represent a major OM source on coral reefs (Vermeij *et al.*,

2010; Letourneur *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2015). In this study, all algal turf samples were mainly composed of Rhodophyta dominated by Ceramiales, but also including Gelidiales and Rhodoymeniales. Among the macroalgae, five taxa were sampled for Rhodophyta, two for Ochrophyta and two others for Chlorophyta (see Results section). Primary producers were cleared of their epiphytes to avoid potential confusion in the results.

The POM of the subsurface water (< 1 m, $n = 49$) and sedimentary organic matter (SOM) of the bottom substrate (< 5 cm, $n = 47$) were also sampled. Surface POM isotope ratios are often used as a proxy of phytoplankton isotopic signatures. However, in an area subjected to river inputs, surface water POM may be influenced by OM of terrestrial or detrital origin, and there may be a significant difference between POM and phytoplankton stable isotope ratios (Harmelin-Vivien *et al.*, 2008). The planktonic fraction between 63-180 μm is considered the best proxy for analyzing the main phytoplankton components community (Rau *et al.*, 1990; Rolff & Elmgren, 2000). However, as mentioned previously, Marquesan waters seem rather to be dominated by pico-plankton and nano-plankton (Dolan *et al.*, 2007; Ras *et al.*, 2008). In this paper, the term ‘phytoplankton’ refers mostly to the nano- (2-20 μm), and micro-plankton (20-63 μm and 63-180 μm fractions), thus having a larger size range than in most comparable studies and taking into account the abundance of nano-plankton in Marquesan waters (Dolan *et al.*, 2007). During POM collection, micro-zooplankton (100 – 300 μm) may be captured (Wyatt *et al.*, 2013), although its contribution to the POM composition is usually relatively low (Sorokin & Sorokin, 2010). This has been taken into account in the interpretation of the results.

For river and marine POM, 1 to 4 liters of water were vacuum-filtered through a pre-combusted (500 °C, 6 h) and pre-weighted glass fiber filter (0.7 μm porosity GF/F, Whatman®). For SOM, sediment large particles (stones, shells, etc.) were removed. All samples were kept in ice chests during sampling and immediately stored at -20°C for further analyses.

III.2.2. Biochemical analyses

III.2.2.1. Stables isotopes

All samples except filters were freeze-dried and ground to fine powder with an agate mortar and pestle. Only the POM and phytoplankton deposited on filters were scraped off with a scalpel.

Inorganic carbonates (shells, spikes, etc.) have higher $\delta^{13}\text{C}$ values than organic carbon. As a result, a contamination of samples by carbonates can bias the value of the isotope composition of a food source or a consumer (Pinnegar & Polunin 1999). Therefore, samples potentially containing carbonates (i.e. POM, SOM, encrusting algae and phytoplankton) were acidified prior to measurement of $\delta^{13}\text{C}$ values. Filters were acidified using HCl fumes for 4 hours under vacuum. The other samples were acidified in glass vials by stepwise addition of 0.5 mol.l^{-1} or 2 mol.l^{-1} HCl (for algae and SOM, respectively), until cessation of bubbling. These samples were then dried at 60°C using a dry block heater, homogenized with ultrapure water, freeze-dried and ground again. Measurements of $\delta^{15}\text{N}$ values were carried out on raw samples. Approximately 1 mg of powder was weighed into a tin cup (8 x 5 mm) for vegetal/animal samples, ~15 mg for SOM and ~3 mg for POM, using a precision balance (ADAM PW124[®], d= 0.0001 g). Carbon and nitrogen isotope compositions and C:N ratios of all samples were determined using an elemental analyzer (Flash EA 2000, Thermo Scientific[®], Milan, Italy) coupled with a continuous-flow isotope ratio mass spectrometer (Delta V Plus, Thermo Scientific[®], Bremen, Germany) via a Conflo IV interface. Analyses were carried out at the LIENSs stable isotope facility of the University of La Rochelle, France. Isotope compositions are expressed in the δ notation as deviations from the standard reference materials (N_2 in air for $\delta^{15}\text{N}$ and Vienna Pee Dee Belemnite for $\delta^{13}\text{C}$, according to the formula:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \right] \times 1000$$

where X is ^{13}C or ^{15}N , R is the ratio corresponding to $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ (proportion of heavy to light isotope). Overall, it represents 239 stable isotopes' measures (96 samples of OM pools and 143 primary producers).

III.2.2.2. Fatty acids

Fatty acid analyses were conducted on a subsample of SOM, river and marine POM, terrestrial detritus, three Rhodophyta (*Ceratodictyon scoparium*, *Pterocladia caerulescens* and *Peyssonnelia* spp.), algal turf and phytoplankton. Four samples were analyzed for each OM source, except for the phytoplankton (n= 2) for which the available material was not sufficient.

Lipids were extracted following [Meziane et al. \(2007\)](#), and using 30 mg of dry material for tree leaves, algae and phytoplankton, 1 g for SOM and 5 to 20 mg for POM. An internal standard, tricosanoic acid (23:0), was added in each sample to measure the FA concentrations. Fatty acid methyl esters (FAME) were quantified by gas chromatography analysis (Varian 3800-GC), using a flame ionization detector. Identification of FAs was done by comparing retention times with those of a commercial standard (Supelco®) and confirmed using a mass spectrometer coupled to a gas chromatograph (Varian 450-GC; Varian 220-MS). Fatty acid concentrations are expressed as percentages (%) of total FA or absolute concentrations (mg.g⁻¹). Thus, 55 fatty acid measurements were carried out (32 samples of OM pools and 23 primary producers).

Organic matter characterization can be performed by studying large functional groups of fatty acids, classified by degree of unsaturation. These are the saturated fatty acids (SFAs; e.g. 14:0, 16:0 and 18:0), monounsaturated fatty acids (MUFAs; e.g. 16:1 ω 7 and 18:1 ω 9), polyunsaturated fatty acids (PUFAs; e.g. 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3) and branched fatty acids (BrFAs; e.g. iso-15:0 and anteiso-15:0). Among SFAs, the mid-chain SFAs (C₁₂-C₂₀) are mostly unspecific, but long-chain SFAs (C₂₁-C₂₈) are widely used as an indicator for terrestrial plant detritus (e.g. [Meyers, 1997](#)). Bacteria and cyanobacteria (e.g. *Synechococcus* spp.) are also known to be rich in SFAs ([Dalsgaard et al., 2003](#); [Martin-Creuzburg & von Elert, 2009](#)). C₁₆ and C₁₈ MUFA are found in algae (e.g. [Volkman et al., 1989](#)), bacteria (e.g. [Volkman et al., 1980](#)) and zooplankton (e.g. [Lee et al., 1971](#)). PUFAs with a terminal end omega-3 (ω 3) or omega-6 (ω 6) are essential fatty acids (EFAs). As a result, most consumers are unable to synthesize these FAs and need to acquire them through feeding ([Meziane & Tsuchiya, 2002](#); [Dalsgaard et al., 2003](#)). PUFAs are known to be abundant in fresh plankton material (major components of phytoplankton), but these FAs are rapidly degraded in the water column and the sediment (e.g. [Wakeham et al., 1997](#), [Budge & Parrish, 1998](#), [Bianchi & Canuel, 2011](#)). Iso- and anteiso-FAs (BrFAs) are widely considered as indicators of bacteria ([Dalsgaard et al., 2003](#), [Meziane et al., 2006](#)).

III.2.2.3. Quality indicators

The C:N ratio provides information about the quality of the organic matter. For marine OM, ratios from 5 to 7 indicates high nutritional quality (i.e. fresh material), due to the presence of a significant amount of amino acids (Danovaro *et al.*, 2001). Higher C:N ratios reflect the degradation of compounds rich in nitrogen, so ratios higher than 12 characterize refractory organic matter (Hedges *et al.*, 1986). Primary consumers with diet mainly based on food items that are generally low in nitrogen (herbivores, scavengers) can preferentially select sources with a higher nitrogen content, providing better nutritional quality (Bowen *et al.*, 1995; Barile *et al.*, 2004, Jacquin *et al.*, 2006, Schaal *et al.*, 2009).

For fatty acids, the ratio of polyunsaturated to saturated fatty acids (PUFAs/SFAs) may also be an indicator of the quality of potential food sources (Dalsgaard *et al.*, 2003; Meziane *et al.*, 2006) and provide information on the relative quantity of fresh natural OM such as phytoplankton compared to detritus (Biandolino *et al.*, 2008; Blanchet-Aurigny, 2012). A low ratio indicates poor quality of the resource (Moynihan *et al.*, 2016). The quantity of essential fatty acids such as arachidonic acid, eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid (ARA, EPA and DHA, i.e. 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3) may also serve to assess the nutritional quality of the lipid fraction.

III.2.3. Statistical analyses and models

III.2.3.1. Statistical analysis

Differences in mean $\delta^{13}\text{C}$ values, $\delta^{15}\text{N}$ values, C:N ratios and fatty acid functional groups (e.g., MUFAs, PUFAs) according to the potential OM source (e.g. POM, phytoplankton, etc.) were tested using two-way analyses of variance (ANOVA; F) after assumption of normality; data homogeneity was tested using Levene test. A Kruskal-Wallis test (KW) was performed when the variances were heterogeneous. Significant results were tested with *post-hoc* Tukey test for ANOVA or a Mann-Whitney pairwise permutation test for the Kruskal-Wallis test. A Student test (t) or Wilcoxon test (W) were used when comparison between two means was necessary. All tests were considered significant when p -value < 0.05.

A principal component analysis (PCA) was performed to explore the links between different fatty acid percentages and the samples of OM pools. This PCA was performed using the 25 individual FAs measured displaying an average proportion greater than 1 % within at

least one group of samples. The statistics and graphical representations were performed using R version 3.4.4 (R Core Team 2018).

III.2.3.2. Bayesian mixing model

The isotope composition of an organic matter pool can be considered as the result of the mixture of the isotope composition of the different sources (Phillips 2001; Phillips & Gregg 2003). The contributions of the different sources to the pools of OM (i.e. POM, SOM) were determined using the Bayesian mixing model SIAR (Parnell *et al.*, 2010) using the isotope compositions of the two elements (C and N). Models were run for 200,000 iterations, the burn-in was set up at 50,000 iterations and a one-fifteenth thinning was applied. This model provides ranges of solutions of the different proportions of sources to explain the isotope composition of a mixture, here the POM or the SOM. The trophic fractionation factor (TFF) can significantly influence the model's output (Bond & Diamond, 2011). However, in this study the TFF was set at 0 because no consumption process is involved in OM pools, only the mixture of different OM sources was taken into account (Briand *et al.*, 2015).

III.3. Results

III.3.1. Stable isotope analyses

Seasonal and spatial variations of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values

Regarding primary producers, detrital terrestrial plant material (DTP) samples have similar carbon and nitrogen isotopic values between warm and cold seasons ($\sim -29.0\text{‰}$ and $\sim 1.5\text{‰}$ respectively; Annex III.1) (W, $p = 0.320$). Algal turf $\delta^{15}\text{N}$ values were statistically similar between sites and seasons (KW, $p = 0.067$). $\delta^{13}\text{C}$ values of algal turf from site C3 in warm season were significantly higher than those of the other sites and seasons ($F < 0.01$; $p < 0.05$ in all cases; Annex III.1). A seasonal difference was observed for the macroalgae from site C2, both for $\delta^{13}\text{C}$ (KW, $p = 0.04$) and for $\delta^{15}\text{N}$ (KW, $p < 0.001$). No significant differences were observed between sites for $\delta^{13}\text{C}$ values of macroalgae ($p > 0.05$); however $\delta^{15}\text{N}$ values of macroalgae differed between sites C1 and C2 ($p < 0.01$; Annex III.1). Isotope compositions of phytoplankton samples were more variable: seasonal difference in $\delta^{15}\text{N}$ values was clearly marked for both coastal and oceanic samples (difference of $\sim 2.5\text{-}3.0\text{‰}$ between seasons; Annex III.1). During the cold/dry season, both for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, coastal sites were not

different (KW, $p > 0.05$), but these were significantly different from oceanic phytoplankton ($p < 0.001$). During the warm/wet season, phytoplankton from site C1 was isotopically different from sites C2 and C3 ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; KW, $p < 0.001$). Oceanic phytoplankton was different from coastal phytoplankton in $\delta^{15}\text{N}$ values for site C1 and different from sites C2-C3 for $\delta^{13}\text{C}$ values (KW, $p < 0.001$).

Table III.1. Isotopic compositions ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) and C/N ratios of organic matter (OM) sources (mean \pm SD). Data from cold and warm seasons are pooled. POM: particulate organic matter, SOM: sedimentary organic matter.

			Code	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N
OM Pools	POM	River	R-POM	11	-27.22 \pm 0.90	4.40 \pm 0.46	13.03 \pm 3.80
		Marine	M-POM	38	-22.46 \pm 0.75	12.12 \pm 1.13	7.06 \pm 1.34
	SOM	River	R-SOM	17	-24.27 \pm 1.21	6.23 \pm 0.81	5.15 \pm 4.88
		Coastal	C-SOM	30	-19.13 \pm 0.89	14.43 \pm 0.52	5.28 \pm 2.93
Detrital terrestrial plants			DTP	16	-29.50 \pm 1.71	1.88 \pm 2.30	15.50 \pm 33.55
PHYTOPLANKTON			Phyto	49	-20.47 \pm 0.61	15.04 \pm 1.82	5.63 \pm 1.62
MACROALGAE			Algae	41	-16.39 \pm 1.96	11.58 \pm 0.91	9.87 \pm 4.55
Primary producers	Chlorophyta			6	-13.77 \pm 2.08	11.91 \pm 0.69	11.21 \pm 2.19
		<i>Ulva</i> sp.	Ulva	2	-15.99 \pm 0.34	12.77 \pm 0.26	10.36 \pm 0.32
		<i>Cladophoropsis sundanensis</i>	Clsu	4	-12.66 \pm 1.49	11.48 \pm 0.18	11.64 \pm 2.69
	Ochrophyta			7	-15.89 \pm 1.91	11.95 \pm 0.90	10.90 \pm 5.02
		<i>Lobophora obscura</i>	Loob	4	-16.89 \pm 1.43	12.65 \pm 0.20	10.14 \pm 1.91
		<i>Lobophora</i> spp.	Losp	3	-14.57 \pm 1.83	11.03 \pm 0.37	11.92 \pm 8.20
	Rhodophyta			28	-17.08 \pm 1.41	11.42 \pm 0.93	9.32 \pm 4.82
		<i>Pterocladia caerulescens</i>	Ptca	11	-17.16 \pm 1.01	11.34 \pm 1.22	7.27 \pm 4.96
		<i>Ceratodictyon variable</i>	Ceva	4	-17.94 \pm 0.49	11.66 \pm 0.23	11.81 \pm 0.77
		<i>Ceratodictyon scoparium</i>	Cesc	8	-17.12 \pm 0.89	11.11 \pm 0.74	8.36 \pm 5.00
		<i>Peyssonnelia</i> spp.	Pesp	5	-16.16 \pm 2.72	11.89 \pm 0.78	13.34 \pm 3.29
	ALGAL TURF			Turf	32	-23.94 \pm 1.71	12.89 \pm 0.55

Even if some seasonal and spatial patterns were observed between the different primary producers, they were well separated based on their isotope compositions ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; KW, $p < 0.001$ in all cases), with relatively similar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between seasons (Fig. III.2; Annex III.1). Even if phytoplankton samples exhibited the most pronounced seasonal variability in nitrogen isotopes, it had similar carbon signatures that were significantly different from other primary producers. Thus, to facilitate the subsequent analysis, primary producer samples from the two seasons were pooled. In this case, the coastal phytoplankton did not show isotopic differences with the oceanic phytoplankton ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; KW, $p > 0.05$), these were therefore pooled under the common name 'Phytoplankton' (Phyto; Fig. III.2, Table III.1).

Pools of organic matter (POM and SOM) exhibited strong isotopic differences in carbon and nitrogen between marine sites and samples from the river mouth (R) (KW, $p < 0.01$), for both seasons (see Annex III.1). For SOM, river and coastal samples both had similar isotope compositions from one season to another (KW, $p > 0.05$; Annex III.1). Among POM, river POM displayed seasonal differences both in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (t , $p < 0.001$ and < 0.01 , respectively). Oceanic POM (from P site) had slightly different $\delta^{15}\text{N}$ values between the two seasons (KW, $p < 0.001$), but no difference was observed for $\delta^{13}\text{C}$ values ($p = 0.990$). Coastal POM samples (from sites C1, C2 and C3) had similar isotopic composition between sites and seasons (KW, $p > 0.05$); these were not different in terms of $\delta^{13}\text{C}$ values from oceanic POM (KW, $p > 0.50$) and very close for the $\delta^{15}\text{N}$ values (Annex III.1). Thus, coastal and oceanic POM samples were pooled into 'marine POM' (M-POM) in the rest of the study.

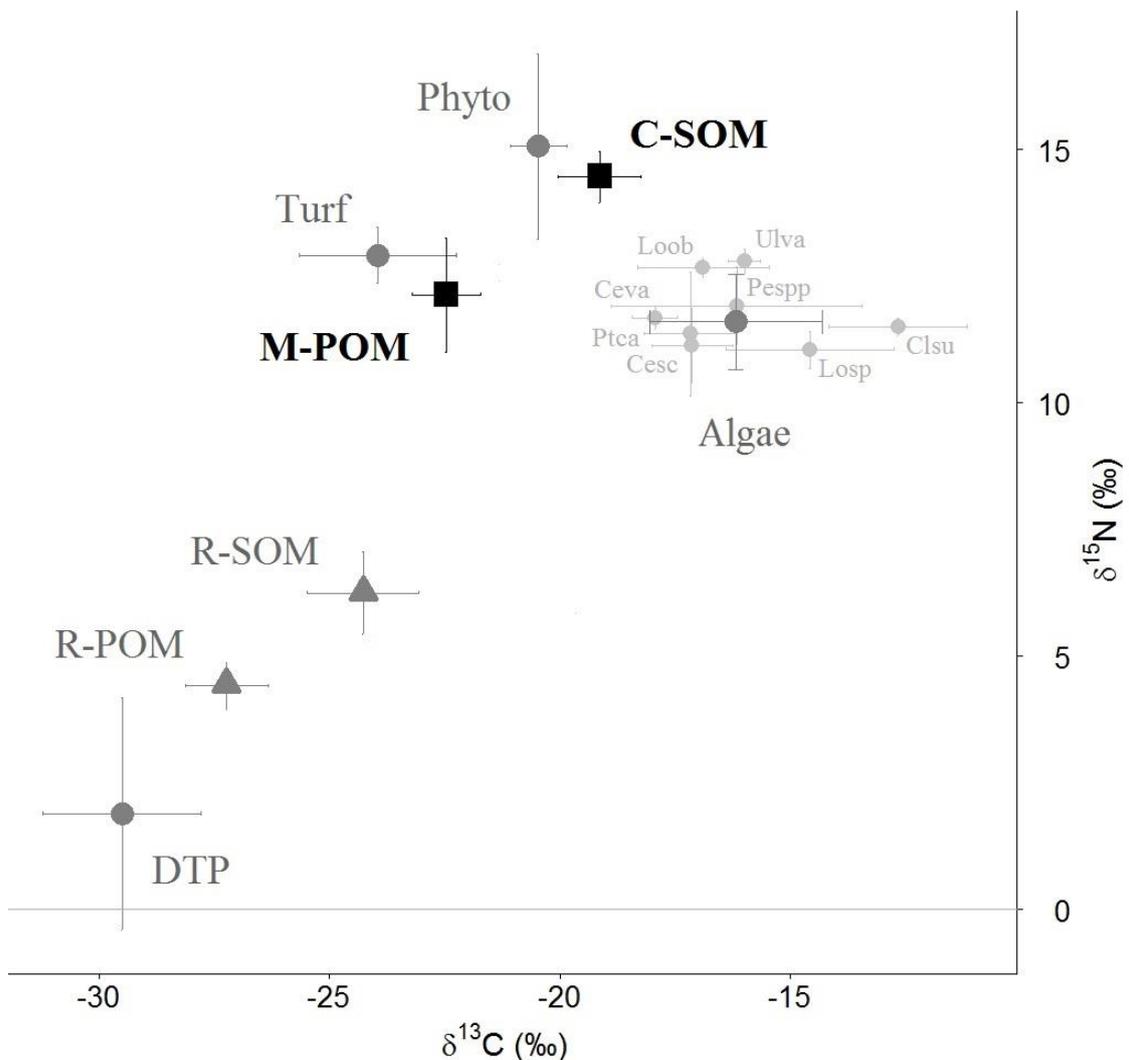


Figure III.2. $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ scatterplot of OM sources, both seasons pooled. Grey circles represent primary producers and triangles river OM pools. Black squares represent marine POM and coastal SOM. Codes are detailed in Table III.1.

Characteristics of organic matter sources based on their isotope compositions

Terrestrial sources (river POM, river SOM and DTP) were both depleted in ^{13}C and ^{15}N , on average $\delta^{13}\text{C}$ values varied from -29.50 to -24.27 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ values from 1.88 to 6.23 ‰ (Table III.1, Fig. III.2). Isotope compositions of marine OM sources (OM pools and primary producers) were more enriched in ^{13}C and ^{15}N , and ranged from -23.94 to -12.66 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ values and 10.87 to 15.04 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$ values (Table III.1). Coastal SOM presented higher $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (-19.13 ± 0.89 ‰ and 14.43 ± 0.52 ‰ respectively) than M-POM (-22.46 ± 0.75 ‰ and 12.12 ± 1.13 ‰, respectively; KW, $p < 0.001$; Table III.1). Among marine primary producers, algal turf was the most ^{13}C -depleted (-23.94 ± 1.71 ‰), and macroalgae were the most ^{13}C -enriched (-16.39 ± 1.96 ‰), especially the Chlorophyta *Cladophoropsis sudanensis* with -12.66 ± 1.49 ‰ (Table III.1, Fig. III.2). For $\delta^{15}\text{N}$ values, phytoplankton had the highest values (15.04 ± 1.82 ‰) and macroalgae the lowest (11.58 ± 0.91 ‰). By taking into account both primary producers and OM pools, some isotopic similarity can be highlighted. Thus, phytoplankton and coastal SOM had similar $\delta^{15}\text{N}$ values (KW, $p = 0.270$), as well as for macroalgae and M-POM ($\delta^{15}\text{N}$; KW, $p = 0.07$). Regarding the $\delta^{13}\text{C}$ values, all food sources had different carbon isotope compositions (KW, $p < 0.001$), except for algal turf and R-SOM ($p = 0.25$; Fig. III.2).

Among OM pools, C:N ratios were lower overall for SOM compared to POM, but only significantly different between coastal SOM and marine POM, with 5.3 ± 2.9 and 7.1 ± 1.3 , respectively (KW, $p < 0.001$; Table III.1). For primary producers, detrital terrestrial plants and algal turf exhibited the highest and most variable values, with 15.5 ± 33.6 and 18.1 ± 16.0 , respectively. Generally, macroalgae exhibited C:N values that oscillated around 10 (Table III.1) and that were similar between species (KW, $p > 0.05$). Finally, phytoplankton had the lowest mean ratio among the primary producers, with 5.6 ± 1.6 (KW, $p < 0.001$, $p < 0.001$). This C:N ratio was similar to that obtained for the coastal SOM (KW, $p = 0.056$).

III.3.2. Fatty acids

In this study, thirty-three fatty acids were detected at concentrations > 1 % of the total FA identified (57 FAs) in at least one of the OM sources considered (Table III.2). Saturated fatty acid (SFAs) contributions were dominant in all samples, ranging from 43.80 % to 65.81 % (Table III.2). The monounsaturated fatty acid (MUFAs) percentages were highly variable and relatively close from one sample to another (KW, $p = 0.180$), extremum being 14.56 ± 5.89 % and 24.44 ± 10.82 % for algal turf and coastal SOM, respectively.

Table III.2. Fatty acid (FA) composition percentages and total concentrations (% of total identified fatty acids and total concentrations in mg.g⁻¹, mean ± SD) of OM sources (primary producers and pools). Only FAs displaying an average proportion greater than 1 % within at least one group of samples are presented. DTP: detrital terrestrial plants, POM: particulate organic matter, SOM: sedimentary organic matter, SFAs: saturated FAs, MUFAs: monounsaturated FAs, PUFAs: polyunsaturated FAs, BrFAs: branched FAs.

Fatty acids (%)	Primary producers				OM pools			
	DTP	Algal turf	Macroalgae	Phytoplankton	SOM		POM	
	n=9	n=9	n=15	n=2	River n=6	Coastal n=18	River n=4	Marine n=12
Saturated								
12:0	0.47 ± 0.34	0.31 ± 0.29	0.41 ± 0.23	0.19 ± 0.04	1.13 ± 0.93	0.58 ± 0.57	1.27 ± 0.54	1.78 ± 1.05
14:0	1.82 ± 1.16	3.56 ± 1.18	5.31 ± 1.89	10.54 ± 0.81	3.69 ± 3.16	3.37 ± 0.69	6.81 ± 0.65	13.94 ± 2.57
15:0	0.41 ± 0.28	1.10 ± 0.92	0.82 ± 0.24	1.05 ± 0.17	1.24 ± 0.91	1.29 ± 0.42	1.77 ± 0.58	1.61 ± 0.41
16:0	19.51 ± 6.70	44.26 ± 10.81	52.95 ± 9.72	23.14 ± 2.70	29.95 ± 4.81	27.95 ± 6.18	28.51 ± 3.21	30.01 ± 5.05
17:0	1.00 ± 0.56	1.13 ± 0.38	0.65 ± 0.30	1.19 ± 0.08	3.33 ± 2.17	3.70 ± 2.79	4.75 ± 4.96	2.10 ± 1.26
18:0	7.50 ± 4.37	5.46 ± 1.49	4.52 ± 1.99	6.32 ± 0.03	17.59 ± 7.47	9.74 ± 6.24	12.62 ± 3.24	10.37 ± 3.09
20:0	2.43 ± 2.42	0.32 ± 0.10	0.25 ± 0.13	0.37 ± 0.006	1.07 ± 0.29	0.73 ± 0.39	0.83 ± 0.14	0.86 ± 0.28
21:0	1.41 ± 3.66	0.02 ± 0.03	0.02 ± 0.04	0.04 ± 0.06	0	0.06 ± 0.16	0.07 ± 0.14	0.10 ± 0.11
22:0	4.31 ± 4.05	0.39 ± 0.22	0.26 ± 0.11	0.41 ± 0.07	1.82 ± 1.34	1.40 ± 2.67	1.11 ± 0.27	0.85 ± 0.28
24:0	10.65 ± 20.48	0.62 ± 0.15	0.30 ± 0.26	0.25 ± 0.07	1.85 ± 0.57	1.22 ± 0.52	1.28 ± 0.17	0.86 ± 0.40
Σ SFAs	45.29 ± 8.78	63.14 ± 10.14	65.81 ± 11.42	43.80 ± 3.51	64.71 ± 14.92	50.64 ± 11.98	59.67 ± 9.07	62.26 ± 10.21
Monounsaturated								
16:1ω9	1.39 ± 1.77	1.82 ± 0.83	1.01 ± 0.65	0.18 ± 0.05	0.40 ± 0.13	1.81 ± 1.06	0.84 ± 0.43	1.17 ± 0.73
16:1ω7	1.03 ± 0.87	3.49 ± 1.80	3.45 ± 2.23	7.62 ± 0.66	2.56 ± 1.73	7.82 ± 5.39	5.55 ± 4.36	5.19 ± 2.59
16:1ω5	0.47 ± 0.64	0.35 ± 0.19	0.69 ± 0.62	0.21 ± 0.008	1.29 ± 0.85	0.85 ± 0.42	0.44 ± 0.22	0.38 ± 0.29
18:1ω9	5.46 ± 3.19	4.39 ± 2.06	5.36 ± 2.54	3.62 ± 0.52	5.16 ± 3.30	5.57 ± 3.18	4.12 ± 2.75	5.45 ± 2.79
18:1ω7	3.52 ± 3.86	2.73 ± 1.30	2.71 ± 1.30	2.61 ± 0.23	2.55 ± 1.29	5.13 ± 3.03	1.92 ± 0.61	2.43 ± 1.48
22:1ω11	2.23 ± 6.57	0.02 ± 0.03	0.03 ± 0.05	0.02 ± 0.03	0	0.03 ± 0.06	0.003 ± 0.007	0.02 ± 0.05
22:1ω9	3.97 ± 11.15	0.07 ± 0.09	0.18 ± 0.12	0.26 ± 0.05	0.54 ± 0.63	2.46 ± 7.48	0.99 ± 1.97	0.48 ± 0.76
Σ MUFAs	21.13 ± 15.03	14.59 ± 4.93	14.56 ± 5.89	15.41 ± 0.03	16.19 ± 7.86	24.44 ± 10.82	15.07 ± 9.91	17.15 ± 7.36
Polyunsaturated								
16:2ω6	1.51 ± 2.26	0.34 ± 0.28	0.25 ± 0.35	0.16 ± 0.02	0.90 ± 1.26	1.88 ± 2.44	2.50 ± 3.64	1.77 ± 2.09
16:2ω4	0.09 ± 0.11	0.35 ± 0.21	0.31 ± 0.29	0.76 ± 0.16	0.58 ± 0.91	0.73 ± 0.68	1.54 ± 1.29	1.52 ± 1.23
18:2ω6	9.24 ± 4.90	1.70 ± 1.04	1.42 ± 0.64	1.54 ± 0.26	1.37 ± 0.87	1.22 ± 0.40	1.84 ± 1.43	2.05 ± 1.07
18:3ω3	13.77 ± 12.72	0.50 ± 0.26	0.55 ± 0.48	0.52 ± 0.15	1.88 ± 1.29	1.15 ± 0.28	0.65 ± 0.36	0.72 ± 0.29
20:4ω6	0.28 ± 0.33	4.89 ± 2.59	6.35 ± 4.93	2.69 ± 0.03	0.45 ± 0.46	3.23 ± 2.11	0.65 ± 0.47	0.69 ± 0.56
20:5ω3	0.75 ± 2.00	4.42 ± 2.45	4.32 ± 3.04	13.23 ± 2.58	0.46 ± 0.80	2.33 ± 2.15	1.37 ± 0.53	1.77 ± 0.95
22:2ω9	0.12 ± 0.29	0.06 ± 0.11	0.04 ± 0.13	0.01 ± 0.01	1.72 ± 3.90	0.07 ± 0.18	0.20 ± 0.40	0
22:4ω6	0.38 ± 0.54	7.36 ± 20.90	0.20 ± 0.17	0.23 ± 0.07	0.06 ± 0.12	0.24 ± 0.18	5.14 ± 5.14	0.67 ± 1.63
22:5ω6	0.19 ± 0.30	1.96 ± 1.57	1.35 ± 0.79	1.15 ± 0.21	1.26 ± 1.30	1.30 ± 2.90	1.88 ± 1.32	2.73 ± 2.06
22:5ω3	0	0.26 ± 0.24	0.12 ± 0.19	1.17 ± 0.006	0	0.32 ± 0.51	0.03 ± 0.06	0.07 ± 0.07
22:6ω3	0.38 ± 0.56	0.69 ± 0.37	0.49 ± 0.37	15.03 ± 0.96	0	0.55 ± 0.47	0.48 ± 0.20	1.78 ± 1.25
Σ PUFAs	30.25 ± 11.49	19.21 ± 5.70	17.51 ± 6.86	39.25 ± 3.23	9.10 ± 4.74	15.51 ± 5.28	20.95 ± 2.75	15.80 ± 4.78
Branched								
15:0anteiso	0.42 ± 0.56	0.23 ± 0.09	0.17 ± 0.12	0.14 ± 0.03	1.28 ± 0.51	1.21 ± 0.65	0.89 ± 0.44	0.61 ± 0.11
15:0iso	0.97 ± 1.23	0.82 ± 0.30	0.59 ± 0.22	0.34 ± 0.06	3.18 ± 1.10	3.74 ± 1.17	1.16 ± 0.47	0.92 ± 0.60
16:0iso	0.57 ± 0.84	0.53 ± 0.28	0.28 ± 0.16	0.16 ± 0.006	3.57 ± 4.30	1.70 ± 1.03	0.62 ± 0.59	0.57 ± 0.42
17:0anteiso	0.24 ± 0.35	0.18 ± 0.07	0.45 ± 0.72	0.07 ± 0.03	1.16 ± 0.30	0.74 ± 0.46	0.26 ± 0.18	0.81 ± 2.06
17:0iso	0.51 ± 0.48	0.76 ± 0.21	0.43 ± 0.17	0.38 ± 0.02	1.66 ± 0.49	1.32 ± 0.32	0.69 ± 0.11	0.87 ± 0.19
Σ BrFAs	3.27 ± 3.51	3.05 ± 0.57	2.12 ± 1.15	1.30 ± 0.02	10.01 ± 3.27	9.41 ± 2.69	4.03 ± 1.53	4.71 ± 2.44
Σ FA (mg.g⁻¹)	2.85 ± 2.99	0.54 ± 0.24	1.30 ± 0.95	41.00 ± 14.76	0.007 ± 0.003	0.019 ± 0.020	1.12 ± 0.68	3.25 ± 3.08

Overall, branched fatty acids (BrFAs) represented the lowest contribution to the total FAs (less than 5 %), except for river and coastal SOM with 10.01 ± 3.27 % and 9.41 ± 2.69 %, respectively (Table III.2). These two values were significantly higher than for the other OM sources (KW, $p < 0.05$). Conversely, phytoplankton showed the lowest average value for this fatty acid category, with 1.30 ± 0.02 %. Nevertheless, primary producers had significantly lower BrFA percentages than OM pools (KW, $p < 0.001$; Table III.2). PUFAs had a wide

range of percentages, the highest mean contribution being for phytoplankton (39.25 ± 3.23 %) and the lowest for the river SOM (9.10 ± 4.74 %). However, no clear trend was observed between primary producers and OM pools, only detrital terrestrial plant material (DTP) displayed a significantly higher PUFA contribution than R-SOM, C-SOM and M-POM (KW, $p < 0.05$; Table III.2).

Among SFAs, the 16:0 fatty acid contributed the most to the overall percentage, ranging from 19.51 ± 6.70 % (DTP) to 52.95 ± 9.72 % (Macroalgae; Table III.2). The predominant monounsaturated fatty acid (MUFAs) was the 16:1 ω 7 in phytoplankton, coastal SOM and river POM (7.62 ± 0.66 %, 7.82 ± 5.39 % and 5.55 ± 4.46 %, respectively; Table III.2). Fatty acid 18:1 ω 9 was better represented in all other samples (from 4.60 to 5.46 %; Table III.2). For the polyunsaturated fatty acids (PUFAs), 18:3 ω 3 and 18:2 ω 6 contributed the most to the total FAs in the DTP samples (Annex III.2), but with high variability (13.77 ± 12.72 % and 9.24 ± 4.90 %, respectively; Table III.2). Regarding essential fatty acids (EFAs), arachidonic acid (ARA; 20:4 ω 6) had the highest percentages for macroalgae, algal turf and then phytoplankton (6.35 ± 4.93 %, 4.89 ± 2.59 % and 2.69 ± 0.03 %, respectively; Table III.2, Annex III.2). Among OM pools, ARA had maximum values for coastal SOM, with 3.23 ± 2.11 % (Table III.2). Eicosapentaenoic acid (EPA; 20:5 ω 3) and docosahexaenoic acid (DHA; 22:6 ω 3) were best represented in phytoplankton (Annex III.2), where they exceed 10 % of the total FAs (13.23 ± 2.58 % and 15.03 ± 0.96 %, respectively; Table III.2). Benthic algae had the highest EPA values after phytoplankton, with 4.42 ± 2.45 % for algal turf and 4.32 ± 3.04 % for macroalgae (Table III.2).

In terms of concentrations, phytoplankton samples were more concentrated in FA than the other samples, with 41.00 ± 14.76 mg.g⁻¹. Lower concentrations were measured in sediment samples, with 0.007 ± 0.003 mg.g⁻¹ and 0.019 ± 0.020 mg.g⁻¹, for river and coastal SOM, respectively (KW, $p < 0.05$ except between R-SOM and M-POM). The PCA run on the FA concentrations of the four primary producer categories (i.e. macroalgae, algal turf, phytoplankton and terrestrial detritus) well reflected these FA distributions within producers (Annex III.2.).

Regarding the nutritional quality indices, phytoplankton displayed the best PUFAs/SFAs ratio and percentage of EFAs (EPA, DHA and ARA), with 0.90 ± 0.15 and 30.95 ± 3.57 %, respectively (Table III.2). The other categories of samples did not clearly stand out compared to the others, only DTP and river SOM had PUFAs/SFAs ratios significantly different, with

0.68 ± 0.27 and 0.16 ± 0.10 , respectively (KW, $p < 0.05$). The remaining groups had ratios close to 0.30. For the EFA index, no significant difference was demonstrated (KW, $p > 0.05$), although algal turf and macroalgae tend to have higher EFA percentages, with 10.24 ± 4.65 % and 11.16 ± 6.38 %, respectively (Table III.2).

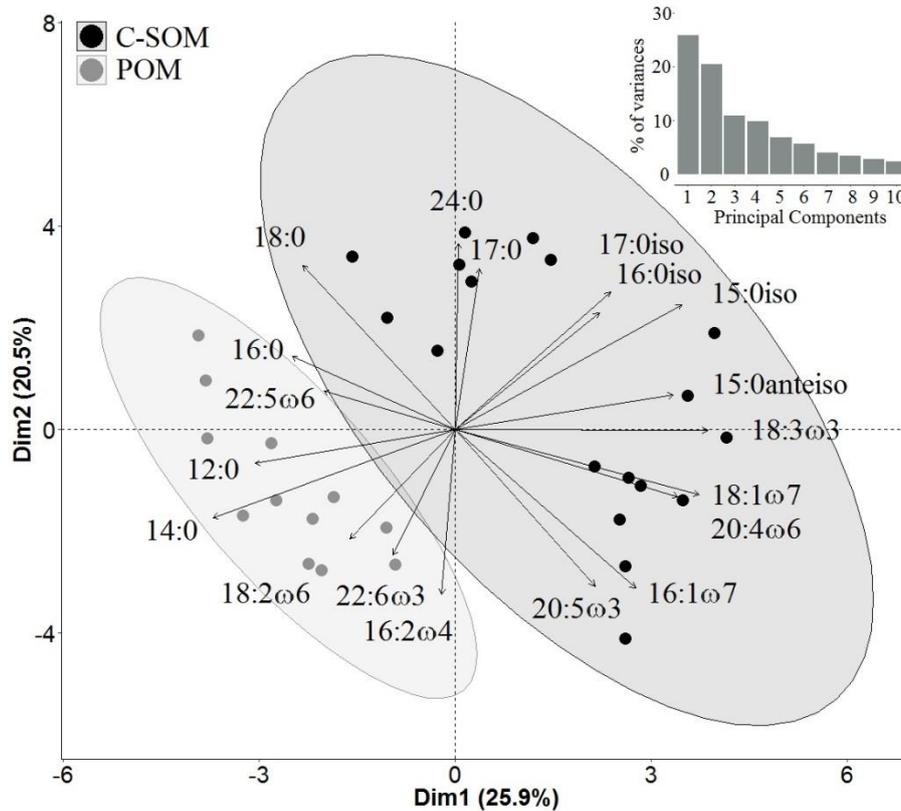


Figure III.3. Projection of variables (fatty acid trophic markers percentages) and individuals grouped by category (C-SOM and marine POM) on the first two components resulting from the principal component analysis (PCA). Only FA displaying an average proportion greater than 1 % within at least one group of samples and with $\cos^2 > 0.2$ are presented. Numbers in brackets indicate the percent of the total variance explained by each axis. Eigenvalues histogram of the different components resulting from the PCA.

The first two principal components of the PCA run on OM pools (i.e. POM and SOM) accounted for 46.4 % of the total variation in the data set (Fig. III.3). 18:3ω3, 18:1ω7, 14:0, 15:0iso, 15:0anteiso and 20:4ω6 fatty acids were the variables contributing the most to the first axis, while 24:0, 16:2ω4, 18:0, 17:0, 16:1ω7 and 20:5ω3 contributed more to the second axis (contribution of each variable > 8 %). The PCA results highlighted three main groups of individuals. Firstly, marine POM samples are linked to elevated percentages of 12:0, 14:0, 18:2ω6, 22:6ω3 and 16:2ω4 fatty acids (16:0 and 22:5ω6 in a lesser extent; Fig. III.3). Then two other groups among coastal SOM samples stand out. One group of individuals was clearly linked to 24:0, 17:0 and 18:0 fatty acids (17:0iso, 16:0iso and 15:0iso FA in a lesser extent), while the others are related to 18:3ω3, 18:1ω7, 20:4ω6, 16:1ω7 and 20:5ω3 fatty acids (Fig. III.3). The PCA highlighted the strong correlations between some variables, such as 18:1ω7 and 20:4ω6, 16:1ω7 and 20:5ω3, 24:0 and 17:0, 16:0iso and 17:0iso (Fig. III.3).

III.3.3. Mixing model

Phytoplankton (Phyto) was clearly the most important source contributing to the composition of the coastal SOM, with 62.4 % (Fig. III.4a). Macroalgae represented the second major source for the C-SOM pool, with ~ 32 %. Contributions from other potential OM sources were almost negligible, with about 4 % for algal turf and below 1 % for sources of terrestrial origin (R-POM, R-SOM and DTP). Algal turf and phytoplankton were both the main contributors to the marine POM, with ~ 38 % in both cases (Fig. III.4b). However, the violin plots bimodal distributions of algal turf and phytoplankton illustrates a ‘joint uncertainty’ regarding their relative contribution to the M-POM, which can vary from ~5-10 to ~65-70%. This means that, if the algal turf contribution is at the top of its probability range, then contribution of the phytoplankton is likely to be at the bottom of its probability range, and *vice versa*. River POM, river SOM, detrital terrestrial plants and benthic macroalgae had lower proportions, with contributions of about 7 %, 6 %, 5 % and 4.8 %, respectively.

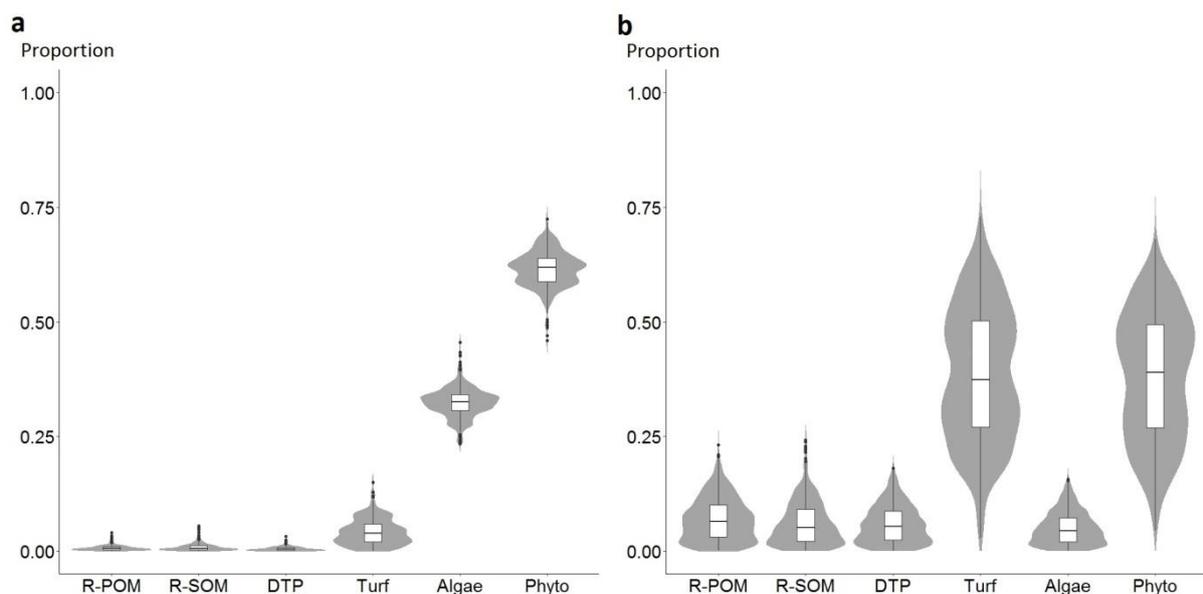


Figure III.4. Relative importance of different OM sources in the isotopic composition of (a) coastal sedimentary organic matter (C-SOM) and (b) marine particulate organic matter (M-POM). DTP: Detrital terrestrial plants material; Phyto: Phytoplankton. Violin plots represent the distribution shape of the data (density estimation) in grey; Boxplots represent median, interquartile ranges (white box), 95% confidence interval (thin line) and outliers (black dots).

III.4. Discussion

III.4.1. Isotopic signatures

The carbon isotope compositions of potential OM sources investigated in this study are consistent with the ranges commonly observed (Ostrom & Fry, 1993; Briand *et al.*, 2015), nevertheless some sources deviate from the expected positioning. While benthic primary producers are usually more enriched in ^{13}C than pelagic-primary producers (Peterson, 1999), in our study algal turf has lower $\delta^{13}\text{C}$ values than phytoplankton (-23.94 ± 1.71 ‰ and -20.47 ± 0.61 ‰, respectively). Algal turf is generally among the most ^{13}C -depleted macrophytes, but generally has higher $\delta^{13}\text{C}$ values than marine POM or phytoplankton (Letourneur *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2015, 2016). Despite a wide variability of $\delta^{13}\text{C}$ values, the main groups of primary producers are clearly distinct from each other (Fig. III.2). Nitrogen isotope compositions clearly distinguish land-based sources ($\delta^{15}\text{N}$ values of 1.88 ± 2.30 ‰ and 6.23 ± 0.81 ‰, for DTP and river SOM, respectively), from marine sources ($\delta^{15}\text{N}$ values of 11.58 ± 0.91 ‰ and 15.04 ± 1.82 ‰, for macroalgae and phytoplankton respectively), as the latter are more enriched in ^{15}N . Our study highlights that primary producers had much higher $\delta^{15}\text{N}$ values than those commonly observed in other coral ecosystems, even in the Pacific. Taking benthic primary producers as a reference, the $\delta^{15}\text{N}$ values recorded in the Marquesas Islands displayed differences of about 10 ‰ and 8 ‰ compared to New Caledonia and Moorea, respectively (Letourneur *et al.*, 2013; Briand *et al.*, 2015). These high $\delta^{15}\text{N}$ values are probably related to an enrichment in ^{15}N of the nitrogen nutrient pool (i.e. nitrites, nitrates and/or ammonium), the lighter isotope being preferentially incorporated by organisms (Savoie *et al.*, 2003). Knowing that phytoplankton is abundant throughout the year in the Marquesas Islands (Martinez *et al.*, 2016), nitrogen utilization by phytoplankton would probably lead to an increase in the $\delta^{15}\text{N}$ values in the residual nutrient pool (Savoie *et al.*, 2003). Consequently, the nitrogen isotope compositions of primary producers incorporating these remaining nutrients would also rise. This assumption could be consistent if the nitrogen stock was not large enough to support the primary producers' needs. However, the waters surrounding the Marquesas have relatively high nutrient concentrations (Claustre *et al.*, 2008; Raimbault *et al.*, 2008; Rodier & Martinez, 2012), which does not presuppose a lack of nutrients.

III.4.2. Fatty acids

The results obtained for marine OM pools (POM and SOM) are relatively similar to those found in other Pacific studies (Liénart *et al.*, 2016; David, 2017). These OM pools are characterized by a strong contribution of the SFAs (~ 62 and 50 % TFAs), and a small contribution of the MUFAs (~ 17 and 24 % TFAs) and branched fatty acids (~ 4 and 9 % TFAs). PUFAs, however, have a higher contribution than in the literature, with ~ 16 % for both POM and SOM (e.g. POM: ~ 9 % - Liénart *et al.*, 2016; SOM: ~ 7 % - David, 2017). Essential fatty acids represent ~ 4 to 6 % of TFAs comprising among PUFAs (Table III.2). PCA (see Figure III.3) separates OM pools into three groups, reflecting compositional differences between marine POM and two groups for coastal SOM. These results highlight contributions of various PUFAs such as 22:6 ω 3 (dinoflagellate), 16:2 ω 4 (diatoms or algae), 18:2 ω 6 (OM derived from macroalgae or vascular plants) and some SFAs (12:0, 14:0 and 16:0) to marine POM (Budge & Parrish, 1998; Arts *et al.*, 2001). Thus, these FA markers indicate that the marine POM would consist of a mixture of different primary producers, both benthic and pelagic and potentially of terrestrial origin as well. For coastal SOM, one group exhibits contributions mainly from MUFAs and PUFAs. In the same way as for the POM, FAs markers found for this OM are likely to come from marine and terrestrial sources. 20:5 ω 3 and 16:1 ω 7 are indeed known to be markers of diatoms (Budge & Parrish, 1998; Dalsgaard *et al.*, 2003; Liénart *et al.*, 2016), 20:4 ω 6 of Rhodophyta (Jaschinski *et al.*, 2011) and 18:3 ω 3 of OM derived from macroalgae or vascular plants (Meziane *et al.*, 2007). The FAs 18:1 ω 7 and 15:0anteiso may indicate the presence of bacteria in this group (Meziane & Tsuchiya, 2000, Dalsgaard *et al.*, 2003). But the orientation of variables representing the branched fatty acids (iso-17:0, iso-16:0 and iso-15:0) in the PCA suggests the presence of bacteria within the two coastal SOM groups (Fig. III.3). Marine heterotrophic bacteria are known to colonize settling particulate matter following plankton blooms, and can be abundant in sediments (Sargent *et al.*, 1987 in Dalsgaard *et al.*, 2003). However, the second group of coastal SOM samples had contributions of relatively more degraded organic material, as suggested by the high contributions of SFAs (24:0, 17:0 and 18:0; Wakeham *et al.*, 1997). This result could be related to a degradation of the quality of these samples with a probable non-natural bacterial development. A similar trend was observed in another study, with diatom markers 16:1 ω 7 and 20:5 ω 3 found in highest proportions in sediments rather than marine POM, and conversely for the dinoflagellates marker (22:6 ω 3; Richoux & Froneman, 2008). The analysis of our primary producers gives results in agreement with designated FA

markers in the literature, with major observations of fatty acids such as 20:4 ω 6 in benthic algae, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 in detrital terrestrial plants (DTP), 16:1 ω 7, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 in phytoplankton..

III.4.3. Nutritional quality indicators

In this study, the sources with the highest nutritional quality were sedimentary OM (river and coastal), phytoplankton and marine POM. Their C:N ratios between 5 and 7 (Table III.1) suggest the presence of a significant amount of amino acids (Danovaro *et al.*, 2001). However, regarding quality indices obtained with FA analysis, phytoplankton would be significantly more nutritious (Table III.2). The highest percentage of essential fatty acids was measured in the latter (30.95 ± 5.57 %); moreover its PUFAs/SFAs ratio indicates fresher OM than the other sources. Among OM pools, even if coastal SOM has a lower C:N ratio than marine POM, their nutritional quality cannot be differentiated based on FA quality indices. The C:N ratios higher than 12 obtained for algal turf and freshwater macrodetritus (DTP) assumes poor nutritional quality for these sources, with refractory organic matter. Benthic macroalgae OM also does not appear as a food resource of good quality, with C:N ratios around 10. Thus, comparing all sources, the OM pools had lower C:N ratios than the benthic primary producers (macroalgae and algal turf) collected, indicating that OM pools may be relatively more nutritious. Interestingly, although less important than for phytoplankton, the EFAs found in algal turf and macroalgae represent a high proportion of their PUFAs (Table III.2). Therefore, despite their relatively poor quality in terms of nitrogen supply, marine macroalgae could be interesting food sources for consumers to supplement their needs in essential fatty acids (Arts *et al.*, 2001). The marine POM and phytoplankton C:N ratios correspond to those obtained in other studies in temperate and tropical areas (~ 6.5 for POM, between 6 and 10 for phytoplankton; Savoye *et al.*, 2003; Cresson *et al.*, 2012; Briand, 2014). Surprisingly, SOM had ratios close to those of POM and phytoplankton, whereas OM deposited on sediment usually has more degraded characteristics (C:N between 10 and 15; Cresson, 2013). This could be interpreted as the reflection of a substantial contribution of phytoplankton to both SOM and marine POM.

III.4.4. OM pools composition

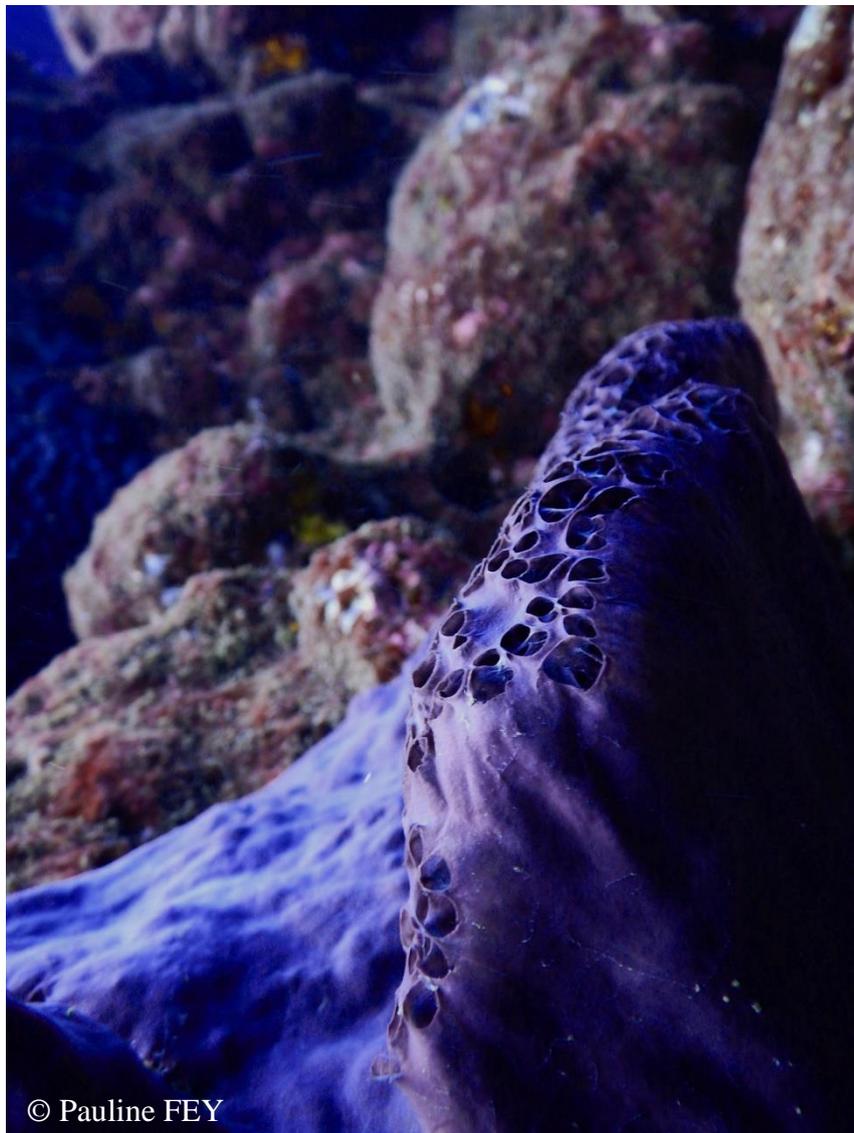
The Bayesian mixing model highlighted that coastal SOM is mostly made of phytoplankton, with a contribution of 62.4 %. Macroalgae are the second main contributor to coastal SOM (~32 %). Phytoplankton is known as a significant contributor to SOM through the sinking of dead phytoplankton (Cresson *et al.*, 2012; Letourneur *et al.*, 2013). Marine POM is also influenced by phytoplankton, but with average contributions of smaller amplitude than for coastal SOM (~37.8 %). Phytoplankton is not the major contributor in this case, and algal turf fragments also represent an important contribution to POM (~38.8 %). However, it is likely erroneous to look only at these average contributions, due to the bimodal distributions displayed on the violin plots for algal turf and phytoplankton (Fig. III.4). The contribution of algal turf and phytoplankton to the M-POM varied widely, from ~5-10 to ~65-70%. This means that, if the algal turf contribution is at the top of its probability range, then the contribution of phytoplankton is likely to be at the bottom of its probability range, and *vice versa*. In contrast to other studies (Harmelin-Vivien *et al.*, 2008, Letourneur *et al.*, 2013), our results did not indicate any clear influence of river organic matter on marine POM. The greater macroalgae relative contribution observed for SOM (compared to POM) could be explained by a coarser fragmentation, macroalgae staying less easily in suspension than algal turf fragments. A lower degradation rate would probably favour the trapping of OM derived from benthic macroalgae in sediment over a longer period. It is also plausible that other organisms or compounds, which are difficult to collect, may influence the composition of OM pools. In our case, according to the results obtained with the fatty acids analyses (see above), bacteria probably influence the OM pools' isotope compositions. Additional analyses highlighted high abundances of cyanobacteria, mostly *Synechococcus* spp., during the warm season (results not shown). These organisms are very small (0.5 to 1.8 μm), therefore it is possible that they were not captured in a representative manner in the size class $< 20 \mu\text{m}$ (taken into account in this study). Haas *et al.* (2011) estimated that reefs dominated by algal turf and macroalgae will support 2 to 3 times as much microbial abundance in the water column as coral or crustose algae dominated reefs. Hard substrates in our study area are extensively colonized by algal turf, thus high C:N ratios and atypical ^{13}C -depleted isotope compositions found for this algae assemblage could possibly be explained by the contribution of bacteria and/or cyanobacteria.

III.5. Conclusions

Our findings suggest that the most important food sources available for primary consumers in this system consist of organic matter principally derived from phytoplankton, with complements of macroalgae and algal turf. OM sources of terrestrial origin had a very minor influence. In addition, phytoplankton was characterized by the best nutritional quality, with low C:N ratio and high essential fatty acid contributions to total FAs, which are important for physiological processes. These characteristics make this OM source particularly attractive for primary consumers. This suggests that the supply of labile organic matter in the system results from a pelagic-benthic coupling. Our study also highlights an atypical Marquesan baseline, marine primary producers having significantly higher $\delta^{15}\text{N}$ values than those observed in other South Pacific areas. However, further research is needed to examine the processes leading to the enrichment in ^{15}N in baseline producers. It would be interesting to measure $\delta^{15}\text{N}$ values in nitrate pools and to follow the nutrient inputs over a long time period. A better knowledge of the bacterial processes occurring in Marquesan waters could also provide useful clarification.

Chapitre IV :

Intégration des sources de matière organique dans le réseau trophique



Spherospongia sp.

IV.1. Introduction

L'étude des relations trophiques, à l'aide des isotopes stables, se base sur le principe que les consommateurs sont enrichis en azote par rapport à leurs proies. Ainsi, les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ permettent d'évaluer le positionnement trophique des espèces et leurs interactions probables. Cependant, les valeurs en ^{15}N peuvent varier à la base du réseau trophique en raison de la variabilité isotopique dans l'absorption de l'azote par les producteurs primaires (Mill *et al.*, 2007), ou encore de la disponibilité de ces producteurs primaires pour les consommateurs (e.g. abondance de phytoplancton en période d'efflorescence). Cette variabilité des sources peut se propager à travers le réseau trophique jusqu'aux niveaux trophiques supérieurs.

Identifier la (ou les) « ligne(s) de base » appropriée(s) pour un réseau trophique est l'un des problèmes écologiques et méthodologiques les plus complexes dans l'étude des relations trophiques liés à l'utilisation des isotopes stables (Post, 2002a). Pour définir cette base, l'utilisation des isotopes stables seuls n'est habituellement pas suffisante, il est nécessaire de les utiliser conjointement avec d'autres analyses trophiques (e.g. contenus stomacaux, acides gras marqueurs trophiques). Les lignes de bases sont toutes, spatialement et temporellement, différentes des consommateurs d'intérêts. Toutefois, une « bonne » ligne de base doit pouvoir (1) intégrer les changements isotopiques à une échelle de temps proche de celle du consommateur d'intérêt (i.e. variabilité saisonnière) et (2) prendre en compte une certaine variabilité spatiale qui contribue à la signature isotopique du consommateur (i.e. être collectée à plusieurs sites ; Post, 2002a).

L'intégration des sources de matière organique dans le réseau trophique est réalisée en premier lieu par les consommateurs de ces sources (e.g. herbivores, détritivores, filtreurs). Les organismes **filtreurs** prélèvent des particules dans l'écosystème, mais bien que recevant le même mélange de matière en suspension, les filtreurs se répartissent les ressources grâce à la plasticité de leur régime alimentaire (Cresson *et al.*, 2016). Parmi ces filtreurs, les **éponges** sont relativement abondantes dans les récifs coralliens (Rix *et al.*, 2018). Les organismes **herbivores**, quant à eux, jouent un rôle majeur dans la transformation de l'énergie fixée par les producteurs primaires benthiques (Ogden et Lobel, 1978). Les poissons herbivores représentent en moyenne 15 à 25 % de la diversité spécifique et de la biomasse des écosystèmes coralliens, les familles principales étant les Scarinae, les Acanthuridae, les Siganidae et les Pomacentridae (Steneck, 1988; Horn, 1989 *in* Choat *et al.*, 2002).

Aux Marquises, les herbivores au sens large représentent environ 16 % des espèces répertoriées dans l'archipel (Kulbicki *et al.*, 2009). Les **détritivores** ont également un rôle important dans le réseau trophique. En effet, en consommant les détritiques de différentes natures (i.e. débris animaux ou végétaux), ceux-ci permettent le transfert d'une grande partie de la matière organique des sédiments aux consommateurs secondaires (Wilson *et al.*, 2003 ; Rix *et al.*, 2018). Bien que les filtreurs et les détritivores ne soient pas exclusivement consommateurs de MO dérivée de producteurs primaires, par commodité l'ensemble de ces consommateurs (i.e. herbivores, détritivores et filtreurs) seront nommés « **consommateurs primaires** » dans la suite de cette étude.

Ces consommateurs primaires subissent par la suite la prédation d'organismes carnivores et représentent ainsi un maillon intermédiaire entre les sources de matière organique et les consommateurs supérieurs dans le réseau trophique. Certains organismes souvent considérés comme peu palatables, tel que les éponges, les échinodermes et les coraux, constituent parfois une part importante du régime alimentaire de certains poissons (Hiatt et Strasburg 1960). Les éponges, par exemple, fournissent de la matière organique via la consommation de leurs tissus, l'utilisation des détritiques qui se déposent à leur surface ou encore l'exploitation des détritiques et particules excrétées (Rix *et al.*, 2018). Les huîtres ont plusieurs prédateurs tels que certains poissons, les poulpes ou encore les gastéropodes carnivores tel que les *Chicoreus* (Sims, 1993).

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer l'intégration, dans le réseau trophique, des sources de matière organique identifiées et décrites dans le chapitre III (i.e. macroalgues, turf algal, phytoplancton, MOP et MOS) afin de définir la « ligne de base » du réseau trophique côtier à Nuku Hiva, permettant par la suite une étude plus poussée de ce réseau, comprenant l'ensemble des consommateurs supérieurs (*cf.* chapitre suivant). Cette analyse permettra également de déterminer si la variabilité saisonnière observée pour le phytoplancton et les macroalgues dans une moindre mesure (*cf.* chapitre III) a une influence sur le fonctionnement du réseau trophique.

Pour répondre à ces objectifs, les résultats obtenus pour les isotopes du carbone et de l'azote, les acides gras marqueurs trophiques et le $\delta^{15}\text{N}$ sur les acides aminés ont été utilisés dans ce chapitre. Les procédures analytiques correspondantes sont décrites en détail dans le Chapitre II.

IV.2. Espèces cibles

IV.2.1. Consommateurs primaires

Les consommateurs primaires présentés dans ce chapitre ont été analysés à la fois pour les isotopes stables sur leurs tissus (i.e. muscle ou corps entier) et pour les acides gras marqueurs trophiques. Deux catégories principales de **consommateurs primaires** ont été étudiées dans ce chapitre. Il s'agit d'invertébrés et de poissons consommateurs de **matière organique benthique** (e.g. macrophytobenthos, détritus) définis ainsi comme **herbivores et/ou détritivores**, et des consommateurs de **matière d'origine pélagique** (e.g. plancton, matière organique particulaire) définis comme **filtreurs et/ou phytoplanctonophages**. Ainsi, parmi les 227 espèces et taxons (92 pour les invertébrés et 135 pour les poissons) échantillonnées au cours de cette étude, 12 espèces et taxons collectés aux deux saisons et correspondant à ces stratégies alimentaires ont été sélectionnés.

Les **filtreurs** échantillonnés comprennent l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758), l'éponge *Speciospongia* sp. et des ascidies indéterminées. La couverture du substrat en **ascidies** et en **éponges** serait directement liée à l'élimination des particules inférieures à 2 µm, ces organismes consommeraient ainsi du picoplancton en quantité significative (Ribes *et al.*, 2005). De plus, les éponges seraient capables de convertir la matière organique dissoute (MOD) issue majoritairement des producteurs primaires benthiques (e.g. macrophytes) sous forme de détritus particulaires (Rix *et al.*, 2018). *Pinctada margaritifera* est un filtreur non-sélectif se nourrissant de particules supérieures à 3 µm, composées principalement de plancton (e.g. nano-flagellés, cryptophytes ; Yukihiro *et al.*, 1999), et de la matière inorganique est parfois retrouvé dans son contenu digestif (Sims, 1993). Des échantillons de **zooplancton** ont également été collectés, apportant des informations sur la consommation du phytoplancton et de la matière organique particulaire. Trois catégories de zooplancton ont été analysées, du zooplancton de petite taille (300 – 500 µm), du zooplancton de grande taille (1000 – 2000 µm) et du zooplancton n'ayant pas subi de séparation par classe de taille (non-trié ; de 125 µm à > 2000 µm).

Les organismes **herbivores et/ ou détritivores** collectés comprennent des gastéropodes brouteurs, notamment *Mauritia maculifera martybealsi* (Linnaeus, 1758) et *Mauritia mauriatiana* (Linnaeus, 1758), ainsi que des poissons appartenant aux familles des Acanthuridae : *Acanthurus nigricans* (Linnaeus, 1758) et *Ctenochaetus marginatus* (Valenciennes, 1835), et des Scarinae : *Scarus koputea* (Randall & Choat, 1980),

endémique des îles Marquises et *Scarus rubroviolaceus* (Bleeker, 1847). Les poissons « **herbivores** » peuvent se nourrir sur une large gamme de sources alimentaires (e.g. algues macroscopiques, turf algal, plancton, détritiques organique, sédiment), grâce à des modes d'alimentation différents (broueteurs, racleurs, paiseurs, excavateurs ; Choat *et al.*, 2002 ; Sheppard *et al.*, 2018). Ainsi, parmi les espèces échantillonnées, *A. nigricans* et *C. marginatus* appartiennent aux « broueteurs », s'alimentant sur la partie supérieure de la matrice algale en laissant les parties basales intactes. Les *Ctenochaetus* possèdent un appareil dentaire avec des dents en formes de « peigne » spécialisées dans la collecte de matière détritique comprise dans le turf algal (Bellwood *et al.*, 2014). Les Scarinae du genre *Scarus* sont des « racleurs », ceux-ci enlèvent une partie du substrat avec les algues et la matière organique associée (Sheppard *et al.*, 2018). Ces poissons-perroquets sont parfois considérés comme des consommateurs plus occasionnels de macroalgues, dont les prises seraient accidentelles (Hiatt et Strasburg, 1960).

IV.2.2. Consommateurs secondaires

Des consommateurs secondaires (carnivores et/ou piscivores) interviennent également dans ce chapitre car leur positionnement trophique apporte des informations complémentaires sur l'intégration de la matière organique sur l'ensemble du réseau trophique. Ces consommateurs secondaires peuvent s'alimenter sur une grande diversité de proies, leurs signatures isotopiques reflètent ainsi des interactions trophiques et des échanges d'énergie complexes.

Les espèces prises en compte comme consommateurs secondaires dans cette étude comprennent un invertébré et sept poissons carnivores. Il s'agit du gastéropode **endémique** *Conus concho* (Puillandre *et al.*, 2015). Pour les poissons, trois espèces de la famille des Lutjanidae : *Lutjanus bohar* (Forsskal, 1775), *Lutjanus gibbus* (Forsskal, 1775), *Lutjanus kasmira* (Forsskal, 1775) ; une murène *Enchelycore pardalis* (Temminck & Schlegel, 1846), un poisson scorpion *Scorpaenopsis possi* (Randall & Eschmeyer, 2001) et deux espèces de Serranidae *Epinephelus fasciatus* (Forsskal, 1775) et *Cephalopholis argus* (Schneider, 1801).

L'étude isotopique des consommateurs secondaires s'est cantonnée à l'analyse de « mésoprédateurs », dont la plupart ont un comportement relativement grégaire et une alimentation opportuniste, basée sur la disponibilité des proies dans le système (Hempson *et al.*, 2017). Les grands prédateurs n'ont pas été pris en compte, car ceux-ci sont beaucoup plus mobiles et s'alimentent sur des zones plus vastes, y compris en milieu pélagique,

leurs signatures isotopiques peuvent donc être influencées par des proies dépendantes de sources de matière organique très différentes (Scharf *et al.*, 2000).

Les consommateurs secondaires sélectionnés ont donc été analysés pour les isotopes stables du carbone et de l'azote, mais également pour les isotopes de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de plusieurs acides aminés. Ces analyses isotopiques « spécifiques » ont pour but de valider la détermination de la ligne de base du réseau trophique réalisée à partir des analyses isotopiques « classiques ». En effet, comme décrits en détail dans le Chapitre II, certains acides aminés sont peu affectés par le statut trophique (i.e. glycine, lysine, phénylalanine, serine, thréonine; Popp *et al.*, 2007), leurs valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ sont donc représentatives de la ligne de base. Ces acides aminés sont nommés acides aminés « sources » (**AA sources**), dans cette étude il s'agit de la phénylalanine, la glycine, la lysine, la serine et la thréonine.

Selon les études, différents acides aminés sont utilisés pour estimer la valeur isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ de la ligne de base, plusieurs études définissent ainsi la phénylalanine comme meilleur proxy de la ligne de base (Chikaraishi *et al.*, 2009 ; Chikaraishi *et al.*, 2010). D'autres études utilisent des combinaisons de plusieurs acides aminés, tel que la glycine et la phénylalanine (Choy *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). Une étude utilise également la combinaison de l'ensemble des acides aminés sources analysés dans ce travail (i.e. phénylalanine, glycine, lysine, serine et thréonine ; Bradley *et al.*, 2014). D'autres travaux préconisent de ne pas utiliser la thréonine comme AA sources, car celui-ci serait plutôt représentatif du fonctionnement métabolique (Germain *et al.*, 2013 ; Vokhshoori et McCarthy, 2014). Ainsi, dans cette étude, différentes combinaisons d'acides aminés seront comparées.

IV.3. Modèles de mélanges isotopiques

Le modèle de mélange Bayésien SIAR (*Stable Isotopes Analysis in R*) a été utilisé pour estimer la contribution relative des sources de matière organique, identifiées dans le chapitre III, à l'alimentation de différents types de consommateurs primaires (filtreurs, herbivores, détritivores). Le but est d'évaluer quelle(s) source(s) contribue(nt) majoritairement au fonctionnement du réseau trophique, définissant ainsi la « **ligne de base** ». Les détails concernant l'utilisation de ce modèle de mélange sont présentés dans le Chapitre II.

IV.3.1. Facteurs d'enrichissement trophiques (FET)

Les modèles de mélange testés utilisent les signatures isotopiques mesurées pour les sources de matière organique décrites précédemment (*cf.* Chapitre III) et celles des consommateurs primaires étudiés dans ce chapitre. Ces modèles nécessitent également l'utilisation de **facteurs d'enrichissement trophique (FET)** du carbone et de l'azote. Les facteurs d'enrichissement trophique habituellement employés dans les études trophiques sont compris entre 1 et 2 ‰ pour le carbone ($\Delta^{13}\text{C}$; DeNiro et Epstein, 1978 ; Post, 2002a) et généralement entre 2.5 et 4.5 ‰ pour l'azote ($\Delta^{15}\text{N}$; DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Minagawa et Wada 1984 ; Post, 2002a). Les valeurs moyennes communément utilisées sont celles proposées par Post (2002a), avec un $\Delta^{13}\text{C}$ de 0.39 ± 1.3 ‰ et un $\Delta^{15}\text{N}$ de 3.4 ± 1.00 ‰.

Toutefois, l'utilisation généralisée de ces valeurs de FET est remise en cause par plusieurs travaux. Par exemple, plusieurs études ont mis en évidence des valeurs de fractionnements en azote plus élevées, proches des 4.5 ‰, pour des organismes herbivores (Mill *et al.*, 2007 ; Dromard *et al.*, 2013). Ces différences de fractionnement s'expliqueraient par la quantité d'azote présente dans l'alimentation, ainsi les herbivores consommeraient des aliments moins concentrés en azote, nécessitant une utilisation plus importante de l'azote interne et engendrant un fractionnement plus important de l'azote (Perga et Grey, 2010).

Ainsi, dans cette étude, différents FET ont été appliqués aux modèles de mélange pour estimer les contributions des sources de MO à la composition isotopique des filtreurs-zooplancton et des herbivores-détritivores. D'une part, les **facteurs d'enrichissement proposés par Post (2002a)** citées ci-dessus ont été utilisés, car ces facteurs sont majoritairement employés dans les études trophiques, leur utilisation permet ainsi une comparaison avec la littérature existante. D'autre part, des **facteurs de fractionnement spécifiques** à nos deux catégories de consommateurs primaires (filtreurs-zooplancton et herbivores-détritivores) ont été utilisés. Ces facteurs spécifiques sont calculés en soustrayant la signature de chaque source de MO potentielle à celle du consommateur, permettant d'obtenir un facteur moyen entre consommateur et ressources alimentaire (Peterson et Fry, 1987). Les sources potentielles sont sélectionnées en prenant en compte la position trophique des consommateurs par rapport aux sources de MO et le régime alimentaire décrit dans la littérature. Les facteurs de fractionnement obtenus par cette méthode sont ensuite confrontés aux données issues de la littérature pour évaluer leur cohérence.

Pour évaluer quels facteurs de fractionnement permettront d'obtenir les meilleurs résultats de contributions à partir des modèles de mélanges, les différents facteurs sont appliqués aux données isotopiques. Des graphiques sont générés à partir des corrections isotopiques obtenues pour ces différents facteurs, à partir de ces résultats les polygones des sources sont tracés (voir détail Chapitre II). Plus les signatures isotopiques des consommateurs sont comprises dans ces polygones de sources, plus les sorties du modèle seront fiables.

IV.3.2. Sources appliquées aux modèles

Dans ce travail, parmi les sources de matière organique étudiées dans le Chapitre III, les cinq sources susceptibles de contribuer majoritairement au fonctionnement du réseau trophique (i.e. macroalgues, turf algal, phytoplancton, MOP et MOS) ont été utilisées dans les modèles de mélange. Les modèles avec un grand nombre de sources sont régulièrement utilisés par les écologues pour résoudre les contributions individuelles des sources pour des systèmes complexes (Cresson, 2012 ; Briand *et al.*, 2016).

Toutefois, pour minimiser les incertitudes et les erreurs des modèles de mélanges, plusieurs auteurs préconisent de simplifier les modèles en utilisant un nombre de sources limité (Phillips *et al.*, 2005 ; Fry, 2013). Dans le meilleur des cas, le modèle doit prendre en compte $n+1$ sources par rapport au nombre de traceurs isotopiques employés dans l'étude. Dans ce travail, les traceurs utilisés dans les modèles de mélanges sont les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ainsi il serait préférable d'utiliser uniquement **trois sources** pour améliorer les estimations. À partir des résultats isotopiques et des stratégies alimentaires, trois sources seront sélectionnées pour les filtreurs-zooplancton d'une part, et pour les herbivores-détritivores d'autre part.

IV.3. Résultats

IV.3.1. Signatures isotopiques des consommateurs primaires

Comparaison saisonnière

Les **gastéropodes** *Mauritia mauritiana* et *M. maculifera martybealsi* ne présentent pas de différences significatives pour le $\delta^{15}\text{N}$ entre les deux saisons ($p > 0.05$; Tableau IV.1) et une légère différence pour le $\delta^{13}\text{C}$ ($-15.31 \pm 1.11 \text{ ‰}$ et $-16.43 \pm 0.64 \text{ ‰}$, pour la saison fraîche et saison chaude respectivement; $p = 0.04$). Ces deux espèces sont donc regroupées dans la suite des analyses en *Mauritia* spp. (**Maspp**). Concernant les organismes **filtreurs**,

les ascidies collectées ont des signatures isotopiques en carbone et en azote similaires entre les deux saisons ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$; $p > 0.05$; Tableau IV.1). Les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ des éponges *Sphaciospongia* sp. ne diffèrent pas entre les saisons ($p > 0.05$), contrairement aux signatures en carbone légèrement différentes (-18.11 ± 0.52 ‰ et -17.69 ± 0.30 ‰, pour la saison fraîche et saison chaude respectivement; $p < 0.01$). *Pinctada margaritifera* présente des signatures isotopiques en carbone et en azote significativement plus élevées en saison fraîche ($p < 0.05$ pour $\delta^{13}\text{C}$ et $p < 0.001$ pour $\delta^{15}\text{N}$). Les trois catégories de **zooplancton** analysées (300-500 μm , 1000-2000 μm et « non-trié ») présentent les mêmes tendances saisonnières avec des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ nettement supérieures en saison chaude ($p < 0.01$), les différences étant de **+2.3 ‰** à **+3.4 ‰** en moyenne entre les deux saisons (Tableau IV.1). Leurs signatures en carbone restent, quant à elles, similaires d'une saison à l'autre pour la classe de taille 1000-2000 μm et le zooplancton « non-trié » ($p > 0.05$) et légèrement différentes pour la classe de taille 300-500 μm (-19.55 ± 0.34 ‰ et -20.19 ± 0.54 ‰, pour la saison fraîche et saison chaude respectivement; $p < 0.01$).

Chez les **téléostéens**, *Acanthurus nigricans* présente des valeurs légèrement supérieures en $\delta^{15}\text{N}$ et inférieures en $\delta^{13}\text{C}$ en saison fraîche ($p < 0.05$; Tableau IV.1). *Ctenochaetus marginatus*, montre également des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées en saison fraîche (19.08 ± 1.02 ‰) qu'en saison chaude (17.37 ± 1.45 ‰; $p < 0.001$). Pour le carbone, les valeurs sont variables mais restent autour d'une moyenne de -14.00 ‰ aux deux saisons ($p > 0.05$; Tableau IV.1). Pour les Scarinae, la comparaison de *Scarus koputea* entre les deux saisons apporte les mêmes tendances saisonnières que les Acanthuridae pour le $\delta^{15}\text{N}$, avec des valeurs isotopiques plus élevées en période fraîche ($p < 0.01$; Tableau IV.1). Comme pour *A. nigricans*, la tendance est inverse pour le $\delta^{13}\text{C}$ avec des valeurs inférieures pour la saison fraîche ($p < 0.01$). *Scarus rubroviolaceus* n'a été capturé qu'en saison fraîche, mais ne présente pas de différences pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ avec *S. koputea* à cette saison ($p > 0.05$ dans les deux cas). Ces deux espèces sont donc regroupées en Scarinae (**Scar**) dans la suite des analyses.

Tableau IV.1. Signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, en ‰) et rapports C/N des consommateurs primaires (moyennes \pm écart-types). Saison fraîche (août) en blanc, saison chaude (mars) en gris.

		Code	n	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰	C/N
Invertébrés						
Ascidiidae	Ascidie	Asc	2	- 17.75 \pm 1.17	14.62 \pm 0.31	4.63 \pm 0.91
			15	- 18.68 \pm 0.43	15.04 \pm 1.10	3.80 \pm 0.25
Clionidae	<i>Spherospongia</i> sp	Spsp	28	- 18.11 \pm 0.52	15.80 \pm 0.63	2.45 \pm 1.78
			16	- 17.69 \pm 0.30	16.03 \pm 0.50	4.06 \pm 0.15
Pteriidae	<i>Pinctada margaritifera</i>	Pima	7	- 16.66 \pm 0.36	15.23 \pm 0.51	3.31 \pm 0.07
			17	- 17.03 \pm 0.27	14.47 \pm 0.39	3.55 \pm 0.17
Cypraeidae	<i>Mauritia mauritiana</i>	Maspp	5	- 15.31 \pm 1.11	15.81 \pm 0.20	3.38 \pm 0.13
	<i>Mauritia maculifera</i>		8	- 16.43 \pm 0.64	16.62 \pm 0.91	3.51 \pm 0.14
	<i>martybealsi</i>					
Zooplankton	300-500 μm	Zoo-300	9	- 19.55 \pm 0.34	12.62 \pm 0.94	4.21 \pm 1.36
			12	- 20.19 \pm 0.54	14.91 \pm 1.14	6.18 \pm 3.73
	1000-2000 μm	Zoo	9	- 19.53 \pm 0.56	14.10 \pm 0.52	4.25 \pm 1.48
			12	- 19.28 \pm 0.76	17.53 \pm 0.40	4.63 \pm 1.35
			3	- 19.13 \pm 0.26	13.97 \pm 0.25	16.85 \pm 4.30
			4	- 18.95 \pm 0.16	16.82 \pm 0.48	3.95 \pm 0.08
	Non-trié					
Téléostéens						
Acanthuridae	<i>Acanthurus nigricans</i>	Acni	11	- 19.63 \pm 2.70	17.03 \pm 0.83	3.35 \pm 0.20
			14	- 17.72 \pm 1.87	16.08 \pm 0.93	3.57 \pm 0.32
	<i>Ctenochaetus marginatus</i>	Ctma	25	- 14.01 \pm 1.31	19.08 \pm 1.02	3.16 \pm 0.04
			13	- 13.94 \pm 1.15	17.37 \pm 1.45	3.09 \pm 0.02
Scarinae	<i>Scarus koputea</i>	Scar	4	- 17.73 \pm 0.19	19.02 \pm 0.30	3.09 \pm 0.02
			9	- 14.96 \pm 1.16	16.41 \pm 1.19	3.07 \pm 0.02
	<i>Scarus rubroviolaceus</i>		8	- 16.55 \pm 1.21	18.81 \pm 1.13	3.12 \pm 0.02

Comparaison globale

Pour prendre en compte les tendances générales au cours d'une année, les résultats obtenus pour les deux saisons sont confondus. Pour les **invertébrés**, les valeurs isotopiques moyennes s'étendent d'environ -20 ‰ à -16 ‰ pour le carbone et de 14 ‰ à 16 ‰ pour l'azote (Figure IV.1). Le **zooplancton** de grande taille (1000-2000 μm) n'est pas différent isotopiquement (carbone et azote) du zooplancton non-trié (test de Kruskal-Wallis, ci-après KW, $p > 0.05$). Alors que le zooplancton de plus petite taille (300-500 μm) est différent des deux autres catégories de zooplancton (KW, $p < 0.05$ dans tous les cas). Le zooplancton de la classe 1000-2000 μm est donc regroupé avec le « non-trié » pour la suite des analyses et nommé « **Zoo** ». Les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ des **ascidies** et des **huîtres** sont comprises entre celles des deux catégories de zooplancton (KW, $p > 0.05$), avec des valeurs proches de 15 ‰ (Figure IV.1). Alors que les **éponges** et les **gastéropodes** (*Mauritia* spp.) ont des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ similaires uniquement au zooplancton de grande taille (1000-2000 μm et non-trié ; KW, $p > 0.05$), avoisinant 16 ‰ (Figure IV.1). Pour le $\delta^{13}\text{C}$, les invertébrés présentent des

signatures spécifiques, toutes significativement différentes les unes des autres (KW, $p < 0.01$).

Pour les **téléostéens**, les valeurs isotopiques moyennes s'étendent de -18.5 ‰ à -14.0 ‰ pour le carbone et de 16.5 ‰ à 18.5 ‰ pour l'azote (Figure IV.1). Malgré des écarts-types importants, ces organismes ont également des valeurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ toutes significativement différentes entre elles (KW, $p < 0.01$ dans tous les cas). *Ctenochaetus marginatus* et *A. nigricans* ont des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ significativement différentes (KW, $p < 0.001$), mais chacune semblable à celle des Scarinae (KW, $p > 0.05$).

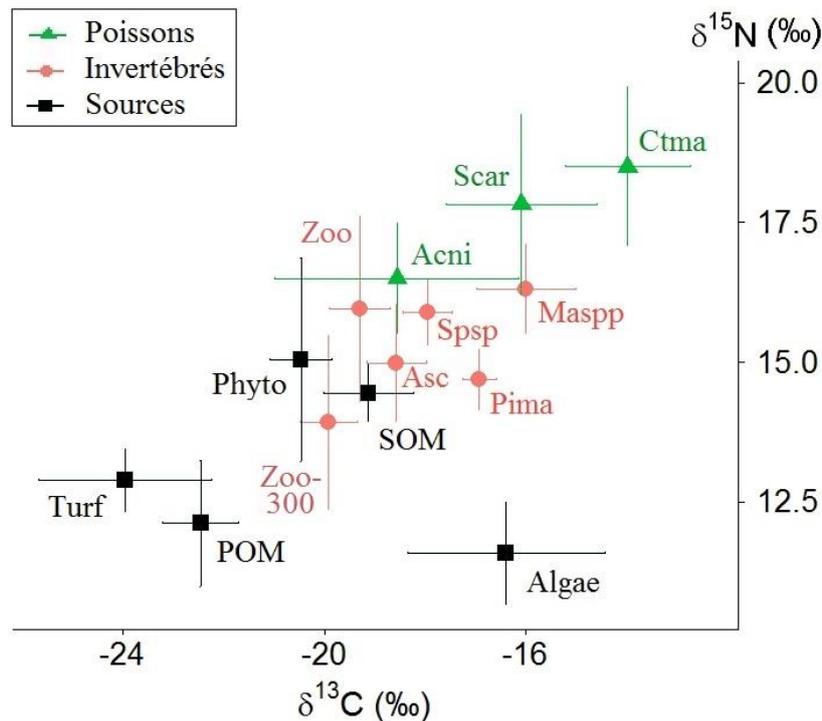


Figure IV.1. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes et écart-type en ‰) des sources de matière organique (carrés noirs ; cf. chapitre III) et des consommateurs primaires : invertébrés (cercles rouges) et poissons (triangles verts). **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytoplancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Asc** : ascidie, **Spsp** : *Speciospongia* sp., **Pima** : *Pinctada margaritifera*, **Maspp** : *Mauritia* spp., **Zoo-300** : zooplancton 300-500 μm , **Zoo** : zooplancton 1000-2000 μm et non-trié, **Acni** : *Acanthurus nigricans*, **Ctma** : *Ctenochaetus marginatus*, **Scar** : Scarinae.

En reprenant les résultats isotopiques des **sources de matière organique** et en s'intéressant aux signatures en $\delta^{13}\text{C}$ (traceur de l'origine de la matière organique), il apparaît que la majorité des consommateurs primaires ont des valeurs proches de celles du phytoplancton, de la matière organique sédimentaire et des macroalgues (Figure IV.1). Les **algues benthiques** sont isotopiquement proches, en terme de carbone, des huîtres *P. margaritifera*, des porcelaines *Mauritia* spp., d'*A. nigricans* et des Scarinae (KW, $p > 0.05$; Figure IV.1). La **matière organique sédimentaire** (SOM) présente des valeurs

isotopiques du carbone similaires à celles du zooplancton de grande taille (1000-2000 μm et non-trié), les ascidies et *A. nigricans* (KW, $p > 0.05$). La signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ du **phytoplancton** apparaît comme étant proche du zooplancton de petite taille (300-500 μm ; KW, $p > 0.05$). Le **turf algal** et la **matière organique particulaire** (POM) ont des signatures en carbone relativement éloignées de celles des consommateurs primaires (KW, $p < 0.05$). La signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ des **éponges** (*Spheciopongia* sp.) est comprise entre celles de la SOM et des macroalgues, mais reste significativement différente de ces deux sources de MO (KW, $p < 0.05$). *Ctenochaetus marginatus* est le consommateur possédant les valeurs isotopiques les plus élevées (carbone et azote). Ainsi, la source de MO présentant les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ les plus proches de *C. marginatus* sont les macroalgues ($-13.99 \pm 1.24 \text{ ‰}$ et $-16.39 \pm 1.96 \text{ ‰}$, respectivement), mais celle-ci reste significativement différente de ce consommateur (KW, $p > 0.05$; Figure IV.1).

IV.3.2. Rapports C/N

Les pourcentages en carbone et en azote mesurés chez les consommateurs primaires ne présentent pas de **tendance saisonnière** marquée. En effet, une partie des organismes présentent des rapports C/N similaires d'une saison à l'autre, c'est le cas pour les **ascidies**, les **gastéropodes** (Maspp), le zooplancton de petite et grande taille (300-500 μm et 1000-2000 μm), *A. nigricans* et les Scarinae ($p > 0.05$; Tableau IV.1). Les **éponges** et *P. margaritifera* ont des rapports C/N plus faibles en saison fraîche ($p < 0.01$ et $p < 0.001$, respectivement ; Tableau IV.1). Enfin, *C. marginatus* et le zooplancton « non-trié » présentent des valeurs en C/N supérieures en saison fraîche ($p < 0.001$ et $p < 0.05$, respectivement). Avec 16.85 ± 4.30 , le rapport C/N du zooplancton « non-trié » en saison fraîche est environ quatre fois plus élevé que celui des autres organismes (Tableau IV.1).

Dans l'**analyse globale**, les rapports C/N moyens des consommateurs primaires vont de 3.04 à 9.48, avec une moyenne de 3.83 ± 2.21 . Le **zooplancton** présente les rapports C/N les plus élevés avec 9.48 ± 7.33 pour le zooplancton non-trié, 5.34 ± 3.07 pour le zooplancton de petite taille (300-500 μm) et 4.47 ± 1.38 pour le zooplancton de grande taille (1000-2000 μm) (Annexe IV.1) Les éponges et les Scarinae présentent les rapports les plus faibles sur l'année (3.04 ± 1.61 et 3.09 ± 0.03 , respectivement), avec toutefois une très forte variabilité pour les éponges. Le rapport le plus élevé chez les poissons est retrouvé pour *A. nigricans* avec 3.47 ± 0.29 .

IV.3.3. Acides gras marqueurs trophiques

L'analyse des acides gras marqueurs trophiques apporte des éléments d'information supplémentaires sur le régime alimentaire des consommateurs et permet de valider les tendances observées avec les isotopes stables (*cf.* Chapitre II).

Dans cette étude, **trente-cinq acides gras** ont été détectés à des concentrations supérieures à 1 %, sur les cinquante-sept acides gras identifiés lors de l'analyse, pour au moins un des groupes d'organismes considérés (Annexe IV.2). Les différentes classes de tailles analysées pour le **zooplancton** ne présentent aucune différence significative pour toutes les catégories fonctionnelles d'acides gras (KW, $p > 0.9$). Ainsi, pour faciliter la comparaison avec les autres organismes, les résultats du zooplancton ont été regroupés et moyennés sous l'appellation « Zooplancton » (Tableau IV.2). De manière similaire, *S. koputea* et *S. rubroviolaceus* ne présentant aucune différence significative pour toutes les catégories d'acides gras, elles sont donc maintenues regroupées en **Scarinae**.

Groupes d'acides gras

Les contributions des différents groupes des acides gras sont très variables d'un groupe d'organismes à l'autre. Les acides gras saturés (SFAs) contribuent à 53.16 ± 4.36 % aux acides gras totaux d'*A. nigricans* (Tableau IV.2), cette contribution est significativement plus élevée que chez tous les autres consommateurs primaires (KW, $p < 0.01$). De manière similaire, la contribution moyenne en acides gras mono-insaturés (MUFAs) de *P. margaritifera* est significativement plus élevée que tous les autres consommateurs primaires avec 27.32 ± 2.02 % (KW, $p < 0.05$). Pour les acides gras poly-insaturés (PUFAs), ce sont *M. mauritiana* et les Scarinae qui présentent les contributions les plus élevées avec 52.15 ± 2.45 % et 51.20 ± 1.76 % respectivement (Tableau IV.2 ; KW, $p < 0.05$). Enfin, les contributions maximales en acides gras branchés (BrFAs) sont retrouvées chez *Spheciospongia* sp. et les ascidies avec 2.89 ± 0.81 % et 2.46 ± 0.49 , respectivement (KW, $p < 0.05$; Tableau IV.2).

Parmi les **filtreurs**, les ascidies et les éponges (*Spheciospongia* sp.) présentent des contributions similaires en ce qui concerne les SFAs, les MUFAs et les BrFAs (KW, $p > 0.05$ dans tous les cas ; Tableau IV.2). *P. margaritifera* et les éponges présentent des contributions similaires en acides gras polyinsaturés (PUFAs) avec un pourcentage moyen proche de 43 % (KW, $p > 0.05$; Tableau IV.2). Outre les filtreurs, les gastéropodes herbivores (*M. mauritiana*) ont des contributions similaires en SFAs avec *P. margaritifera* et

Spheciospongia sp. (~30 % ; KW, $p > 0.05$). Les éponges, gastéropodes et le zooplancton ont des contributions faibles en acides gras mono-insaturés, entre 15 et 18 % environ (KW, $p > 0.05$). Similairement aux résultats isotopiques du carbone, les **poissons** sont significativement différents entre eux pour toutes les catégories fonctionnelles d'acides gras (KW, $p < 0.05$; Tableau IV.2).

Tableau IV.2. Compositions et concentrations totales en acides gras (% d'acides gras totaux identifiés et concentrations en mg.g^{-1} , moyennes \pm écart-type) des consommateurs primaires. **SFAs** : acides gras saturés, **MUFAs** : AG monoinsaturés, **PUFAs** : AG polyinsaturés, **BrFAs** : AG branchés. **EPA** : acide eicosapentaénoïque (20:5 ω 3), **DHA** : acide docosahexaénoïque (22:6 ω 3), **ARA** : acide arachidonique (20:4 ω 6).

Acides gras (%)	Zooplancton n = 23	Invertébrés				Poissons		
		Herbivore <i>Mauritia mauritiana</i> n = 4	<i>Pinctada margaritifera</i> n = 12	Filtreurs Ascidiidae n = 14	<i>Spheciospongia</i> sp. n = 24	Acanthuridae		Scarinae n = 17
					<i>Acanthurus nigricans</i> n = 16	<i>Ctenochaetus marginatus</i> n = 23		
Σ SFAs	43.58 \pm 2.09	31.05 \pm 1.06	29.02 \pm 2.56	39.95 \pm 3.54	35.97 \pm 7.54	53.16 \pm 4.36	40.02 \pm 3.27	34.58 \pm 1.10
Σ MUFAs	16.44 \pm 1.51	15.09 \pm 1.61	27.32 \pm 2.02	21.99 \pm 1.19	18.04 \pm 7.30	19.67 \pm 3.90	15.98 \pm 1.60	13.88 \pm 1.06
Σ PUFAs	38.65 \pm 2.43	52.15 \pm 2.45	42.72 \pm 2.36	35.50 \pm 3.48	43.06 \pm 7.20	26.93 \pm 7.94	43.24 \pm 4.82	51.20 \pm 1.76
Σ BrFAs	1.17 \pm 0.13	1.17 \pm 0.19	0.56 \pm 0.28	2.46 \pm 0.49	2.89 \pm 0.81	0.24 \pm 0.06	0.64 \pm 0.28	0.33 \pm 0.10
EPA+DHA+ARA	29.67 \pm 2.96	16.59 \pm 1.25	24.37 \pm 1.96	26.16 \pm 2.96	29.04 \pm 7.54	17.81 \pm 6.29	28.21 \pm 6.28	39.10 \pm 1.55
PUFAs/SFAs	0.89 \pm 0.10	1.68 \pm 0.09	1.49 \pm 0.19	0.90 \pm 0.19	1.27 \pm 0.42	0.52 \pm 0.20	1.10 \pm 0.20	1.48 \pm 0.09
Σ Acides gras (mg.g^{-1})	26.13 \pm 16.42	3.73 \pm 1.85	2.68 \pm 0.74	17.29 \pm 7.54	0.31 \pm 0.10	26.03 \pm 18.82	8.93 \pm 3.55	6.80 \pm 2.14

Indicateurs de qualité nutritionnelle

Les concentrations moyennes en acides gras (Σ acides gras) chez les consommateurs primaires varient de 0.31 à 26.13 mg.g^{-1} , pour les *Spheciospongia* sp. et le zooplancton respectivement (Tableau IV.2). Le zooplancton, ainsi qu'*A. nigricans*, présentent donc les concentrations les plus élevées, mais avec toutefois une forte variabilité (26.13 \pm 16.42 mg.g^{-1} et 26.03 \pm 18.82 mg.g^{-1} , respectivement), ces organismes ont ainsi des concentrations moyennes non significativement différentes de celle des ascidies (17.29 \pm 7.54 mg.g^{-1} ; KW, $p > 0.05$). Les gastéropodes herbivores (*M. mauritiana*), *P. margaritifera*, les Scarinae et les éponges présentent les **rapports PUFAs/SFAs** les plus élevées (entre 1.27 \pm 0.42 et 1.68 \pm 0.09 ; KW, $p < 0.05$) et *A. nigricans* le rapport moyen le plus faible avec 0.52 \pm 0.20 (KW, $p < 0.01$; Tableau IV.2). Les Scarinae possèdent le plus fort pourcentage moyen en **acides gras essentiels** (EPA, ADH et ARA) avec 39.10 \pm 1.55 % (KW, $p < 0.001$), alors que les gastéropodes *M. mauritiana* et *A. nigricans* ont les pourcentages les plus faibles (16.59 \pm 1.25 % et 17.81 \pm 6.29 %, respectivement; KW, $p < 0.05$).

Acides gras dominants

Au sein de ces groupes fonctionnels, pour les **SFAs** l'acide gras **16:0** contribue majoritairement au pourcentage global pour tous les organismes avec des valeurs allant de 11.67 ± 2.40 % (éponges) à 41.28 ± 5.00 % (*A. nigricans* ; Annexe IV.2). Les acides gras mono-insaturés (**MUFAs**) dominants sont le **18:1 ω 9** pour *P. margaritifera*, les ascidies, les éponges, *A. nigricans*, *C. marginatus* et les Scarinae (voir Annexe IV.2). Le **20:1 ω 11** représente également un pourcentage important des MUFAs pour *M. mauritiana* et *P. margaritifera* (7.79 ± 0.94 % et 10.29 ± 2.08 %, respectivement). Le **16:1 ω 7** est le MUFA majoritaire pour le zooplancton, mais est également important chez les ascidies et *C. margaritifera* (8.48 ± 1.21 %, 6.75 ± 1.65 % et 6.05 ± 1.86 %, respectivement). Enfin, le **18:1 ω 7** et le **22:1 ω 9** sont importants chez les éponges avec 3.75 ± 1.40 % et 4.07 ± 3.77 %, respectivement (Annexe IV.2). Concernant les acides gras polyinsaturés (**PUFAs**), le **20:4 ω 6** (ARA) contribue d'environ 7 à 25 % des PUFAs chez tous les consommateurs primaires, à l'exception du zooplancton où il ne représente que 3 % (Annexe IV.2). Le **20:5 ω 3** (EPA) représente un pourcentage important pour le zooplancton, les ascidies, *A. nigricans*, *C. marginatus* et les Scarinae. Le **22:6 ω 3** (DHA) contribue entre 8 et 15 % aux PUFAs du zooplancton, de *P. margaritifera*, des ascidies, de *C. marginatus* et des Scarinae. Enfin, le **22:4 ω 6** et le **22:5 ω 3** représentent des pourcentages notables (> 9 %) chez les *M. mauritiana* (Annexe IV.2).

Les contributions de chaque acide gras chez les consommateurs primaires ont été combinés dans des **analyses en composantes principales (ACP)**, avec d'une part les **invertébrés** (Figure IV.2) et les **poissons** d'autre part (Figure IV.3). Les résultats concernant les éponges (*Sphaciospongia* sp.) n'ont pas été inclus dans l'analyse globale, car leur variabilité importante ne permettait pas de distinguer correctement la variabilité des autres organismes (cf. Annexe IV.3). Pour les **invertébrés**, les deux premières composantes principales représentent **64.6 %** de la variabilité totale du jeu de données (Figure IV.2). Les acides gras 16:1 ω 7, 20:5 ω 3, 14:0, 16:2 ω 4, 20:1 ω 11, 20:4 ω 6, 22:2 ω 9 sont les variables contribuant majoritairement au premier axe (contribution de chaque variable > 5 %), alors que 18:3 ω 3, 22:5 ω 3, 22:5 ω 6, 18:1 ω 9, 20:2 ω 6, 20:4 ω 6, 20:1 ω 9, 16:1 ω 5 contribuent majoritairement au deuxième axe (contribution > 6 %, Figure IV.2). L'ACP met en évidence des contributions spécifiques des acides gras 18:3 ω 3, 22:5 ω 3, 20:2 ω 6 et 22:4 ω 6 chez les gastéropodes *M. mauritiana*, mais également des contributions de 20:4 ω 6, 22:2 ω 9, 22:2 ω 6 et 20:1 ω 11 (Figure IV.2). Les acides gras 14:0, 15:0, 16:2 ω 4, 16:1 ω 7 et 20:5 ω 3 sont bien représentés

parmi le zooplancton. Les acides gras 20:1 ω 9, 20:1 ω 11, 22:5 ω 6, 18:1 ω 9, 22:2 ω 6, 22:2 ω 9 et 20:4 ω 6 contribuent de manière importante à la variabilité chez les huîtres *P. margaritifera*. Concernant les **ascidies**, la tendance est moins nette, ces organismes se composent d'acides gras présents à la fois chez les huîtres et le zooplancton.

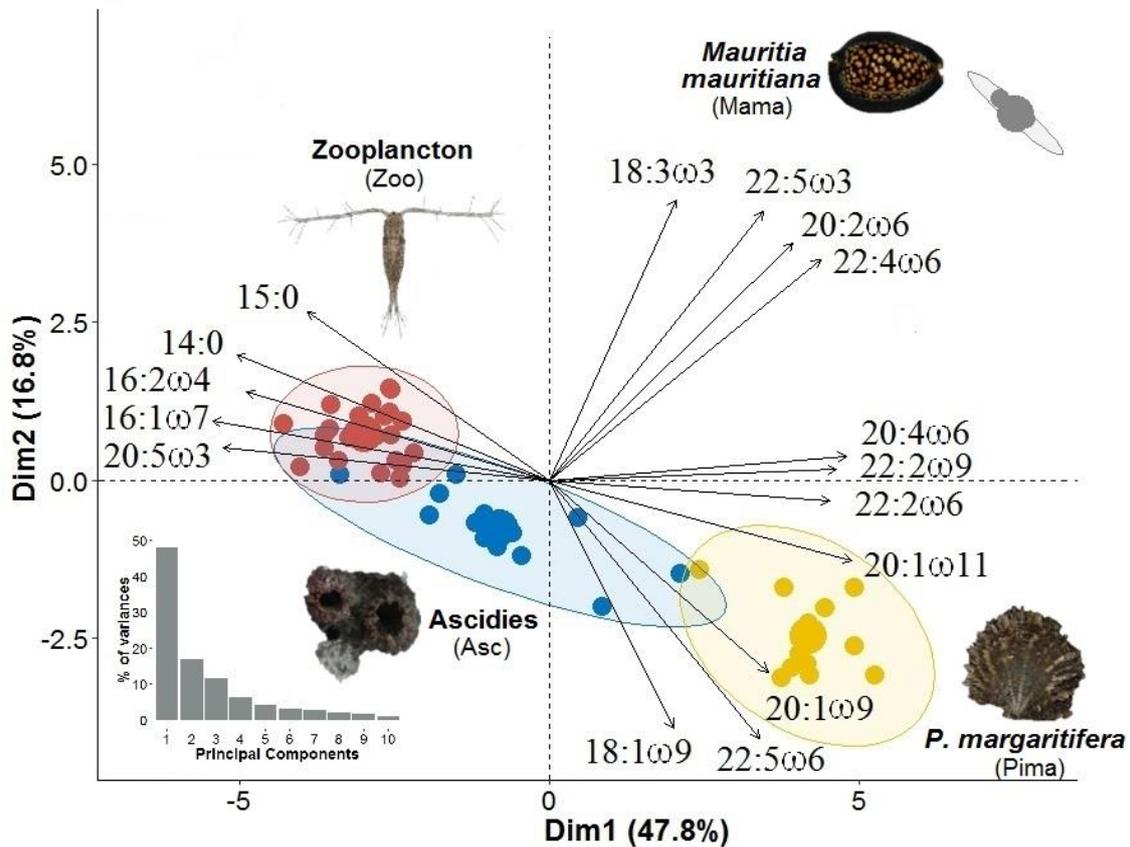


Figure IV.2. Analyse en composantes principales des **invertébrés** analysés pour les acides gras marqueurs trophiques. Projection des variables (pourcentages des acides gras) et des individus (**Asc** : ascidies, **Pima** : *P. margaritifera*, **Mama** : *Mauritia mauritiana*, et **Zoo** : zooplancton) sur les deux premières composantes. Seuls les acides gras présentant une proportion moyenne supérieure à 1 % dans au moins un type d'échantillon et avec un $\cos^2 > 0.6$ sont présentés. Les nombres entre parenthèses indiquent le pourcentage de la variance totale expliquée par chaque axe. L'histogramme des valeurs propres des différentes composantes issues de l'ACP est présenté.

Pour les **éponges** (*Sphaciospongia* sp.), l'ACP réalisée avec l'ensemble des consommateurs primaires (Annexe IV.3) met en évidence des pourcentages importants d'un grand nombre d'acides gras chez ces organismes filtreurs. Ces acides gras sont représentés par plusieurs saturés (15:0, 17:0, 20:0 et 24:0), monoinsaturés (18:1 ω 7, 22:1 ω 11 et 22:1 ω 9), un branché (17:0iso), mais surtout des polyinsaturés (20:2 ω 6, 20:4 ω 3, 20:3 ω 6, 18:3 ω 3 et 20:4 ω 3).

Pour les **poissons**, les deux premières composantes principales représentent **69.2 %** de la variabilité totale du jeu de données (Figure IV.3). Les acides gras 18:0, 20:4 ω 6, 16:0, 22:5 ω 6, 20:1 ω 9, 18:2 ω 6 et 22:6 ω 3 sont les variables contribuant majoritairement au premier

axe (contribution de chaque variable > 8 %), alors que 16:3 ω 4, 18:4 ω 3, 20:3 ω 6, 16:1 ω 7, 14:0, 18:1 ω 9 et 22:4 ω 6 contribuent majoritairement au deuxième axe (contribution > 6 %). Les résultats de l'ACP permettent de distinguer trois groupes d'individus, premièrement *A. nigricans* (Acni) présente des pourcentages plus élevés que les autres téléostéens en acides gras 20:1 ω 9, 16:0, 22:4 ω 6, 18:1 ω 9 et 20:3 ω 6 (Figure IV.3). Les acides gras 20:5 ω 3, 20:4 ω 6, 18:0, 18:2 ω 6, 22:5 ω 6 et 22:6 ω 3 dominent chez les deux espèces de **Scarinae** (Scko : *S. koputea* et Scr : *S. rubroviolaceus*) qui se confondent. *C. marginatus* (Ctma) présente une certaine disparité, avec des échantillons dont la composition en acides gras est proche de celle des Scarinae et des échantillons avec des pourcentages plus importants en 16:1 ω 7, 14:0, 18:4 ω 3 et 16:3 ω 4 (Figure IV.3).

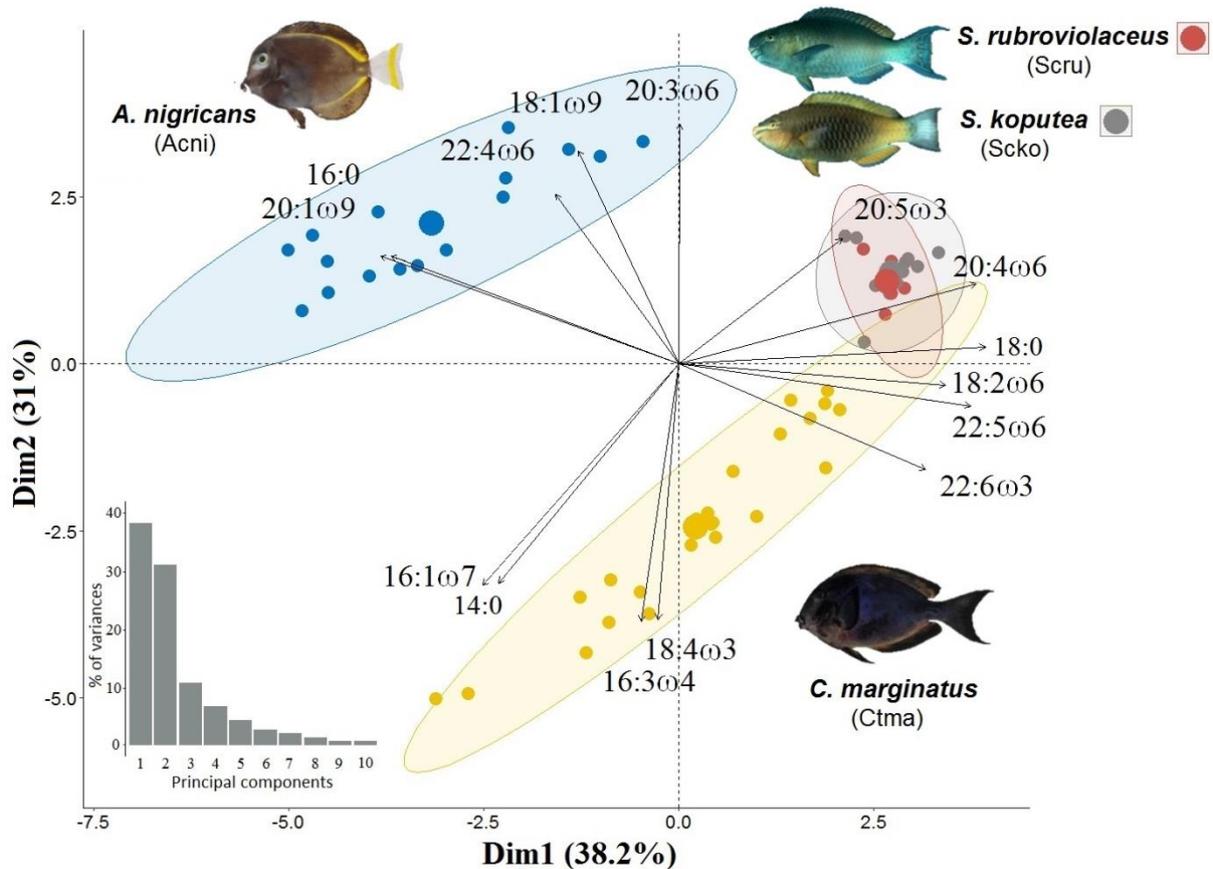


Figure IV.3. Analyse en composantes principales des poissons analysés pour les acides gras marqueurs trophiques. Projection des variables (pourcentages des acides gras) et des individus (Acni : *A. nigricans*, Ctma : *Ctenochaetus marginatus*, Scko : *Scarus koputea*, Scr : *S. rubroviolaceus*) sur les deux premières composantes. Seuls les acides gras présentant une proportion moyenne supérieure à 1 % dans au moins un type d'échantillon et avec un $\cos^2 > 0.5$ sont présentés. Les nombres entre parenthèses indiquent le pourcentage de la variance totale expliquée par chaque axe. L'histogramme des valeurs propres des différentes composantes issues de l'ACP est présenté.

IV.3.4. Modèles de mélange

Estimation des FET spécifiques

À partir des résultats isotopiques obtenus précédemment (§ IV.3.1), les gammes de fractionnement isotopiques attendues pour le transfert trophique décrites dans la littérature ont été appliquées aux sources (Annexe IV.4). L'application de ces gammes isotopiques permet d'évaluer quelles sources contribuent potentiellement à la composition isotopique des consommateurs. À partir de ces résultats et des stratégies alimentaires décrites précédemment pour chaque consommateurs primaires (*cf.* § IV.2.1), les **macroalgues** et la **MOS** sont sélectionnés comme sources potentielles pour les **herbivores-détritivores** et la **MOP**, le **phytoplancton** et les **macroalgues** sont sélectionnés pour les **filtreurs-zooplancton**. En calculant la différence entre les valeurs isotopiques des consommateurs primaires et celles de leurs sources de matière organique potentielles, les facteurs de fractionnement spécifiques obtenus pour les herbivores et/ou détritivores sont de 4.28 ± 1.05 ‰ pour $\Delta^{15}\text{N}$ et de 1.60 ± 1.87 ‰ pour $\Delta^{13}\text{C}$, pour les filtreurs et le zooplancton les FET sont de 2.17 ± 0.85 ‰ pour $\Delta^{15}\text{N}$ et de 1.24 ± 1.16 ‰ pour $\Delta^{13}\text{C}$.

Les valeurs de FET calculées pour les **herbivores-détritivores** sont relativement proches de celles obtenues dans d'autres études pour des poissons herbivores récifaux (Annexe IV.5). En effet, Dromard *et al.* (2013) utilisent des facteurs de 4.5 ± 0.1 ‰ pour l'azote et de 1.5 ± 0.2 ‰ pour des Acanthuridae et Scarinae (Annexe IV.5). Mill *et al.* (2007) emploient un $\Delta^{15}\text{N}$ moyen de 4.78 ± 1.30 ‰ pour des Acanthuridae et Pomacentridae. Pour les **invertébrés filtreurs**, le facteur de 1.24 ± 1.16 ‰ obtenu pour le carbone est très proche de ceux obtenus lors d'études concernant les bivalves ($\Delta^{13}\text{C} \sim 1.28 \pm 0.72$ ‰ ; Riera *et al.*, 2004 ; Gao *et al.*, 2006 ; Dubois *et al.*, 2007). Cependant, le $\Delta^{15}\text{N}$ obtenu est plus faible avec 2.17 ± 0.85 ‰ dans notre étude contre 3.25 ± 0.67 ‰ pour les études sur les bivalves (Annexe IV.5). Le FET de 2.17 ± 0.85 ‰ que nous avons obtenu pour ces organismes est cependant proche de celui proposé par Vanderklift et Ponsard (2003) de 2.08 ‰ pour les invertébrés terrestres et marins.

Comparaison de l'utilisation de différents FET

Les résultats des modèles de mélange réalisés avec les facteurs de fractionnement isotopiques proposés par Post (2002a) sont comparés avec les résultats obtenus à partir des TEF spécifiques calculés dans cette étude (Tableau IV.3). Les intervalles de crédibilité Bayésiens à 95 % obtenus pour ces modèles de mélange sont présentés en Annexe IV.6.

Tableau IV.3. Contributions (en %) des sources de matière organique à la composition isotopiques des consommateurs primaires. Comparaison entre les contributions obtenues avec les facteurs de fractionnement (FET) proposés par Post (2002a) (a) et les FET estimés dans cette étude pour les filtreurs-zooplancton (b) et les herbivores-détritivores (c). À chaque saison, la somme des contributions de chaque ligne représente 100 % de la contribution isotopique. Les contributions les plus élevées dans chaque cas sont indiquées en gras.

Turf : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Asc** : ascidie, **Spsp** : *Speciospongia* sp., **Pima** : *Pinctada margaritifera*, **Maspp** : *Mauritia* spp., **Zoo-300** : zooplancton 300-500 µm, **Zoo** : zooplancton 1000-2000 µm et non-trié, **Acni** : *Acanthurus nigricans*, **Ctma** : *Ctenochaetus marginatus*, **Scar** : Scarinae.

Contribution isotopique (%) des sources

Code	TEF	Saison fraîche					Saison chaude						
		Turf	Algae	SOM	POM	Phyto	Turf	Algae	SOM	POM	Phyto		
Filtreurs - Zooplancton	Zoo-300	a	16.2	18.3	19.7	26.6	19.2	20.9	17.9	10.4	40.9	9.9	
		b	19.9	18.7	16.3	29.1	16.1	24.3	10.5	14.5	33.9	16.7	
	Zoo	a	15.8	27.2	12.4	34.2	10.4	14.7	11.4	38.8	11.1	24.0	
		b	21.8	27.6	8.2	35.6	6.7	9.3	3.2	30.9	6.3	50.3	
	Asc	a	14.7	29.3	20.4	17.8	14.7	8.7	35.1	14.9	31.9	9.4	
		b	15.6	28.4	19.7	19.3	17.1	11.3	24.9	21.7	23.1	19.0	
	Spsp	a	6.3	43.1	17.5	24.8	8.2	6.9	41.8	27.0	15.3	9.0	
		b	6.4	22.4	38.0	9.8	23.5	4.3	23.1	43.7	5.5	23.5	
	Pima	a	7.2	60.8	12.3	11.9	7.7	6.0	65.8	5.0	20.1	3.2	
		b	5.7	42.2	31.4	7.5	13.3	7.1	50.8	19.8	15.5	6.8	
	Herbivores - Détritivores	Maspp	a	14.3	39.7	17.4	17.8	10.8	4.5	48.1	28.4	5.4	13.7
			c	9.0	57.0	11.7	14.0	8.3	7.0	51.6	19.3	11.2	10.9
Acni		a	19.8	13.8	24.8	17.1	24.5	10.1	43.4	18.4	15.1	13.0	
		c	25.0	21.1	14.9	25.6	13.5	13.6	48.4	6.6	26.1	5.3	
Ctma		a	2.7	6.1	38.7	2.6	49.8	7.0	31.0	29.4	7.7	25.0	
		c	2.8	8.4	54.4	2.8	31.6	4.7	55.8	20.6	5.8	13.1	
Scar		a	3.6	31.1	36.4	4.2	24.7	7.2	47.6	21.5	9.0	14.8	
		c	3.6	19.9	44.9	3.9	27.7	5.1	67.8	12.3	6.8	8.1	

a : $\Delta^{15}\text{N} = 3.40 \pm 1.00 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 0.39 \pm 1.30 \text{ ‰}$

b : $\Delta^{15}\text{N} = 2.17 \pm 0.85 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 1.24 \pm 1.16 \text{ ‰}$

c : $\Delta^{15}\text{N} = 4.28 \pm 1.05 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 1.60 \pm 1.87 \text{ ‰}$

De manière générale, les modèles de mélange réalisés avec les facteurs d'enrichissement trophiques de Post (2002a) et ceux estimés dans cette étude produisent des résultats le plus souvent similaires. En effet, les sources de matière organique présentant les plus fortes contributions pour une espèce dans un modèle sont généralement les mêmes dans le second modèle (Tableau IV.3). Par exemple, la **POM** semble contribuer majoritairement à la composition isotopique du **zooplancton** de petite taille (300-500 µm) dans les deux modèles et aux deux saisons. De la même manière pour les gastéropodes *M. mauritiana*, les **macroalgues** contribuent majoritairement à la composition isotopique dans tous les cas (Tableau IV.3). En saison chaude, les **macroalgues** représentent les plus fortes contributions pour *P. margaritifera*, *Mauritia* spp., *C. marginatus* et les **Scarinae** dans tous les cas. Toutefois, dans d'autres cas, les modèles comparés présentent des contributions nettement

différentes. C'est le cas pour le **zooplancton de grande taille (Zoo)** en saison chaude, pour lequel le modèle « a » propose une contribution majoritaire de la **SOM** avec 38.8 %, alors que le **phytoplancton** est majoritaire avec 50.3 % dans le modèle « b » (Tableau IV.3 ; Figure IV.4.AB). C'est également le cas parmi les herbivores-détritivores, où en saison fraîche le modèle « a » suggère une contribution majoritaire du **phytoplancton** à la composition isotopique de *C. marginatus* avec 49.8 %, alors que pour le modèle « b » la **SOM** contribue majoritairement avec 54.4 % (Tableau IV.3 ; Figure IV.4.AC).

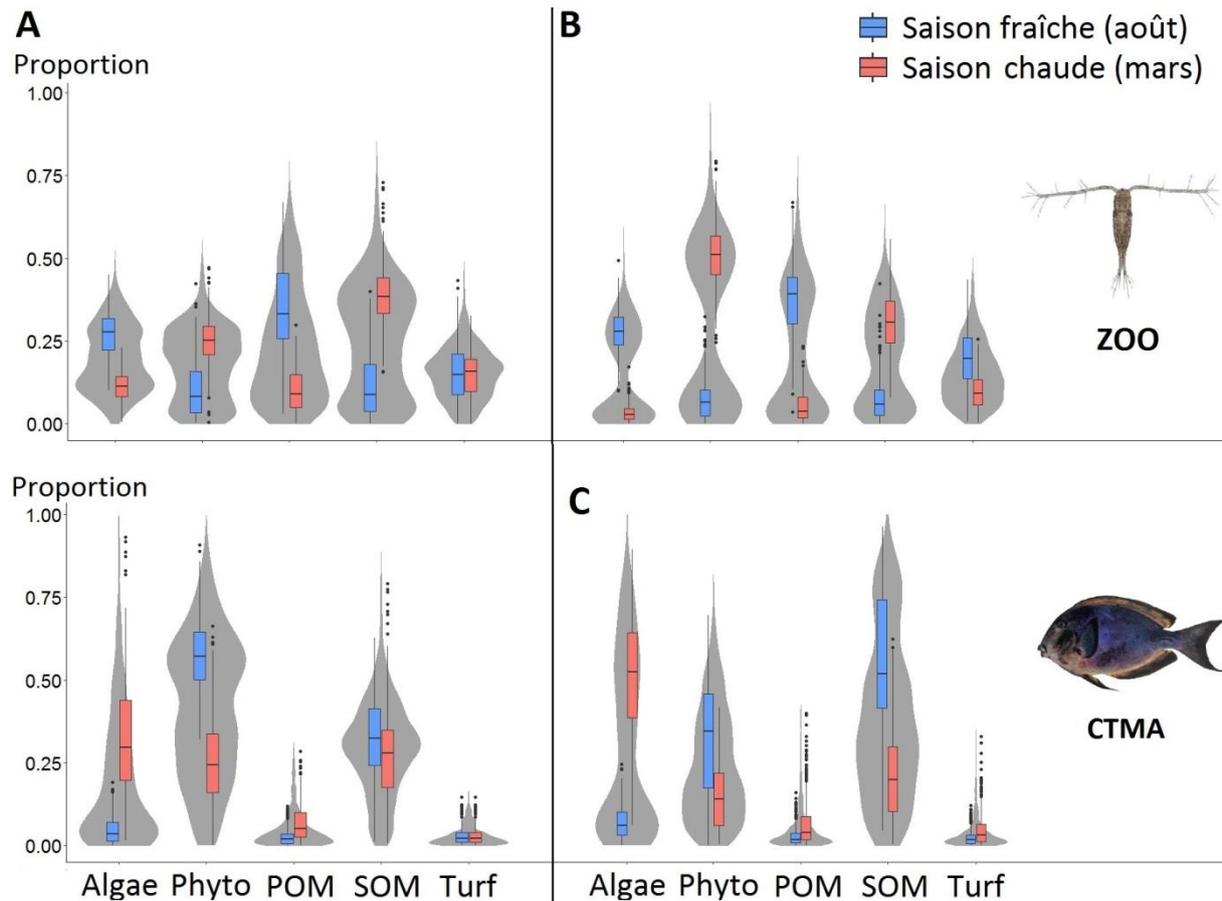


Figure IV.4. Contributions relatives des sources de MO dans la composition isotopique d'organismes selon des facteurs d'enrichissement trophique de Post (2002a) (A) 3.4 ± 1.00 ‰ ($\Delta^{15}\text{N}$) et 0.39 ± 1.30 ‰ ($\Delta^{13}\text{C}$), les FET estimés pour le **zooplancton** et les **filtreurs** (B) 2.17 ± 0.85 ‰ ($\Delta^{15}\text{N}$) et 1.24 ± 1.16 ‰ ($\Delta^{13}\text{C}$) et ceux estimés pour les **herbivores et/ou détritivores** (C) 4.28 ± 1.05 ‰ ($\Delta^{15}\text{N}$) et 1.60 ± 1.87 ‰ ($\Delta^{13}\text{C}$). **Algae**: macroalgues benthiques, **Phyto**: phytoplancton, **POM**: matière organique particulaire, **SOM**: matière organique sédimentaire. **ZOO**: zooplancton de 1000-2000 μm et **CTMA**: *Ctenochaetus marginatus*. Les « violin plots » (gris) représentent les densités de probabilités (forme des distributions) ; les boîtes à moustaches représentent la médiane (ligne horizontale), les interquartiles (boîtes), l'intervalle de confiance à 95 % (lignes verticales) et les valeurs extrêmes (points noirs) pour la saison fraîche (bleu) et la saison chaude (rouge).

Ces différences observées entre les modèles testés s'expliquent par le positionnement des consommateurs par rapport aux polygones des sources (*cf.* § IV.3.1 et Chapitre II ; Annexe IV.7 et IV.8). En effet, les individus se positionnent davantage en dehors du polygone pour les modèles utilisant les FET de Post (2002a) que pour ceux utilisant les FET estimés

dans cette étude, aussi bien pour le zooplancton et les filtreurs (Annexe IV.7), que les herbivores/détritivores (Annexe IV.8). Ces observations indiquent que la prise en compte des TEF estimés dans ce travail dans les modèles donnera de meilleurs résultats que les FET « classiques ». Bien que les modèles « b » et « c » permettent de prendre en compte plus d'individus dans les polygones, une partie des échantillons reste tout de même en dehors, notamment pour les herbivores-détritivores (Annexe IV.8). Les variations observées entre les modèles comparés peuvent également être liés à la similarité des signatures isotopiques de certaines sources, notamment la SOM avec le phytoplancton et le turf algal avec la POM (*cf.* Chapitre III). Pour pallier ces biais, d'autres modèles ont été réalisés en ne prenant en compte que les trois sources les plus susceptibles d'être consommées par les catégories de producteurs primaires. Ainsi, pour le groupe **zooplancton-filtreurs**, le **phytoplancton**, la **POM** et les **macroalgues** ont été pris en compte, alors que pour les **herbivores/détritivores**, les **macroalgues**, la **SOM** et le **turf algal** ont été sélectionnés (Figure IV.4). Les analyses précédentes permettent de considérer la SOM comme composée principalement de phytoplancton (et de macroalgues) et la POM à la fois de turf algal et de phytoplancton (*cf.* Chapitre III). Ces modèles à trois sources ont été réalisés uniquement avec les FET spécifiques estimés dans cette étude, car les observations des polygones des sources indiquent des meilleurs résultats (Annexes IV.7 et IV.8).

Contributions relatives des sources de MO au zooplancton et filtreurs

Le **zooplancton** présente des disparités dans les contributions des sources, ainsi le zooplancton de petite taille (300-500 µm) présente des contributions relativement similaires entre les saisons avec un apport majeur d'environ 60 % de la **MOP** à sa composition isotopique (pour le phytoplancton, de 20 à 30 % selon la saison ; Figure IV.5). Pour le zooplancton de plus grande taille (1000-2000 µm et non-trié), la **MOP** contribue à 60 % de la composition isotopique en saison fraîche, alors que le **phytoplancton** est le contributeur majoritaire en saison chaude avec 75.5 % estimé par le modèle (Figure IV.5). Les organismes **filtreurs** présentent des contributions différentes des sources de MO, en effet les ascidies ont des contributions similaires en MOP, phytoplancton et macroalgues aux deux saisons (Figure IV.5). Le **phytoplancton** contribue majoritairement à la signature isotopique des éponges aux deux saisons avec environ 50 %, suivi des macroalgues avec environ 35 %. Les huîtres *P. margaritifera* présentent une contribution majoritaire des **macroalgues** aux deux saisons avec environ 55 % (Figure IV.5). Le **phytoplancton** complète la composition isotopique des huîtres en saison fraîche (35.5 %) et la **MOP** en saison chaude (25 %).

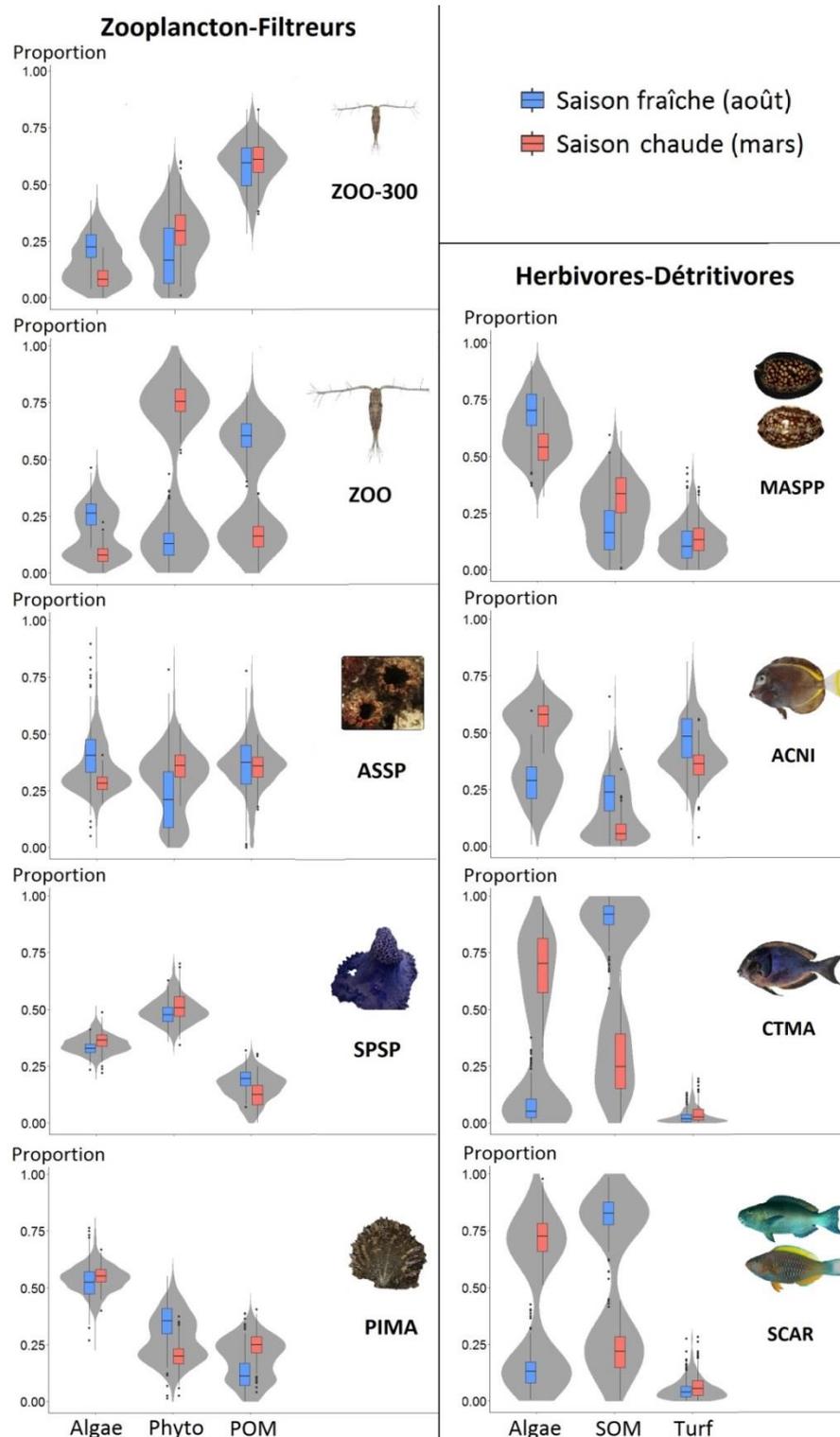


Figure IV.5. Contributions relatives de différentes sources de MO dans la composition isotopique d'organismes filtreurs et du zooplancton (gauche) et d'organismes herbivores et/ou détritivores (droite), selon des facteurs d'enrichissement trophique de $2.17 \pm 0.85 \text{ ‰}$ ($\Delta^{15}\text{N}$) et $1.24 \pm 1.16 \text{ ‰}$ ($\Delta^{13}\text{C}$) et $4.28 \pm 1.05 \text{ ‰}$ ($\Delta^{15}\text{N}$) et $1.60 \pm 1.87 \text{ ‰}$ ($\Delta^{13}\text{C}$) respectivement. **Algae**: macroalgues benthiques, **Phyto**: phytoplancton, **POM**: matière organique particulaire, **SOM**: matière organique sédimentaire. **ZOO-300**: zooplancton de 300-500 μm , **ZOO**: zooplancton de 1000-2000 μm et non-trié, **ASC**: ascidies, **SPSP**: *Spheciospongia* sp., **PIMA**: *Pinctada margaritifera*, **ACNI**: *Acanthurus nigricans*, **CTMA**: *Ctenochaetus marginatus*, **SCAR**: Scarinae (*Scarus koputea* et *S. rubroviolaceus*), **MASPP**: *Mauritia* spp.. Les « violin plots » (gris) représentent les densités de probabilités (forme des distributions); les boîtes à moustaches représentent la médiane (ligne horizontale), les interquartiles (boîtes), l'intervalle de confiance à 95 % (lignes verticales) et les valeurs extrêmes (points noirs) pour la saison fraîche (bleu) et la saison chaude (rouge).

Contributions relatives des sources de MO aux herbivores et/ou détritivores

Les **macroalgues** contribuent de manière importante à la composition isotopique de tous les organismes **herbivores**, avec toutefois des différences saisonnières très marquées, notamment chez *C. marginatus* et les Scarinae (Figure IV.5). En effet, *C. marginatus* et les Scarinae présentent des profils de contribution très semblables avec de fortes contributions des **macroalgues** en saison chaude (72 et 74 % respectivement), alors que la **SOM** est nettement majoritaire en saison fraîche (90 et 83 %, respectivement). Les signatures isotopiques des gastéropodes *Mauritia spp.* semblent fortement liées à celle des **macroalgues** avec une contribution de 71 % en saison fraîche et 54 % en saison chaude (Figure IV.5). Le **turf algal** présente généralement les plus faibles contributions à la composition isotopique des consommateurs primaires, à l'exception d'*A. nigricans*. En effet, la composition isotopique de cette espèce dépend majoritairement du **turf algal** en saison fraîche (50 %) et des **macroalgues** et du **turf** en saison chaude (58 et 35 %, respectivement, Figure IV.5).

IV.3.5. Signatures isotopiques des consommateurs secondaires

Pour aller plus loin dans la détermination de la ligne de base du réseau trophique, des analyses isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ont été réalisées sur des consommateurs secondaires (Figure IV.6). Le détail des résultats isotopiques en carbone et en azote obtenus pour ces consommateurs secondaires est disponible en Annexe IV.9.

Les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs secondaires sont très proches, variant d'environ -16.5 à -14.7 ‰ (Figure IV.6, Annexe IV.9). Ces valeurs sont comprises dans la gamme de variabilité isotopique en carbone des macroalgues (KW, $p > 0.05$) et distantes des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ des autres sources de MO (Figure IV.6). Pour l'ensemble des consommateurs secondaires, les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ vont de 18.7 à 20.4 ‰ (Figure IV.6). *Conus conco* et *Cephalopolis argus* se distinguent avec les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées (Annexe IV.9), sans présenter de différences significatives avec les autres consommateurs secondaires (KW, $p > 0.05$; Figure IV.6).

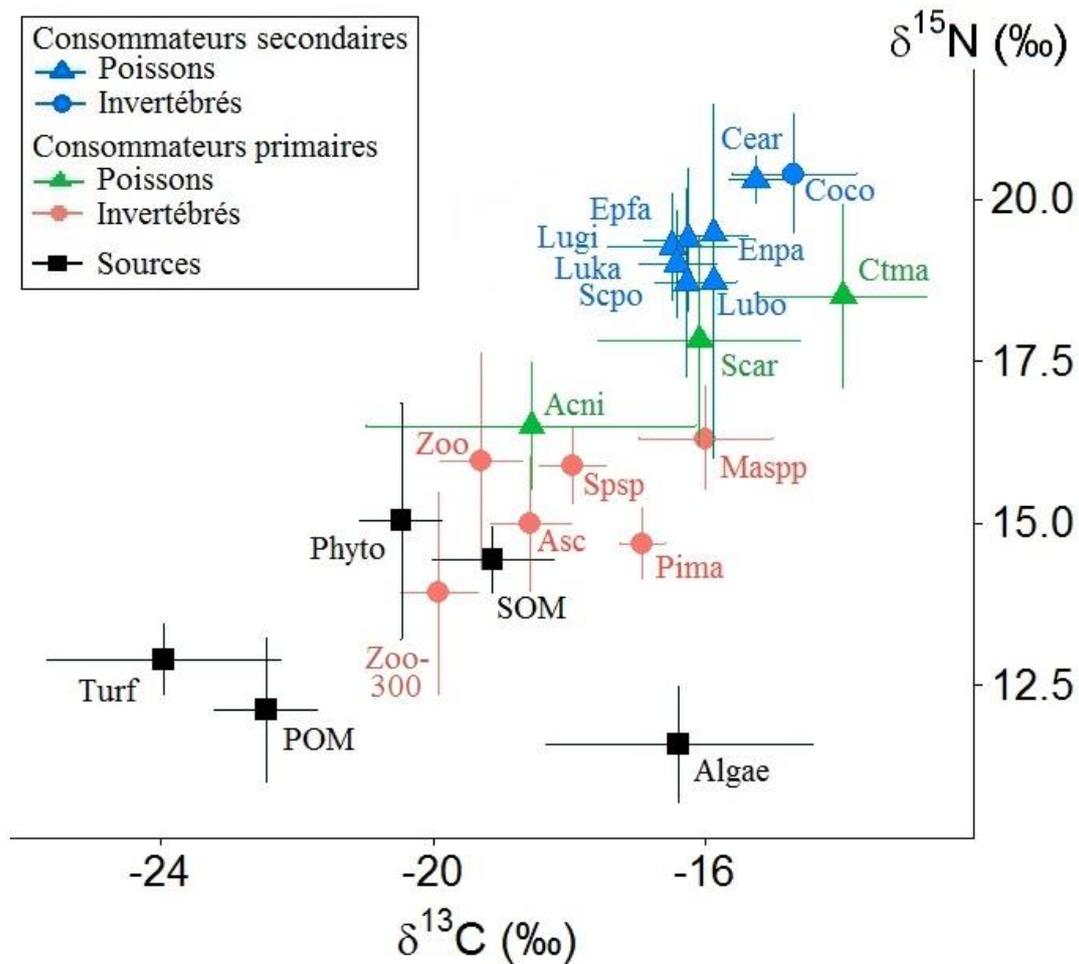


Figure IV.6. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes et écart-types en ‰) des sources de matière organique (noir), des consommateurs primaires (invertébrés (rouge) et poissons (vert)) et des consommateurs secondaires (bleu). **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Asc** : ascidie, **Spsp** : *Speciospongia* sp., **Pima** : *Pinctada margaritifera*, **Maspp** : *Mauritia* spp., **Zoo-300** : zooplancton 300-500 μm , **Zoo** : zooplancton 1000-2000 μm et non-trié, **Acni** : *Acanthurus nigricans*, **Ctma** : *Ctenochaetus marginatus*, **Scar** : Scarinae, **Coco** : *Conus conso*, **Lubo** : *Lutjanus bohar*, **Lugi** : *L. gibbus*, **Luka** : *L. kasmira*, **Enpa** : *Enchelycore pardalis*, **Scpo** : *Scorpaenopsis possi*, **Cear** : *Cephalopholis argus*, **Epfa** : *Epinephelus fasciatus*.

Identification de la ligne de base

Dans tous les échantillons, la **thréonine** (Thr) se distingue avec les plus faibles valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne -12.00 ± 4.80 ‰ ; Tableau IV.4). Les autres acides aminés (phénylalanine, glycine, lysine et serine) présentent des valeurs isotopiques en azote proches, leurs valeurs moyennes globales étant comprises entre 10.47 ± 3.67 ‰ et 13.59 ± 2.45 ‰ (Tableau IV.4).

Tableau IV.4. Signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes \pm écart-type, en ‰) des acides aminés sources des consommateurs secondaires, saisons confondues. **Phe** : phénylalanine, **Gly** : glycine, **Lys** : lysine, **Ser** : serine et **Thr** : thréonine. **AA_{Sources}** : tous les AA sources, **AA_{Sources(2)}** : AA sources sans la thréonine, **AA_{Phe-Gly}** : phénylalanine et glycine utilisés dans les calculs de niveaux trophiques (Choy *et al.*, 2015 ; cf. Chapitre II).

	Code	n	Phe	Gly	Lys	Ser	Thr	AA _{Sources}	AA _{Sources(2)}	AA _{Phe-Gly}
<i>Conus conco</i>	Coco	6	15.16 \pm 3.89	16.97 \pm 1.55	15.79 \pm 2.50	15.13 \pm 2.30	-3.26 \pm 1.03	11.96 \pm 8.10	15.76 \pm 2.63	16.07 \pm 2.98
<i>Lutjanus gibbus</i>	Lugi	6	13.04 \pm 1.68	7.87 \pm 1.57	13.37 \pm 1.64	9.47 \pm 1.53	-14.99 \pm 2.65	5.75 \pm 10.90	10.94 \pm 2.82	10.46 \pm 3.11
<i>Lutjanus kasmira</i>	Luka	6	12.28 \pm 3.34	8.81 \pm 1.90	13.50 \pm 1.06	10.51 \pm 1.28	-10.03 \pm 1.95	7.02 \pm 9.02	11.28 \pm 2.67	10.54 \pm 3.16
<i>Lutjanus bohar</i>	Lubo	4	11.99 \pm 5.15	7.08 \pm 4.18	12.68 \pm 4.30	9.65 \pm 4.22	-15.65 \pm 5.27	5.15 \pm 11.62	10.35 \pm 4.61	9.54 \pm 5.07
<i>Enchelycore pardalis</i>	Enpa	4	11.89 \pm 1.94	13.22 \pm 0.65	12.25 \pm 2.53	11.37 \pm 2.02	-13.09 \pm 3.09	7.07 \pm 10.55	12.11 \pm 1.91	12.42 \pm 1.71
<i>Scorpaenopsis possi</i>	Scpo	6	12.23 \pm 3.00	10.53 \pm 1.76	14.02 \pm 2.66	10.46 \pm 2.53	-11.62 \pm 4.62	7.13 \pm 10.03	11.81 \pm 2.79	11.38 \pm 2.51
<i>Cephalopholis argus</i>	Cear	6	13.59 \pm 1.87	8.15 \pm 1.21	13.25 \pm 2.20	10.51 \pm 1.74	-15.50 \pm 2.37	6.96 \pm 11.26	11.37 \pm 2.81	10.87 \pm 3.21
<i>Epinephelus fasciatus</i>	Epfa	6	11.89 \pm 1.94	10.93 \pm 2.17	13.09 \pm 2.46	10.24 \pm 0.97	-13.47 \pm 0.71	6.54 \pm 10.35	11.54 \pm 2.13	11.41 \pm 2.02
Global		44	12.81 \pm 2.95	10.47 \pm 3.62	13.59 \pm 2.45	10.95 \pm 2.62	-12.00 \pm 4.80	7.16 \pm 10.24	11.96 \pm 3.19	11.64 \pm 3.49

En prenant en compte l'ensemble des acides aminés sources analysés, la valeur moyenne globale (toutes espèces confondues) obtenue présente une variabilité importante ($7.16 \pm 10.24 \text{ ‰}$; Tableau IV.4). Sans prendre en compte les résultats de la thréonine, la valeur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ des AA sources est de $11.96 \pm 3.19 \text{ ‰}$. Ce résultat n'est pas significativement différent de la moyenne obtenue pour la phénylalanine et la glycine ($\text{AA}_{\text{Phe-Gly}}$) de $11.64 \pm 3.49 \text{ ‰}$ (W, $p > 0.05$). En comparant les résultats entre les espèces, pour $\text{AA}_{\text{Sources(2)}}$ et $\text{AA}_{\text{Phe-Gly}}$, *C. concho* présente des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus élevées que celles obtenues pour les poissons (KW, $ph < 0.05$; Tableau IV.4).

Les consommateurs secondaires présentent des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ du « *bulk* » plus élevées en saison fraîche, variant de 19.96 ‰ à 21.95 ‰ , alors qu'elles varient de 16.12 ‰ à 20.08 ‰ en saison chaude (Annexe IV.9). En comparant les résultats entre les saisons, l'ensemble des acides aminés, à l'exception de la thréonine, présentent des tendances saisonnières avec des valeurs moyennes légèrement plus élevées en saison fraîche (Figure IV.7). Ainsi, ces résultats suivent la même tendance que les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ obtenues pour le « *bulk* » des consommateurs secondaires (Figure IV.6). Toutefois, ces tendances saisonnières, observées pour les acides aminés et le « *bulk* » des consommateurs secondaires, sont l'inverse des variabilités saisonnières relevées pour certaines sources de matière organique (Annexe IV.10). En effet, le phytoplancton et les macroalgues présentent des signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures en saison chaude ($16.51 \pm 0.70 \text{ ‰}$ et $11.86 \pm 0.72 \text{ ‰}$, respectivement), qu'en saison fraîche ($13.08 \pm 0.54 \text{ ‰}$ et $10.21 \pm 0.18 \text{ ‰}$, respectivement ; Annexe IV.10).

Les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ obtenues pour les différentes combinaisons d'acides aminés sources sont comprises entre $7.85 \pm 3.21 \text{ ‰}$ saison fraîche et $6.48 \pm 9.96 \text{ ‰}$ en saison chaude pour l'ensemble des acides aminés « sources » analysés dans cette étude ($\text{AA}_{\text{sources}}$; Annexe IV.11). Pour la combinaison d'acides aminés ne prenant pas en compte la thréonine ($\text{AA}_{\text{sources(2)}}$) les valeurs sont de $12.77 \pm 3.21 \text{ ‰}$ en saison fraîche et $11.14 \pm 2.97 \text{ ‰}$ en saison chaude (Annexe IV.11). Pour la phénylalanine et la glycine ($\text{AA}_{\text{Phe-Gly}}$), la valeur moyenne en saison fraîche est de $12.81 \pm 3.48 \text{ ‰}$ et $10.47 \pm 3.11 \text{ ‰}$ en saison chaude (Annexe IV.11).

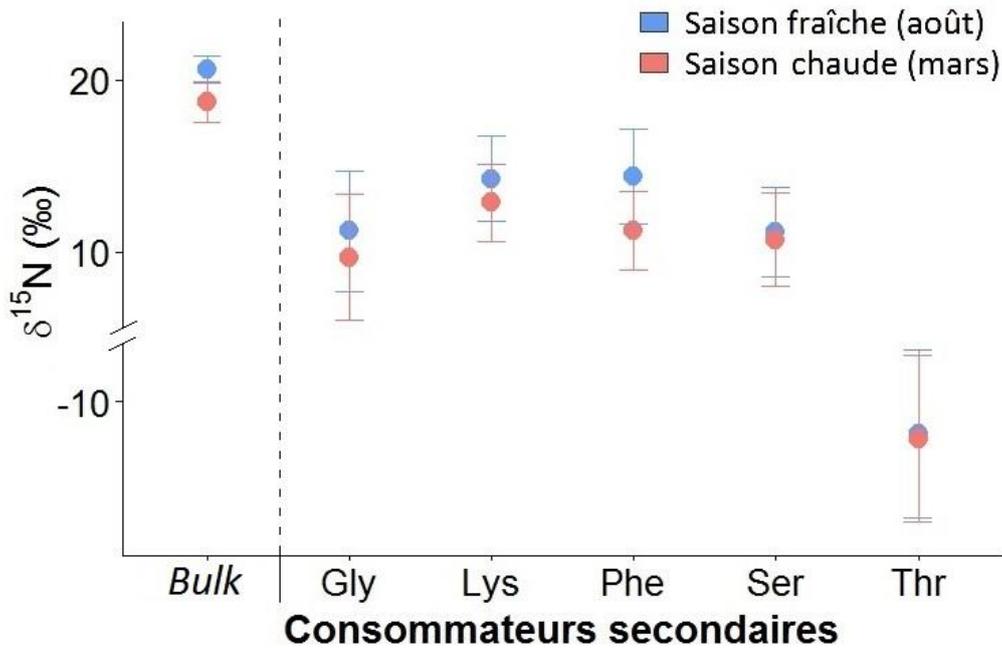


Figure IV.7. Valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écart-type) global (« *bulk* ») et des acides aminés sources des consommateurs secondaires, toutes espèces confondues. **Gly** : glycine, **Lys** : lysine, **Phe** : phénylalanine, **Ser** : serine, **Thr** : thréonine. Saison fraîche (bleu), saison chaude (rouge).

En considérant uniquement sur les résultats obtenus pour la **phénylalanine** (Phe), acide aminé considéré comme bon *proxy* des AA-sources, des variabilités sont observées entre les espèces. En effet, la phénylalanine indique que les consommateurs secondaires dépendraient d'une ligne de base isotopique sensiblement plus enrichie en ^{15}N en saison fraîche, à l'exception des murènes *Enchelycore pardalis* (Figure IV.8). La valeur moyenne en Phe- $\delta^{15}\text{N}$ étant de 14.38 ± 2.73 ‰ en saison fraîche et 11.24 ± 2.28 ‰ en saison chaude. Toutefois, seuls les Lutjanidae *Lutjanus bohar* et *L. kasmira* présentent des valeurs en Phe- $\delta^{15}\text{N}$ significativement différentes entre les saisons (Figure IV.8). La signature moyenne en Phe- $\delta^{15}\text{N}$ de *L. bohar* en saison chaude (7.54 ± 0.60 ‰) est nettement plus faible que celle des autres espèces (Tableau IV.4, Figure IV.8). Le gastéropode *Conus concho* présente, aux deux saisons, les valeurs moyennes les plus élevées avec 16.69 ± 4.73 ‰ en saison fraîche et 13.64 ± 2.93 ‰ en saison chaude, sans que cette espèce soit significativement distincte des autres (Tableau IV.4, Figure IV.8).

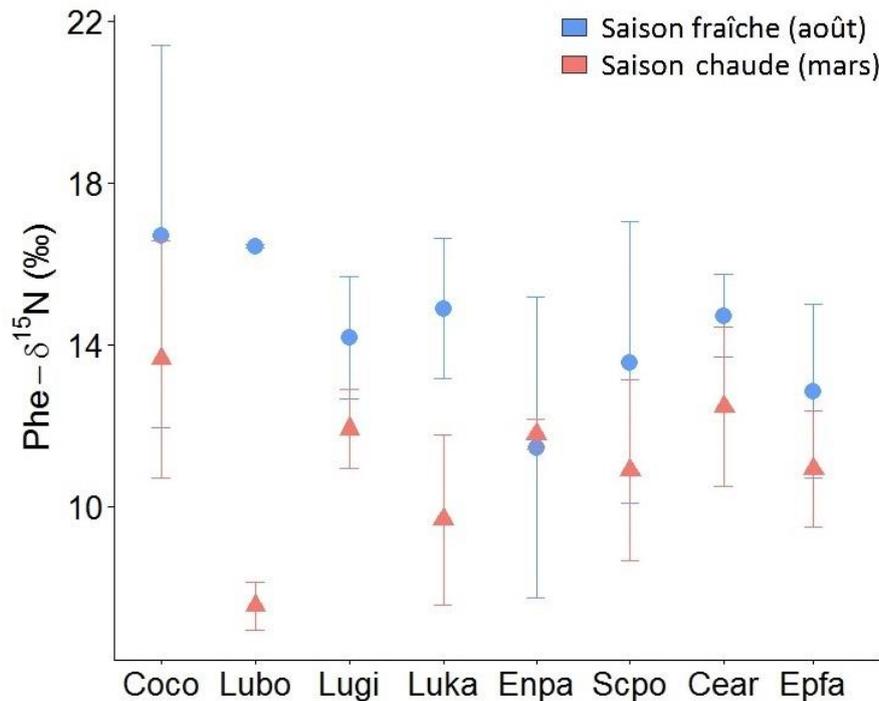


Figure IV.8. Valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écart-type) de l'acide aminé phénylalanine (Phe) des consommateurs secondaires. **Coco** : *Conus conso*, **Lubo** : *Lutjanus bohar*, **Lugi** : *L. gibbus*, **Luka** : *L. kasmira*, **Enpa** : *Enchelycore pardalis*, **Scpo** : *Scorpaenopsis possi*, **Cear** : *Cephalopholis argus*, **Epfa** : *Epinephelus fasciatus*. Saison fraîche (bleu), saison chaude (rouge).

IV.4. Discussion

IV.4.1. Positionnement trophique des espèces versus les sources de matière organique

Les signatures isotopiques obtenues pour les consommateurs primaires couvrent une large gamme de valeurs isotopiques aussi bien en $\delta^{13}\text{C}$ (de -20 à -14 ‰ en moyenne) qu'en $\delta^{15}\text{N}$ (de 13 à 19 ‰ en moyenne). En termes de carbone, les consommateurs primaires sont isotopiquement plus proches du **phytoplancton**, de la **matière organique sédimentaire** et des **macroalgues**. Le **turf algal** présente les signatures isotopiques appauvries en ^{13}C , cette source semble donc être peu ou pas utilisée par la majorité des herbivores ou détritivores « cibles » de cette étude. Ce résultat est surprenant car le turf algal est souvent décrit comme la (ou l'une des) ressource(s) principale(s) pour ce type de consommateurs primaires dans les récifs coralliens (Bellwood et Choat, 1990 ; Choat *et al.*, 2002 ; Letourneur *et al.*, 2013, Briand *et al.*, 2016). Habituellement, le turf algal présente une qualité nutritive supérieure à celle des macroalgues benthiques (Briand *et al.*, 2016), toutefois les rapports C/N nettement plus faibles observés pour les macroalgues dans cette étude suggèrent le contraire (voir Chapitre III).

Les organismes herbivores-détritivores présentent des variations en carbone importantes reflétant une diversité alimentaire plus large que les filtreurs et le zooplancton (Cresson *et al.*, 2014). C'est particulièrement le cas pour le poisson herbivore *A. nigricans* reconnu comme ayant une large niche alimentaire, consommant aussi bien du turf algal, des chlorophytes et rhodophytes filamenteuses et à petits thalles (Choat *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2017). *C. marginatus* présente les signatures isotopiques en carbone et en azote les plus élevées des consommateurs primaires. Ceci semble cohérent avec le régime alimentaire des *Ctenochaetus* souvent défini comme détritivore, en effet des quantités importantes de sédiment et de débris organiques sont régulièrement trouvés dans leurs contenus digestifs (Sale, 1991 ; Choat *et al.*, 2002 ; Miller, 2017). Les poissons perroquet (Scarinae) ont des valeurs isotopiques en carbone et en azote comprises entre celles d'*A. nigricans* et de *C. marginatus*, ce qui suggère un régime alimentaire « intermédiaire » se basant en partie sur la matière organique détritique et le sédiment mais avec une consommation et assimilation d'algues supérieure aux *Ctenochaetus*. Plusieurs Scarinae ont été décrits comme ayant un régime alimentaire similaire à celui de *Ctenochaetus*, composé principalement de débris organiques et de sédiments calcaires avec de faibles proportions d'algues (Choat *et al.*, 2002). Toutefois, les *Ctenochaetus* se nourriraient davantage sur du sédiment fin grâce à leurs dents flexibles en forme de « peigne », alors que les Scarinae s'alimenteraient plutôt sur substrat grossier (Sale, 1991 ; Evans, 1997). Les organismes filtreurs ont des signatures en carbone comprises entre celles de la MOS et les macroalgues. Ces organismes présentent des signatures en carbone différentes les uns des autres, ceci est accord avec les précédentes observations proposant une répartition des ressources entre les filtreurs grâce à leur plasticité alimentaire (Cresson *et al.*, 2016). Le zooplancton, en général, présente les plus faibles valeurs en carbone, proches de celles du phytoplancton et de la MOS. Le méta-zooplancton, tel que les copépodes, consomment principalement le microphytoplancton (e.g. diatomées) et la sédimentation de leurs fèces alimente en partie la matière organique détritique (Sheppard *et al.*, 2018). Les valeurs en carbone du zooplancton sont donc en accord avec le transfert de matière organique évoqué dans la littérature pour ces organismes, notamment pour le zooplancton de grande taille (1000-2000 μm). Cependant, les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour le zooplancton de petite taille (300-500 μm) sont inférieures à celles du phytoplancton et de la MOS (Figure IV.1). Ces résultats supposent que cette catégorie de zooplancton s'alimenterait en partie sur une source alimentaire ayant des signatures isotopiques en azote plus faibles que le phytoplancton échantillonné, comme par exemple la MOP. Il est également probable que ce zooplancton s'alimente sur des groupes de

phytoplancton dont les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ seraient plus faibles que les échantillons pris en compte dans cette étude, tel que les diazotrophes.

Bien que les sources de MO échantillonnées soient diversifiées, d'autres sources de matière organique potentielles n'ont pas été collectées dans cette étude, tel que le corail (*sensu* leurs *Symbiodinium*), le microphytobenthos ou encore le biofilm bactérien. De plus, le nombre d'espèces de macroalgues benthiques collectées est relativement faible modeste au regard de la diversité spécifique inventoriée pour les îles Marquises (Payri *et al.*, 2016). Cela aurait également été intéressant de disposer de différentes classes de tailles pour le phytoplancton, celles-ci ayant potentiellement des rôles et des signatures isotopiques différentes. Ces lacunes peuvent cependant être partiellement complétées, car l'analyse des acides gras marqueurs trophiques peut apporter des informations complémentaires sur la présence de ces sources dans l'alimentation des consommateurs primaires.

Les résultats obtenus pour les différentes **catégories d'acides gras** mettent en évidence des contributions importantes des acides gras saturés (SFAs) chez *A. nigricans*, des acides gras monoinsaturés (MUFAs) chez les huîtres *P. margaritifera*, des polyinsaturés (PUFAs) chez les *M. mauritiana* et les Scarinae et des acides gras branchés (BrFAs) chez les ascidies et les éponges. Les acides gras iso et anteiso (BrFAs) sont communément considérés comme des indicateurs de la présence de bactéries (Dalsgaard *et al.*, 2003 ; Meziane *et al.*, 2006). Sachant que les ascidies et les éponges assimilent principalement du picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$; Ribes *et al.*, 2005 ; Lesser, 2006 ; McMurray *et al.*, 2016), compartiment planctonique composé majoritairement de bactéries hétérotrophes et de cyanobactéries (e.g. *Synechococcus* ; Sheppard *et al.*, 2018), nos résultats semblent cohérent. Pour le zooplancton, les contributions des PUFAs aux acides gras totaux sont élevées (~40 %) mais inférieures à celles attendues habituellement pour le seston (~50 % ; Bec *et al.*, 2011). Cette différence pourrait potentiellement être liée à des assemblages planctoniques différents dans notre étude.

Les analyses en composantes principales ont permis de discriminer nettement les différents **invertébrés**. Ces résultats montrent des contributions de plusieurs PUFAs indicateurs de la consommation de dérivés de plantes vasculaires ou de macroalgues tel que les Rhodophytes (18:3 ω 3, 20:4 ω 6 et 22:5 ω 3 ; Meziane *et al.*, 2007 ; Jaschinski *et al.* 2011) chez *M. mauritiana*. Le **zooplancton** présente des combinaisons d'acides gras indiquant la présence de diatomées (20:5 ω 3, 16:1 ω 7 et 16:2 ω 4; Budge et Parrish, 1998 ; Dalsgaard *et al.*, 2003 ; Liénart *et al.*, 2016), mais également de dinoflagellés (22:6 ω 3 ; Richoux et

Froneman, 2008). La présence de ces acides gras dans le zooplancton coïncide avec les résultats obtenus pour des copépodes du genre *Rhincalanus*, notamment 20:5 ω 3, 16:1 ω 7 et 22:6 ω 3 (Cass *et al.*, 2011). Le genre *Rhincalanus* est également présent dans une partie de nos échantillons de zooplancton de grande taille (1000-2000 μ m ; données non-présentées), ce qui va dans le sens des travaux de Cass *et al.* (2011). *P. margaritifera* présente des marqueurs de Rhodophytes et/ou de cyanobactéries (20:4 ω 6 et 18:1 ω 9). Les **ascidies** sont moins bien discriminées, présentant des marqueurs acides gras présent chez le **zooplancton** et les huîtres, tels que 20:5 ω 3, 16:1 ω 7, 20:4 ω 6 et 18:1 ω 9, supposant une filtration peu sélective de ces organismes avec une assimilation aussi bien de diatomées, de fragments de macroalgues et de cyanobactéries. Cette variabilité pourrait également s'expliquer par la présence dans nos échantillons de différentes espèces d'ascidies n'ayant pas exactement le même régime alimentaire. Les **éponges** présentent des marqueurs qui suggèrent l'assimilation préférentielle de bactéries (15:0, 17:0, 17:iso et 18:1 ω 7 ; Meziane et Tsuchiya 2000 ; Dalsgaard *et al.*, 2003), mais également de Rhodophytes et/ou de fragments de plantes vasculaires (18:3 ω 3, 20:4 ω 6).

Bien que les acides gras identifiés chez les éponges (*Sphaciospongia* sp.) reflètent globalement bien leurs stratégies alimentaires, il est probable que les résultats ne reflètent pas les contributions réelles des différents acides gras identifiés à la composition totale en acides gras des éponges. En effet, l'ensemble des résultats d'acides gras présenté dans cette étude a été obtenu à partir de chromatogrammes dont la durée maximale d'analyse était fixée à 45 minutes. Toutefois, des tests réalisés à des temps de rétentions supérieurs ont permis d'identifier la présence d'un acide gras à très longue chaîne carbonée (i.e. 26:2 ω 17), représentant plus de 50 % des contributions aux AG totaux des éponges (Annexe IV.12). Cet acide gras n'ayant pas été pris en compte, les contributions des autres acides gras mis en évidence dans cette étude doivent être nettement supérieures à la réalité, ainsi ces contributions doivent être prises avec précaution. D'autre part, les éponges sont des holobiontes complexes comprenant différents organismes associés, ainsi ces analyses ne reflètent pas uniquement ce qui est ingéré, mais certainement ces endobiontes également.

Pour les **poissons**, *A. nigricans* se distingue des autres notamment par les plus forts pourcentages en acide gras saturé 16:0, mais également avec le marqueur de cyanobactéries (18:1 ω 9) et de microalgues (20:3 ω 6 ; Aschenbroich *et al.*, 2015). Cette espèce présente également des pourcentages important en 20:4 ω 6, 20:5 ω 3, 16:1 ω 7 et 22:6 ω 3, marqueurs de macroalgues, diatomées et dinoflagellés (Richoux et Froneman 2008). Les deux espèces de

Scarinae (*S. koputea* et *S. rubroviolaceus*) se confondent totalement et ont des compositions en acides gras relativement proches de celles de *C. marginatus*. Des marqueurs de microphytes (i.e. 20:5 ω 3, 22:6 ω 3) et de macrophytes (i.e. 20:4 ω 6, 18:2 ω 6 et 18:4 ω 3), plus diversifiés que pour *A. nigricans*, sont identifiés chez ces deux espèces. Le comportement alimentaire des *Scarus* est généralement décrit comme celui de « racleurs » qui arrachent les algues et la matière associée à la surface de roches ou de débris coralliens, collectant une partie du substrat (Clements et Belwood, 1988). Les *Ctenochaetus* utilisent quant à eux des dents en « peigne » pour collecter les débris et le matériel algal (Evans, 1997). Ceux-ci présentent donc un régime alimentaire principalement détritivore, riche en bactéries, méiofaune et microalgues (e.g. diatomées, dinoflagellés, cyanobactéries ; Choat et Clements, 1998 ; Choat *et al.*, 2002). Les diatomées représentent en effet une part importante des microalgues dans les débris (Wilson *et al.*, 2003), la présence de matière organique dérivée du phytoplancton dans la MOS a également été mise en évidence dans notre étude (*cf.* Chapitre III). Ainsi, la présence d'acides gras marqueurs de diatomées chez *Ctenochaetus* et *Scarus* est cohérente avec leur régime alimentaire comprenant de la matière détritique. Il est probable que ces marqueurs de micro- et macrophytes reflètent également la présence de foraminifères benthiques, ceux-ci ayant été identifiés précédemment dans les débris consommés par *C. marginatus* (Miller, 2017). Le marqueur de débris dérivés des plantes et/ou de macroalgues (i.e. 18:2 ω 6) a également été trouvé comme abondant dans les débris, et proviendrait vraisemblablement d'algues filamenteuses (Wilson *et al.*, 2003).

Pour résumer, les analyses de nos consommateurs primaires mettent en évidence la présence prépondérante de l'acide gras marqueur de **macroalgues** (20:4 ω 6) chez tous les consommateurs primaires, sauf pour le zooplancton où la contribution de cet AG est plus faible. Les marqueurs de **diatomées** (20:5 ω 3 et 16:1 ω 7) sont également très présents chez nos consommateurs primaires, notamment pour le zooplancton, les ascidies, *A. nigricans* et *C. marginatus*. Le marqueur de **bactérioplancton et/ou cyanobactéries** est également bien représenté chez les ascidies, les *P. margaritifera* et tous les poissons (18:1 ω 9). Enfin, l'acide gras 22:6 ω 3, décrit comme marqueur des **dinoflagellés** et retrouvé dans le phytoplancton (*cf.* Chapitre III), contribue fortement aux acides gras totaux du zooplancton, de *P. margaritifera*, *C. marginatus* et des *Scarus* spp.

L'analyse du $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés sources montre des résultats plus variables lorsque l'ensemble des valeurs des acides aminés est pris en compte. Sans prendre en compte la thréonine, les résultats des AA sources (i.e. phenylalanine, glycine, lysine, serine) sont

proches des valeurs obtenues pour la phénylalanine et la glycine ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe-Gly}}$), acides aminés régulièrement utilisés comme descripteurs de la ligne de base (Choy *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). Bien que moins variables, les résultats de ces deux combinaisons d'acides aminés suggèrent que la signature en $\delta^{15}\text{N}$ de la ligne de base oscillerait potentiellement entre ~8 et 15 ‰ avec une valeur moyenne proche de 12 ‰. Cette valeur moyenne est proche de celle mesurée pour les macroalgues (11.58 ‰ ; *cf.* Chapitre III). Toutefois, les variations importantes observées peuvent induire l'implication d'autres producteurs primaires tel que le phytoplancton, présentant les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées (15.04 ‰ ; *cf.* Chapitre III) ou encore de sources d'origine terrigène (i.e. végétaux terrestres, MOP et MOS de la rivière), dont les signatures en azote étaient les plus faibles relevées (entre ~2 et ~6 ‰ ; *cf.* Chapitre III). Cependant, les faibles contributions de ces sources terrestres aux réservoirs de MO, mises en évidence dans le chapitre précédent, écartent cette hypothèse. Il est probable que les variations observées soient plutôt le reflet de la variabilité saisonnière de la ligne de base.

IV.4.2. Variabilité saisonnière

La production primaire côtière est susceptible de varier avec les saisons en réponse aux variations météorologiques (e.g. vents, précipitations, température ; Sheppard *et al.*, 2018). Ainsi, le ruissellement terrestre et/ou les remontées d'eaux profondes associées à l'intensification des processus hydrodynamiques (e.g. courants), peuvent modifier les apports en éléments nutritifs dans le système entre les saisons. La modification des apports en nutriments, notamment en azote, dans un écosystème côtier peut modifier la biomasse et la production du phytoplancton et des macroalgues (Valiela, 2015). Les processus physiques décrits aux Marquises (e.g. tourbillons, mélange vertical, *upwelling*, etc. ; Rougerie *et al.*, 1992 ; Martinez, 2006 ; Raapoto *et al.*, 2018), favoriseraient potentiellement une remontée d'éléments nutritifs dans la couche euphotique. D'après Martinez *et al.* (2016), ces processus sont plus prononcés en saison fraîche, en lien avec l'intensification des alizés, générant une activité phytoplanctonique plus importante à cette saison.

Globalement, les **signatures en carbone** des consommateurs primaires varient relativement peu d'une saison à l'autre et ne montrent pas de tendance saisonnière nette. Tandis que les **signatures en $\delta^{15}\text{N}$** varient de manière importante notamment pour le **zooplancton** avec des valeurs plus élevées en saison chaude (mars) qu'en saison fraîche (août). Une différence saisonnière en azote s'observe également chez d'autres

consommateurs, mais avec une tendance inverse, c'est-à-dire avec les plus fortes valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ en saison fraîche (*P. margaritifera*, *A. nigricans*, *C. marginatus* et *S. koputea*). Les analyses sur ces organismes ont été réalisées sur du tissu musculaire, comme évoqué précédemment. Ce tissu a un temps de renouvellement isotopique relativement long, ainsi les valeurs isotopiques observées reflèteraient l'alimentation des mois précédents la collecte. Le zooplancton est principalement composé de petits crustacés (copépodes ; données non-présentées) qui ont un taux de renouvellement rapide. Ainsi, il est probable que les signatures isotopiques de ces organismes reflètent une alimentation plus récente que pour les poissons et l'huître.

Les **ascidies** et les **éponges** ne présentent pas de différence saisonnière en $\delta^{15}\text{N}$. Cela peut s'expliquer par un régime alimentaire peu spécifique (plasticité alimentaires des filtreurs; Cresson *et al.*, 2016) et/ou prenant en compte des sources de MO ne présentant pas ou peu de variabilité isotopique saisonnière. Les résultats des acides gras marqueurs trophiques supposent une filtration peu sélective de ces deux catégories d'organismes avec une variété de sources ingérée (fragments de macroalgues, microalgues, bactéries, etc.). Pour les **porcelaines** (*Mauritia* spp.), aucune différence en azote n'a été mise en évidence entre les deux saisons. Ces résultats sont probablement dû au fait que la comparaison a été réalisée sur deux espèces différentes. Bien qu'elles appartiennent au même genre, des différences dans les préférences alimentaires et/ou de métabolisme pourraient expliquer cette absence de discrimination (Caut *et al.*, 2009).

Les résultats des **modèles de mélanges** indiquent que les **macroalgues** représentent une source de MO importante pour la majorité des organismes étudiés et plus particulièrement en saison chaude pour les poissons. La **MOS** quant à elle semble être une source nutritionnelle importante pour *C. marginatus* et les Scarinae en saison fraîche. D'après nos résultats, la MOS serait composée en grande partie de matière organique dérivée du **phytoplancton** (~60 %) et de **macroalgues** en plus faible proportion (~30 % ; cf. Chapitre III). Ainsi, le **phytoplancton** représenterait une source de MO additionnelle indirecte mais importante pour ces poissons, et contribue par ailleurs majoritairement à l'alimentation de l'éponge (*Spherospongia* sp.) toute l'année et à celle du zooplancton de grande taille (1000-2000 μm) en saison chaude. Enfin la **MOP** représente la source de MO majoritaire pour le zooplancton de petite taille (300-500 μm) toute l'année et en saison fraîche pour le zooplancton de grande taille. La MOP a été identifiée précédemment comme composée de matière organique dérivée de turf algal et de phytoplancton en proportion

équivalente (~38 %). Toutefois, les acides gras marqueurs d'algues, pouvant caractériser le turf algal, n'ont pas été identifiés chez le zooplancton, ainsi la MO assimilée issue de la MOP serait majoritairement dérivée du phytoplancton, ce qui souligne de nouveau l'importance du phytoplancton dans le fonctionnement global du système.

De la même manière que les consommateurs primaires, les consommateurs secondaires présentent des valeurs globales (ou « *bulk* ») en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées en saison fraîche qu'en saison chaude. Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des **acides aminés sources** suivent la même tendance, à l'exception de la thréonine. Similairement à ce travail, la thréonine a déjà montré des tendances différentes de celles des autres AA-sources (e.g. McMahon *et al.*, 2015). Cet acide aminé a parfois été défini comme un acide aminé « métabolique » et non pas « source » (Germain *et al.*, 2013), ce qui explique que certains auteurs l'excluent de leur analyse (Vokhshoori et McCarthy, 2014). Ces tendances saisonnières pour les AA-sources indiquent que les différences observées pour le $\delta^{15}\text{N}$ global sont au moins en partie reliées aux différences isotopiques des sources de MO entre les saisons. En observant les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ obtenues pour la **phénylalanine**, la valeur moyenne des sources de MO (i.e. la « ligne de base ») semble plus proche de celles de la **MOS** et du **phytoplancton** en saison fraîche et davantage de celles des **macroalgues**, du **turf algal** et de la **MOP** en saison chaude. Ces résultats sont en accord avec les résultats obtenus pour les modèles de mélange. Des observations et analyses complémentaires (e.g. données météorologiques, éléments nutritifs, abondance et taxonomie du phytoplancton ; cf. Annexe IV.13) permettent de mettre en évidence des différences entre les saisons. Ainsi, la concentration en Chl-a est plus élevée au cours de la saison fraîche, avec un phytoplancton dominé par les diatomées (nano et micro-phytoplancton), alors qu'en saison chaude les cyanobactéries (pico-phytoplancton) sont plus présentes, notamment le genre *Synechococcus* (Annexe IV.13). Cette abondance phytoplanctonique en saison fraîche est en accord avec les processus d'enrichissement saisonnier évoqué précédemment (Martinez *et al.*, 2016). La meilleure qualité nutritive du phytoplancton en comparaison des macroalgues (cf. Chapitre III), pourrait expliquer la préférence alimentaire pour ce producteur primaire lorsque celui-ci est abondant. Ces résultats impliquent des changements importants dans l'utilisation de la matière organique par les consommateurs ciblés en fonction des saisons.

Les variations observées pour les signatures isotopiques des consommateurs peuvent ainsi être en partie liées à la variation de la productivité primaire entre les saisons (i.e. efflorescence

de phytoplancton en saison fraîche ; Annexe IV.13), mais peuvent également être associées à d'autres facteurs environnementaux. En effet, le phytoplancton et les macroalgues présentent également des variations isotopiques saisonnières, avec cependant des valeurs supérieures en $\delta^{15}\text{N}$ en saison chaude (Annexe IV.10). Les variabilités saisonnières observées pour les signatures en $\delta^{15}\text{N}$, aussi bien des producteurs primaires que pour les acides aminés « sources », peuvent indiquer un changement de la composition isotopique des sources d'azote utilisés par les producteurs primaires à la base des réseaux trophiques (Hannides *et al.*, 2013). Ces variations pourraient ainsi s'expliquer par l'assimilation par les producteurs primaires d'azote inorganique (e.g. NO_3^-) plus enrichi en ^{15}N en saison chaude. En effet, le $\delta^{15}\text{N}$ dans les réservoirs de nitrate est connu pour augmenter lorsque les concentrations diminuent, en lien avec la consommation rapide de l'isotope léger ^{14}N assimilé lors de la photosynthèse (Altabet, 2001 ; Raimbault *et al.*, 2008). Ainsi, aux Marquises en saison fraîche, la consommation active des éléments nutritifs remontés en surface par les diatomées s'accompagne possiblement d'un fractionnement isotopique important. Lorsque l'apport en éléments nutritifs diminue en saison chaude et que les nitrates résiduels atteignent 10 à 20 % de la concentration initiale, le fractionnement engendrerait une forte augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ (Montoya et McCarthy, 1995 ; Altabet, 2001 ; Raimbault *et al.*, 2008). En assimilant ce nitrate résiduel enrichi, les producteurs primaires (notamment le phytoplancton) sont susceptibles d'augmenter également leur signature isotopique en azote. Ces valeurs élevées en $\delta^{15}\text{N}$ pourraient également être liées à l'utilisation de nitrate enrichi en ^{15}N issue de processus de dénitrification bactérienne (Cline et Kaplan, 1975 ; Raimbault *et al.*, 2008). De plus, le nitrate présent en profondeur (~175 et 600 m) peut montrer des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures à 6 ‰ (Casciotti *et al.*, 2008), ainsi les processus d'upwelling peuvent enrichir le réseau trophique par l'apport de ce nitrate profond. Par ailleurs, les conditions de faible luminosité observées au cours de nos missions peuvent induire un fractionnement isotopique de l'azote plus important chez les producteurs primaires (Needoba et Harrison 2004 ; Bradley *et al.*, 2016).

La différence d'enrichissement saisonnier observée entre les analyses isotopiques des producteurs primaires et les analyse d'acides aminés pourraient résulter de la méthode et du tissu utilisé. En effet, quand les analyses isotopiques ('classiques' ou AA) sont réalisées sur du muscle, les résultats vont refléter la variabilité isotopique intégrée sur une période d'environ 3 mois précédant le prélèvement du tissu. Ainsi, il est probable que les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ observées chez les producteurs primaires en mars (saison chaude) n'apparaîtraient

chez les consommateurs qu'en juin-juillet, alors que les valeurs d'août (saison fraîche) seraient intégrées jusqu'en novembre-décembre. De plus, le comportement et la diversification alimentaire des consommateurs peuvent être influencés par des facteurs abiotiques présentant des variations saisonnières, tel que l'hydrodynamisme (e.g. vitesse du courant, houle; Mann et Sancho, 2007 ; Noble *et al.*, 2014), ou encore la température de l'eau de surface qui peut influencer le métabolisme et les taux d'ingestion et/ou d'assimilation (Floeter *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2008). En comparaison à la majorité des systèmes côtiers étudiés dans le Pacifique, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des organismes collectés aux Marquises sont très nettement supérieures (e.g. Australie – Wyatt *et al.*, 2012 ; Mururoa - Page *et al.*, 2013 ; Moorea – Letourneur *et al.*, 2013 ; Nouvelle-Calédonie - Briand *et al.*, 2016 ; Hawaii – Bradley *et al.*, 2016). Toutefois, le réseau trophique marquisien n'est pas le seul à présenter des valeurs élevées en $\delta^{15}\text{N}$, en effet des valeurs similaires sont retrouvées pour les organismes composant les réseaux trophiques des Iles de la Ligne (*Southern Line Islands*, Kiribati ; Miller, 2017), relativement proches de l'archipel des Marquises.

IV.5. Conclusions

De manière générale, les consommateurs primaires et secondaires présentent des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus élevées en saison fraîche, à l'exception des ascidies, éponges et gastéropodes (porcelaines) qui ne présentent pas de différence et du zooplancton qui présente une tendance inverse (valeurs supérieures en saison chaude). Les différences saisonnières représentent 1 à 3 ‰ selon les espèces, avec la plus forte différence observée pour le zooplancton de grande taille (1000-2000 μm). Parmi les sources de matière organique, seuls le **phytoplancton** et les **macroalgues** présentent des variabilités saisonnières en azote, avec des valeurs supérieures en saison chaude comme le zooplancton. Ces observations supposent une dynamique complexe d'enrichissement isotopique à la base du réseau trophique, avec des apports en azote inorganique variables selon la saison, influençant à la fois le phytoplancton et les macroalgues. Les **macroalgues** semblent contribuer majoritairement au fonctionnement du réseau trophique en saison chaude. Tandis que le **phytoplancton** et la **MOS** seraient davantage assimilés par les consommateurs en saison fraîche (août), en période d'efflorescence phytoplanctonique. La MOS étant composée principalement de phytoplancton, ces résultats reflètent le rôle également important du phytoplancton dans le fonctionnement global, suggérant un couplage benthique-pélagique dans l'apport de MO dans le réseau trophique.

Chapitre V :

Réseaux trophiques



V.1. Introduction

L'étude de la dynamique des réseaux trophiques est complexe en raison de la multiplicité de groupes fonctionnels et des interactions entre espèces (Hussey *et al.*, 2014). Le flux d'énergie traversant un écosystème peut être décrit par l'utilisation de **niveaux trophiques** (NT) discrets (i.e. de valeurs finies), ce concept est issu de la théorie de la dynamique trophique (Lindeman, 1942). À partir de cette théorie, une mesure quantitative continue du rôle hiérarchique d'une espèce donnée dans un réseau trophique a émergé, il s'agit de la **position trophique** (PT) (Vander Zanden et Rasmussen, 1996 ; Hussey *et al.*, 2014). Ainsi, les réseaux trophiques peuvent être considérés comme constitués de groupes fonctionnels dans lesquels la position trophique des espèces est mesurée sur une échelle continue (Hussey *et al.*, 2014).

Le concept de **position trophique** fournit une métrique standardisée permettant de mieux comprendre le fonctionnement des réseaux trophiques, notamment la longueur des chaînes trophiques (Vander Zanden *et al.*, 1999), le niveau d'omnivorie (Thompson *et al.*, 2007), les cascades trophiques (Bascompte *et al.*, 2005), l'altération des liens trophiques (Vander Zanden et Rasmussen, 1999). Cet outil participe à la description des liens trophiques au sein des écosystèmes, dont la connaissance est importante aussi pour la mise en place de méthodes de conservation modernes et la gestion des pêches basée sur des approches écologiques (Pauly *et al.*, 1998; Garcia *et al.*, 2003; Branch *et al.*, 2010). Les informations concernant la position trophique des espèces et la structure trophique de l'ensemble d'une communauté permettent également d'évaluer les effets des perturbations anthropiques et naturelles, ainsi que la persistance et la résilience des réseaux trophiques (Rooney *et al.*, 2008). Ces mesures de position et structure trophiques n'ont jamais été réalisées pour les réseaux trophiques marins côtiers marquisiens. Dans un contexte de mise en place d'aires marines gérées, ainsi que la volonté d'inscrire au Patrimoine de l'UNESCO une partie de la zone côtière de l'archipel, établir le cadre trophique du système côtier marquisien peut être un atout dans la surveillance des perturbations.

Pour attribuer une position trophique, il est nécessaire d'acquérir des informations sur le régime alimentaire du consommateur (e.g. analyse des contenus stomacaux, observations sur le terrain, etc.). Les **isotopes stables de l'azote** ($\delta^{15}\text{N}$) sont couramment utilisés pour estimer les positions trophiques des consommateurs, cette technique se base sur le principe que les isotopes de l'azote intègrent la signature du régime alimentaire d'un organisme dans

le temps et dans l'espace (Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002a). Ces estimations se basent sur l'hypothèse selon laquelle l'augmentation en $\delta^{15}\text{N}$ entre les proies et les prédateurs (i.e. facteur de discrimination des tissus - $\Delta^{15}\text{N}$) serait constante. Le facteur moyen de $3.4 \pm 1.0 \text{ ‰}$, issu d'une méta-analyse, est habituellement utilisé pour les estimations de position trophique d'organismes aquatiques (Minagawa et Wada, 1984; Vander Zanden et Rasmussen, 2001; Post, 2002a). Toutefois, cette hypothèse occulte les variations de $\Delta^{15}\text{N}$ mises en évidence pour certains taxons ou groupes trophiques (McCutchan *et al.*, 2003; Caut *et al.*, 2009; Hussey *et al.*, 2014), supposant que la discrimination est un processus dynamique et non constant (Olive *et al.*, 2003). Vander Zanden et Rasmussen (2001) ont estimé une variabilité de 0.11 niveau trophique résultant de la variation observée du fractionnement trophique. Ainsi, l'utilisation d'un $\Delta^{15}\text{N}$ fixé à 3.4 ‰ par niveau trophique peut entraîner des biais importants dans la quantification de la structure du réseau trophique, par exemple en sous-estimant la position trophique des prédateurs apicaux et comprimant la longueur du réseau (Hussey *et al.*, 2014). Hussey *et al.* (2014) ont estimé les positions trophiques d'organismes de différents réseaux trophiques en utilisant des facteurs de discrimination « mis à l'échelle », c'est-à-dire des valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$ qui diminuent avec l'augmentation de NT (Figure V.1). Leurs résultats montrent des niveaux trophiques supérieurs pour les prédateurs apicaux, en comparaison des modèles habituellement utilisés.

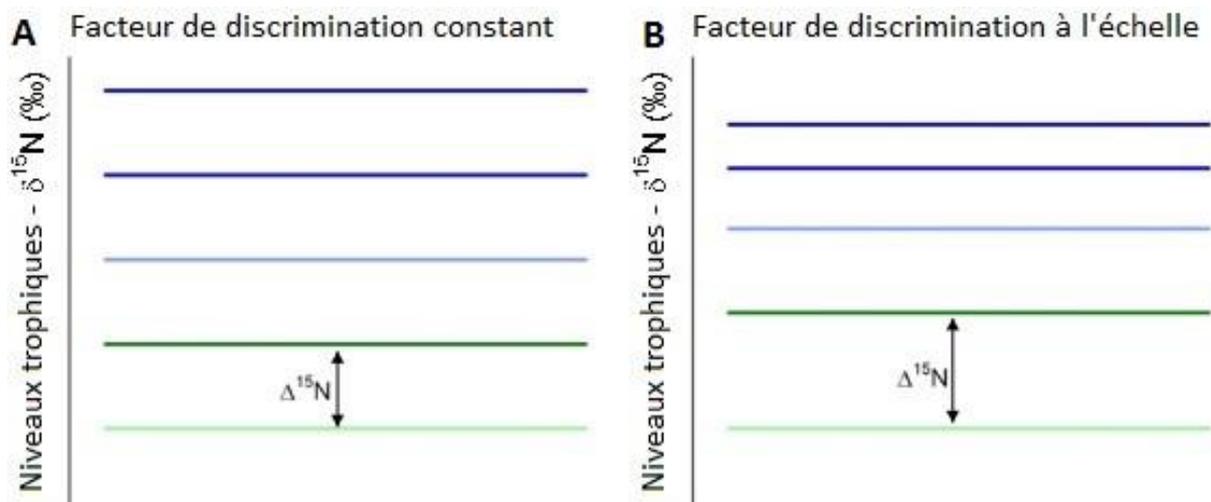


Figure V.8. Estimations des niveaux trophiques suivant le concept de Post (2002a), basée sur une discrimination constante des isotopes stables de l'azote entre les prédateurs et proies (A) et concept alternatif à l'échelle prenant en compte la relation entre $\Delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ du régime alimentaire, décrivant des estimations de niveaux trophiques basées sur le resserrement de la discrimination isotopique de l'azote entre prédateurs et proies (B). Modifié d'après Hussey *et al.* (2014).

Un autre point important dans l'estimation des positions trophiques concerne le choix de la « ligne de base », celle-ci ne doit pas présenter de grandes discontinuités spatio-temporelles (Post, 2002b). Ainsi, les **consommateurs primaires** longévifs sont communément utilisés comme « ligne de base » pour le calcul des positions trophiques, car ceux-ci intègrent la variabilité isotopique à la base du réseau trophique et leur tissus sont moins susceptibles de refléter des variations à court-terme que les producteurs primaires (Cabana et Rasmussen, 1996; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post 2002a). Le niveau trophique théorique désigné pour les consommateurs primaires est de 2 (NT = 1 pour les producteurs primaires), toutefois peu d'études s'intéressent en détail à l'alimentation de ces taxons. Ainsi, certaines espèces classées comme consommateurs primaires peuvent présenter un certain degré d'omnivorie ou se nourrir de bactéries ou détritiques (Vander Zanden et Fetzer, 2007). Plusieurs études ont utilisé le zooplancton comme consommateur primaire (McMahon *et al.*, 2013; Hussey *et al.*, 2014), toutefois le zooplancton peut comprendre des organismes omnivores et leur valeurs isotopiques sont souvent supérieures et plus variables temporellement que celles de consommateurs primaires stricts (Lorrain *et al.*, 2015). Des organismes fixes tels que les bivalves (e.g. moules) ou les gastéropodes brouteurs ont été largement utilisés dans les études marines côtières et d'eau douce (Cabana et Rasmussen, 1996; Post, 2002a; Layman *et al.*, 2012).

L'utilisation des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ d'**acides aminés spécifiques** ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$), isolés à partir de tissus de consommateurs, est une autre méthode permettant de déterminer la ligne de base et d'estimer les positions trophiques (Popp *et al.*, 2007; Hannides *et al.*, 2009; Vander Zanden *et al.*, 2013; Lorrain *et al.*, 2015; Houssard *et al.*, 2017). L'analyse de composés spécifiques, tel que les acides aminés, peut augmenter considérablement le pouvoir d'interprétation des études sur les isotopes de l'azote (Hannides *et al.*, 2013). L'avantage de l'utilisation des acides aminés est que ceux-ci vont répondre différemment au transfert trophique (McClelland et Montoya, 2002). D'une part, les « AA sources » (i.e. glycine, lysine, méthionine, phénylalanine, serine, thréonine et tyrosine ; Popp *et al.*, 2007) sont peu modifiés au cours du transfert trophique (e.g. augmentation d'environ $0.4 \pm 0.5 \text{ ‰}$ par niveau trophique du $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$; Chikaraishi *et al.*, 2009). Ces acides aminés sources vont donc retenir la valeur isotopique de la ligne de base (i.e. la valeur de $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ des producteurs primaires à la base du réseau trophique ; Hannides *et al.*, 2013). D'autre part, les « AA trophiques » (i.e. alanine, acide aspartique, acide glutamique, isoleucine, leucine, proline et valine ; Popp *et al.*, 2007) s'enrichissent en ^{15}N entre chaque transfert trophique, fournissant des informations sur

la position trophique du consommateur. Par exemple, d'après Chikaraishi *et al.* (2009), le $\delta^{15}\text{N}$ de l'acide glutamique ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}}$) peut augmenter de $8.0 \pm 1.2 \text{ ‰}$ entre chaque niveau trophique.

Longueur du réseau

Le nombre de transferts d'énergie ou de liens trophiques, depuis les producteurs primaires jusqu'au sommet du réseau trophique, peut-être désigné comme la « **longueur trophique** » (Post 2002b; Vander Zanden et Fetzer, 2007). Toutefois, la **longueur trophique** peut également être décrite comme celle de l'ensemble du réseau trophique (Yodzis, 1984). Ainsi pour éviter les confusions, l'emplacement d'un organisme dans un réseau trophique est défini comme la « **position trophique** », alors que la « **longueur trophique** » est définie comme la position trophique maximale au sommet du réseau trophique. Ainsi, la longueur de chaîne alimentaire peut être estimée à partir de la position trophique du prédateur apical, soit l'espèce (ou taxon) ayant les plus fortes valeurs isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$) (Vander Zanden et Fetzer, 2007). La longueur de la chaîne alimentaire peut affecter la structure de la communauté, les processus écosystémiques (e.g. cycles des nutriments, productivité primaire), la productivité halieutique (Pauly et Christensen, 1995) et les concentrations en contaminant (Post 2002b). Le nombre de niveaux trophiques dans un écosystème serait limité par la disponibilité de la ressource (ou énergie), ainsi les écosystèmes plus productifs devraient présenter des chaînes alimentaires plus longues (Vander Zanden et Fetzer, 2007). Toutefois, certains auteurs estiment que les chaînes longues tendent à être dynamiquement instables et moins réactives face à une perturbation environnementale (Pimm et Lawton, 1977).

D'après Hastings et Conrad (1979), la longueur d'une chaîne alimentaire doit être d'environ **3 niveaux trophiques** pour qu'elle soit évolutivement stable. Cet argument émane de l'hypothèse qu'il y a peu d'avantage évolutif à s'alimenter sur d'autres carnivores si les herbivores sont abondants (i.e. valeurs énergétiques et nutritionnelles équivalentes, moins bonnes défenses). D'après Vander Zanden et Fetzer (2007), les écosystèmes de cours d'eau présentent des chaînes trophiques plus courtes (~3.5 niveaux trophiques) que les écosystèmes marins et de lacs (~4.0 niveaux trophiques). En excluant les mammifères marins, la longueur trophique des écosystèmes marins devrait avoisiner les 3.4 NT environ (Vander Zanden et Fetzer, 2007). Les isotopes stables constituent ainsi un outil intéressant pour la mesure de la chaîne alimentaire, mais le réseau trophique et les limites de l'écosystème restent complexes à définir (e.g. prédateurs occasionnels transitoires), notamment en milieu marin.

Les écosystèmes coralliens sont parmi les plus productifs du milieu marin, supportant une grande diversité d'espèces et des réseaux trophiques complexes. Ainsi, les relations trophiques ne sont pas linéaires, ce qui complique notre capacité à comprendre le cheminement de la matière organique dans ce système. Dans les écosystèmes coralliens de Polynésie française, des estimations de positions trophiques (ci-après PT) ont déjà été réalisées sur une grande diversité de poissons récifaux. Une étude a par exemple été réalisée pour l'atoll de Mururoa (Page *et al.*, 2013), la méthode de Post (2002a) a été utilisée en prenant les macroalgues et le turf algal en ligne de base (Figure V.2). D'après cette étude, les espèces ayant un régime alimentaire herbivore se situent autour du niveau trophique de 2, les corallivores, planctonophages et carnivores sont proches du NT de 3 et les macro-carnivores/piscivores sont supérieurs ou égaux à 3 (Figure V.2). Les organismes dont la position trophique est comprise entre les niveaux 2 et 3 présentent probablement un régime alimentaire omnivore (e.g. mélange de macroalgues et d'invertébrés ; Page *et al.*, 2013). Alors que le positionnement trophique des poissons est plutôt bien documenté, il n'existe que peu de données pour les invertébrés des écosystèmes coralliens.

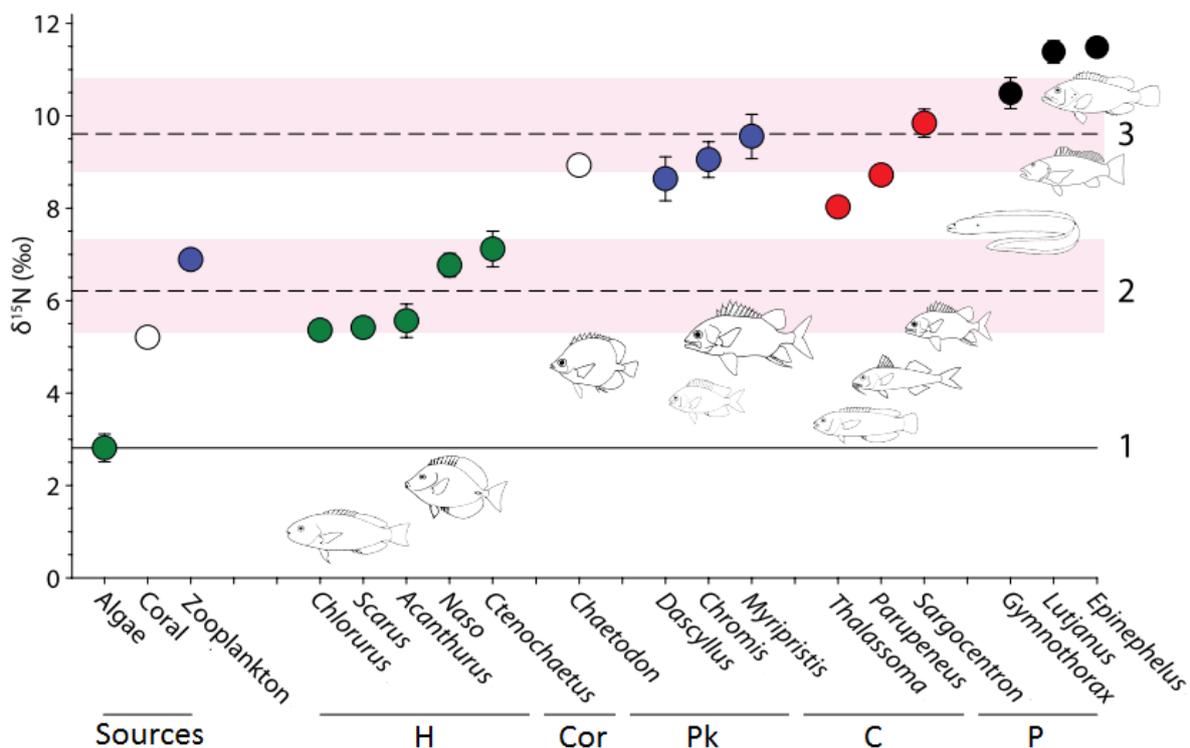


Figure V.29. Valeurs isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) des sources de matière organique et de poissons échantillonné à l'atoll de Mururoa, Polynésie française. Les niveaux trophiques de 2 et 3 sont déterminés avec un facteur d'enrichissement de +3.4 ‰ par niveau trophique. Modifié d'après Page *et al.* (2013). H : herbivores, Cor : corallivores, Pk : planctonophages, C : carnivores, P : macro-carnivores/piscivores.

Dans cette étude, l'objectif est de caractériser la structure du réseau trophique côtier aux Marquises, premièrement en déterminant les groupes trophiques des différentes espèces collectées (invertébrés et poissons), puis deuxièmement en appliquant et comparant les méthodes d'estimation des positions trophiques. Pour cela, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de différentes lignes de base ont été utilisées, soit des producteurs primaires tels que (1) le phytoplancton et (2) les macroalgues, des consommateurs primaires tels que (3) *Mauritia* spp. et (4) *Pinctada margaritifera*, des acides aminés sources de huit consommateurs secondaires soit (5) la phénylalanine seule et (6) la combinaison de la phénylalanine et de la glycine. La variabilité saisonnière des positions trophiques a également été évaluée avec les acides aminés sources (i.e. phénylalanine et glycine) comme ligne de base.

V.2. Méthodes

V.2.1. Cibles

Afin d'obtenir une vision plus exhaustive du fonctionnement du réseau trophique, les résultats isotopiques des espèces étudiées dans le chapitre précédent (cf. Chapitre IV) sont complétés par les résultats d'espèces « additionnelles », qui n'ont pas été prises en compte jusqu'à présent.

Ainsi, à partir des résultats isotopiques globaux (« *bulk* ») du carbone et de l'azote, la détermination des groupes trophiques a été réalisée pour 46 espèces (ou taxons) représentant 26 familles (Annexe V.1), soit un total de 797 individus (i.e. 263 invertébrés et 534 poissons). Ces espèces (ou taxons) ont été sélectionnées pour leurs stratégies alimentaires contrastées, afin de disposer d'organismes de positions trophiques variées. Dans la mesure du possible, seules les espèces collectées au cours des deux saisons échantillonnées ont été prises en compte. Les seules exceptions concernent les Cypraeidae du genre *Mauritia* et les Phyllidiidae du genre *Phyllidia*, pour lesquels des espèces différentes ont été collectées aux deux missions.

Les résultats en obtenus pour les analyses de $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés des huit espèces carnivores et/ou piscivores, évoquées dans le chapitre précédent (cf. chapitre IV), sont également pris en compte dans ce chapitre.

V.2.2. Estimations des positions trophiques

Différentes méthodes d'estimation de position trophiques sont appliquées dans cette étude afin d'évaluer leur pertinence et fiabilité. Ces différentes positions trophiques « estimées » seront confrontées à celles définies à partir des données de contenus alimentaires et répertoriées dans « *Fishbase* » (Froese et Pauly, 2018). Ainsi, ces positions trophiques de « référence » sont nommées **PT_{Ref}** dans la suite de ce travail. Ces données fournissent des informations pertinentes sur l'alimentation des organismes et sont utilisées ou comparées dans de multiples études (e.g. Page *et al.*, 2013 ; Nielsen *et al.*, 2015). Toutefois, ces données de référence sont d'origines et de fiabilités variables (Bierwagen *et al.*, 2018), les niveaux trophiques proposés étant souvent arbitraires, se basant sur le régime alimentaire sans être réellement quantifiés. Ces aspects doivent ainsi être pris en compte lors des interprétations.

V.2.2.1. Méthode classique ($\delta^{15}\text{N}$ -Bulk)

La première méthode d'estimation de position trophique utilisée est celle proposée par Post (2002a) à partir des valeurs isotopiques 'globales' (*bulk*) de nos échantillons. Le détail de la formule est présenté dans le Chapitre II (§ II.7.2.2).

Les deux **producteurs primaires** utilisés comme 'référence' de la ligne de base pour les estimations de position trophiques sont le **phytoplancton** ($\delta^{15}\text{N}= 15.04 \text{ ‰}$) et les **macroalgues** ($\delta^{15}\text{N}= 11.58 \text{ ‰}$). Ces producteurs primaires ont été évalués comme contribuant majoritairement à la composition isotopique des consommateurs primaires testés avec les modèles de mélange (*cf.* Chapitre IV). Les estimations obtenues en utilisant ces producteurs primaires apparaîtront dans la suite de ce travail en tant que **PT_{Algae}** et **PT_{Phyto}**, respectivement.

Parmi les **consommateurs primaires**, les mollusques (gastéropodes et bivalves) sont supposés intégrer la ligne de base avec peu de discontinuité spatio-temporelle (Cabana et Rasmussen, 1996; Post, 2002a; Layman *et al.*, 2012). Ainsi, les consommateurs primaires utilisés pour le calcul des niveaux trophiques sont les gastéropodes brouteurs ***Mauritia* spp.** ($\delta^{15}\text{N}= 16.31 \text{ ‰}$) et les filtreurs ***Pinctada margaritifera*** ($\delta^{15}\text{N}= 14.69 \text{ ‰}$). D'après la littérature, les Cypraeidae présentent un régime alimentaire composé essentiellement de macroalgues et d'éponges. Nos résultats pour les modèles de mélange suggèrent que les macroalgues benthiques contribuent de manière importante à la composition isotopique

des *Mauritia* spp. aux deux saisons (entre 55 et 70 % ; cf. Chapitre IV). Les *P. margaritifera* semblent être des filtreurs non-sélectifs, consommant des particules de tailles supérieures à 3 μm composées majoritairement de plancton (Loret *et al.*, 2000; Fournier *et al.*, 2012). Toutefois, dans notre étude, les macroalgues semblent contribuer notablement à la composition isotopique de ces bivalves avec des contributions proches de 50 % aux deux saisons (cf. Chapitre IV). Les estimations obtenues en utilisant ces consommateurs primaires apparaîtront dans la suite de ce travail en tant que PT_{Maspp} et PT_{Pima} , pour les *Mauritia* spp. et *Pinctada margaritifera* respectivement.

V.2.2.2. Méthode des acides aminés : $\delta^{15}\text{N-AA}$ « sources » et « trophiques »

Les positions trophiques obtenues avec la méthode de Post (2002a) seront confrontées aux estimations issues des méthodes employant les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés présentés en détail dans le Chapitre II (§ II.7.2.3). Ainsi, à partir des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés, trois estimations de position trophique sont mesurées.

Pour rappel, dans un premier temps les positions trophiques sont mesurées avec uniquement les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de la phénylalanine en AA source et l'acide glutamique en AA trophique. Les positions trophiques calculées en prenant les constantes $\Delta_{\text{Glu-Phe}} = 7.6 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Glu-Phe}} = 3.4 \text{ ‰}$ (Chikaraishi *et al.*, 2009) sont indiquées $\text{PT}_{\text{Glu-Phe(1)}}$. Les positions trophiques obtenues en utilisant les constantes proposées par Nielsen *et al.* (2015) et Sackett *et al.* (2015) ($\Delta_{\text{Glu-Phe}} = 6.6 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Glu-Phe}} = 2.8 \text{ ‰}$) apparaîtront sous la dénomination $\text{PT}_{\text{Glu-Phe(2)}}$.

Enfin, les positions trophiques obtenues avec les combinaisons d'AA sources (i.e. phénylalanine et glycine) et AA trophiques (i.e. alanine, acide glutamique, leucine et proline) utilisant les constantes : $\Delta_{\text{Tr-Sr}} = 5.7 \text{ ‰}$ et $\beta_{\text{Tr-Sr}} = 3.6 \text{ ‰}$ (Choy *et al.*, 2015; Houssard *et al.*, 2017), sont indiquées $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$.

V.2.2.3. Méthode classique avec le $\delta^{15}\text{N-AA}$ « sources »

L'analyse isotopique des acides aminés de huit consommateurs secondaires a permis d'obtenir une estimation de la valeur en $\delta^{15}\text{N}$ de la ligne de base grâce aux AA sources (cf Chapitre IV). Ainsi, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ obtenues pour la phénylalanine et la glycine

($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$), régulièrement utilisés comme AA sources dans les estimations de niveaux trophiques, ont été appliquées comme ligne de base à la méthode de Post (2002a ; cf. Chapitre II, § II.2.2.2).

Dans un premier temps, la valeur moyenne en $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ a été utilisée pour les estimations globales (sans distinction des saisons ; $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}} = 11.64 \pm 3.49 \text{ ‰}$), puis les moyennes à chaque saison ont été appliquées ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}} = 12.81 \pm 3.48 \text{ ‰}$ et $10.47 \pm 3.11 \text{ ‰}$, pour la saison fraîche et chaude respectivement). Les positions trophiques estimées avec cette approche sont nommées **PT_{AA sources}**.

V.3. Résultats

V.3.1. Comparaisons entre les espèces

Invertébrés

Les **nudibranches** *Phyllidia cf. madangensis* et *P. varicosa* ne présentent pas de différences significatives pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ ($p > 0.05$; Tableau V.1). Ces deux espèces sont donc regroupées dans la suite des analyses en *Phyllidia* spp (**Phspp**).

Tableau V.1. Signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des invertébrés (moyennes \pm écart-type), toutes saisons confondues. Taxons étudiés dans le Chapitre IV en gris et taxons « additionnels » en blanc.

		Code	n	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$
Asciidiidae	<i>Ascidie</i> sp.	Asc	17	- 18.57 \pm 0.58	14.99 \pm 1.04
Clionaidae	<i>Sphecospongia</i> sp.	Spsp	44	- 17.96 \pm 0.49	15.88 \pm 0.59
Pteriidae	<i>Pinctada margaritifera</i>	Pima	24	- 16.92 \pm 0.34	14.69 \pm 0.54
Conidae	<i>Conus conco</i>	Coco	9	- 14.71 \pm 0.91	20.39 \pm 0.93
Cypraeidae	<i>Mauritia</i> spp.	Maspp	13	- 16.00 \pm 0.99	16.31 \pm 0.81
Muricidae	<i>Chicoreus ramosus</i>	Chra	16	- 14.27 \pm 0.62	18.23 \pm 0.55
	<i>Mancinella armigera</i>	Maar	13	- 14.34 \pm 1.12	18.71 \pm 1.10
Phyllidiidae	<i>Phyllidia cf. madangensis</i>	Phspp	5	- 16.36 \pm 1.06	13.57 \pm 0.46
	<i>Phyllidia varicosa</i>		3	- 15.13 \pm 0.23	13.26 \pm 0.64
Diadematidae	<i>Echinothrix diadema</i>	Ecdi	17	- 14.82 \pm 1.71	16.31 \pm 1.53
Holothuridae	<i>Holothuria</i> sp.	Hosp	6	- 15.18 \pm 0.62	18.54 \pm 0.92
Diogenidae	<i>Ciliopagurus vakovako</i>	Civak	30	- 17.76 \pm 1.65	15.25 \pm 0.80
	<i>Dardanus sanguinocarpus</i>	Dasa	17	- 15.83 \pm 1.85	14.42 \pm 0.94
Zooplancton	300-500 μm	Zoo-300	21	- 19.91 \pm 0.56	13.93 \pm 1.55
	Non-trié et 1000-2000 μm	Zoo	28	- 19.30 \pm 0.61	15.94 \pm 1.73

Le Conidae *C. conco* présente les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées avec 20.39 ± 0.93 ‰, sans être significativement différent des holothuries et du Muricidae *M. armigera* (KW, $ph > 0.05$; Tableau V.1, Figure V.3). Les deux espèces de Muricidae (*M. armigera* et *C. ramosus*) et les holothuries ne sont pas significativement différents en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (KW, $ph > 0.05$).

Les nudibranches, *Phyllidia* spp., présentent les valeurs isotopiques en azote les plus faibles des invertébrés avec 13.57 ± 0.46 ‰. Toutefois, ceux-ci ne sont pas différents en carbone et en azote des crustacés *D. sanguinocarpus* (KW, $ph > 0.05$; Figure V.3). Ces nudibranches sont isotopiquement très distincts de leur proie potentielle *Speciospongia* sp. (Annexe V.1), avec notamment des valeurs nettement plus faibles en azote (KW, $ph < 0.01$ et < 0.001 pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement ; Tableau V.1).

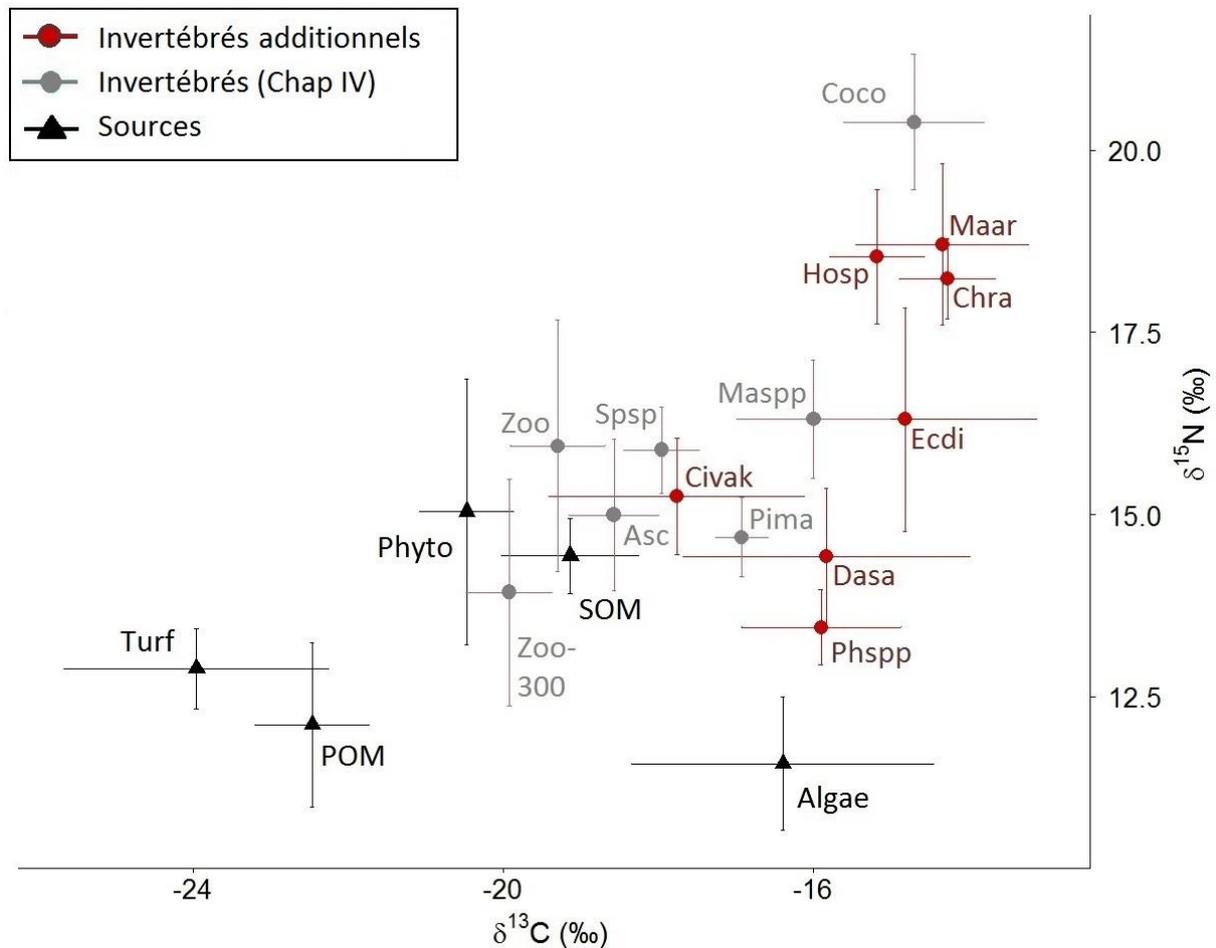


Figure V.3. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne et écart-type en ‰) des sources de matière organique (triangle noir) et des invertébrés, saisons confondues. Espèces présentées dans le chapitre IV (gris) et additionnelles (rouge). **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Asc** : ascidie, **Spsp** : *Speciospongia* sp., **Pima** : *P. margaritifera*, **Maspp** : *Mauritia* spp., **Zoo-300** : zooplancton 300-500 μm , **Zoo** : zooplancton 1000-2000 μm et non-trié, **Coco** : *C. conco*, **Phspp** : *Phyllidia* spp., **Dasa** : *D. sanguinocarpus*, **Civak** : *C. vakovako*, **Chra** : *C. ramosus*, **Maar** : *M. armigera*, **Hosp** : *Holothuria* sp..

Les Pagures *D. sanguinocarpus* et *C. vakovako* présentent des variabilités importantes aussi bien en carbone qu'en azote, ainsi ceux-ci ne présentent pas de différences significatives (KW, $p > 0.05$ dans les deux cas). *C. vakovako* est isotopiquement proche des organismes filtreurs (i.e. *Spherospongia* sp., *P. margaritifera* et ascidies) et du zooplancton de grande taille (Zoo ; KW, $p > 0.05$ dans tous les cas). *D. sanguinocarpus*, quant à lui, n'est pas différent en carbone et en azote des *P. margaritifera* (KW, $p > 0.05$; Figure V.3).

L'oursin *E. diadema* présente de fortes variations en carbone et en azote (Tableau V.1, Figure V.3). Celui-ci n'est pas significativement différent des *Mauritia* spp., *Holothuria* sp. et des *D. sanguinocarpus* à la fois pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (KW, $p > 0.05$; Figure V.3).

En comparant les signatures isotopiques des invertébrés avec celles des sources de matière organique, la majorité des taxons (i.e. *Phyllidia* spp., *D. sanguinocarpus*, *C. vakovako*, *E. diadema*, *Mauritia* spp., *Holothuria* sp., *P. margaritifera*, *C. concho*), présentent des signatures en carbone proche de celles des **macroalgues** (KW, $p > 0.05$; Figure V.3). Le Diogenidae *C. vakovako*, les ascidies et le zooplancton de grande taille (Zoo) présentent une similarité isotopique en carbone avec la **matière organique sédimentaire** (KW, $p > 0.05$; Figure V.3).

Poissons

Les Acanthuridae *A. nigricans*, *A. reversus* et *A. lineatus*, ainsi que le Blenniidae *C. variolosus*, présentent des valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ similaires (KW, $p > 0.05$; Figure V.4). Il s'agit des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ les plus faibles chez les poissons, allant de 15.68 ± 1.55 ‰ à 16.50 ± 0.99 ‰ (Tableau V.2). Toutes ces espèces possèdent une large gamme de valeurs en $\delta^{13}\text{C}$, toutefois *A. nigricans* est significativement différent de *A. lineatus* et *C. variolosus* en carbone (KW, $p < 0.01$; Figure V.4). *A. reversus* a une valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaire à celles de ces espèces, ainsi *A. reversus* n'est pas significativement différent en carbone de *A. nigricans* et *A. lineatus*-*C. variolosus* (KW, $p > 0.05$).

Tableau V.2. Signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des poissons (moyenne \pm écart-type), saisons confondus. Taxons étudiés dans le Chapitre IV en gris et taxons « additionnels » en blanc.

		Code	n	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Acanthuridae	<i>Acanthurus lineatus</i>	Acli	14	- 15.27 \pm 1.47	15.68 \pm 1.55
	<i>Acanthurus nigricans</i>	Aeni	25	- 18.56 \pm 2.42	16.50 \pm 0.99
	<i>Acanthurus reversus</i>	Acre	11	- 17.24 \pm 1.99	16.12 \pm 0.67
	<i>Ctenochaetus flavicauda</i>	Ctfl	11	- 16.15 \pm 1.28	17.41 \pm 2.05
	<i>Ctenochaetus marginatus</i>	Ctma	38	- 13.99 \pm 1.24	18.50 \pm 1.43
Apogonidae	<i>Apogon lativittatus</i>	Apla	19	- 17.03 \pm 0.27	18.31 \pm 1.27
	<i>Ostorhincus relativus</i>	Osre	33	- 17.02 \pm 0.51	18.63 \pm 1.21
Blenniidae	<i>Cirripectes variolosus</i>	Civa	20	- 15.63 \pm 1.37	16.18 \pm 1.14
Chaetodontidae	<i>Chaetodon ornatissimus</i>	Chor	10	- 12.53 \pm 1.04	18.60 \pm 0.56
	<i>Chaetodon trichrous</i>	Chtr	15	- 16.81 \pm 1.02	18.68 \pm 1.14
Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	Ciox	33	- 16.81 \pm 0.52	19.14 \pm 1.05
Holocentridae	<i>Myripristis berndti</i>	Mybe	15	- 16.68 \pm 0.30	18.28 \pm 0.82
	<i>Sargocentron tiere</i>	Sati	22	- 16.13 \pm 0.38	19.35 \pm 0.55
Labridae	<i>Halichoeres claudia</i>	Hacl	23	- 16.99 \pm 0.58	18.70 \pm 1.30
Lutjanidae	<i>Lutjanus gibbus</i>	Lugi	10	- 16.49 \pm 0.95	19.27 \pm 0.84
	<i>Lutjanus kasmira</i>	Luka	20	- 16.41 \pm 0.56	19.00 \pm 0.82
Muraenidae	<i>Enchelycore pardalis</i>	Enpa	4	- 15.88 \pm 0.53	19.44 \pm 0.63
Pomacanthidae	<i>Centropyge flavissima</i>	Cefl	23	- 18.37 \pm 0.99	18.80 \pm 0.73
Pomacentridae	<i>Chromis abrupta</i>	Chab	43	- 17.39 \pm 0.35	19.07 \pm 0.93
	<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>	Leta	15	- 17.36 \pm 0.26	17.88 \pm 0.90
	<i>Pomacentrus coelestis</i>	Poco	19	- 17.70 \pm 0.44	17.03 \pm 0.58
Scarinae	<i>Scarus koputea</i>	Scar	21	- 16.09 \pm 1.50	17.82 \pm 1.61
	<i>Scarus rubroviolaceus</i>				
Scorpaenidae	<i>Pterois antennata</i>	Ptan	13	-16.32 \pm 0.54	18.71 \pm 1.48
	<i>Scorpaenopsis possi</i>	Scpo	18	- 16.29 \pm 0.46	18.71 \pm 1.46
Serranidae	<i>Cephalopholis argus</i>	Cear	10	- 15.27 \pm 0.40	20.30 \pm 0.37
	<i>Epinephelus fasciatus</i>	Epfa	25	- 16.27 \pm 0.65	19.37 \pm 1.12
Tetraodontidae	<i>Canthigaster janthinoptera</i>	Caja	13	- 16.76 \pm 0.51	17.61 \pm 1.01

Le Serranidae *C. argus* possède la plus forte valeur moyenne en azote (20.30 \pm 0.37 ‰ ; Tableau V.2 ; Figure V.4). Toutefois, le $\delta^{15}\text{N}$ moyen de *C. argus* n'est pas significativement plus enrichi que celui de plusieurs autres espèces (*A. lativittatus*, *C. oxycephalus*, *E. pardalis*, *E. fasciatus*, *L. tapeinosoma*, *C. abrupta*, *C. trichrous*, *H. claudia*, *L. kasmira*, *L. gibbus*, *S. possi* et *P. antennata* ; KW, $p > 0.05$; Figure V.4). Ces espèces, aux signatures en $\delta^{15}\text{N}$

élevées et variables, sont définies comme carnivores et/ou planctonophages (Annexe V.1). Ces carnivores et/ou planctonophages ont des signatures en carbone proches et peu variables, allant de -17.39 à -15.88 ‰ (Tableau V.2 ; Figure V.4). Ainsi, les espèces *A. lativittatus*, *L. tapeinosoma*, *C. abrupta*, *C. trichrous*, *H. claudia*, *M. berndti* et *O. relativus* ne présentent globalement pas de différences significatives en carbone (KW, $p > 0.05$), (Figure V.4).

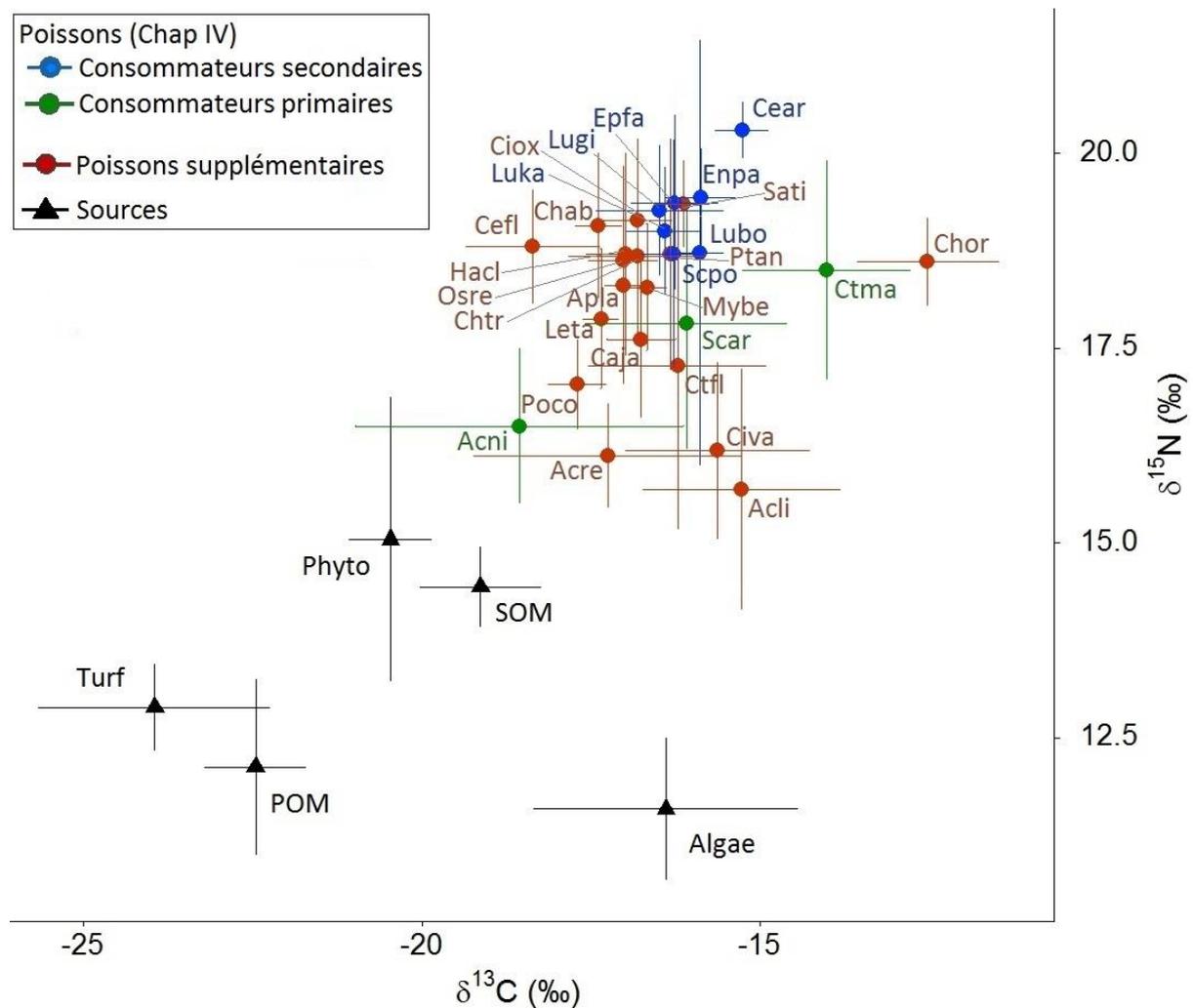


Figure V.410. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne et écart-type en ‰) des sources de matière organique (triangle noir) et des poissons présentés dans le chapitre IV (consommateurs primaire en vert et secondaires en bleu) et « additionnels » (rouge), saisons confondues. **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire. **Acni** : *A. nigricans*, **Ctma** : *C. marginatus*, **Scar** : Scarinae, **Cear** : *C. argus*, **Enpa** : *E. pardalis*, **Epfa** : *E. fasciatus*, **Lugi** : *L. gibbus*, **Luka** : *L. kasmira*, **Scpo** : *S. possi*, **Acli** : *A. lineatus*, **Acre** : *A. reversus*, **Apla** : *A. lativittatus*, **Caja** : *C. janthinoptera*, **Cefl** : *C. flavissimus*, **Ciox** : *C. oxycephalus*, **Civa** : *C. variolosus*, **Ctfll** : *C. flavicauda*, **Chab** : *C. abrupta*, **Chor** : *C. ornatissimus*, **Chtr** : *C. trichrous*, **Hacl** : *H. claudia*, **Leta** : *L. tapeinosoma*, **Mybe** : *M. berndti*, **Osre** : *O. relativus*, **Ptan** : *P. antennata*, **Sati** : *S. tiere*.

Deux espèces aux signatures en azote similaires aux « planctonophages et/ou carnivores », présentent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ nettement différentes, il s'agit du Chaetodontidae *C. ornatissimus* et du Pomacanthidae *C. flavissima* (KW, $p < 0.05$). *C. ornatissimus* présente

la valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ la moins négative par rapport aux autres espèces (i.e. -12.53 ± 1.04 ‰; Tableau V.2, Figure V.4), à l'exception de *C. marginatus* pour lequel la différence en carbone n'est pas significative (KW, $p > 0.05$). À l'inverse, *C. flavissima* présente une valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ nettement plus appauvrie que la majorité des espèces (KW, $p < 0.05$), à quelques exceptions (*L. tapeinosoma*, *P. coelestis*, *A. nigricans* et *A. reversus*; KW, $p > 0.05$; Tableau V.2, Figure V.4).

Bien qu'appartenant au même genre, *Ctenochaetus flavicauda* et *C. marginatus* sont isotopiquement différents en carbone (KW, $p < 0.01$), mais pas en azote (KW, $p > 0.05$). *C. flavicauda* présente des valeurs moyennes en carbone et en azote similaires à celles des Scarinae (*S. koputea* et *S. rubroviolaceus*; KW, $p > 0.05$; Tableau V.2).

Les deux espèces décrites comme omnivores *P. coelestis* et *C. janthinoptera* se positionnent entre les herbivores et les planctonophages-carnivores. Ces deux espèces sont similaires en azote, mais significativement différentes en carbone avec -17.70 ± 0.44 ‰ et -16.76 ± 0.51 ‰ pour *P. coelestis* et *C. janthinoptera* respectivement (KW, $p < 0.05$; Figure V.4).

Groupes trophiques

D'après les données de la littérature (voir Annexe V.1) et les comparaisons précédemment réalisées à partir des résultats isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, les espèces et taxons ont été répartis au sein de 6 groupes trophiques pour les invertébrés et 7 pour les poissons pour simplifier l'information (Figure V.5).

Pour les invertébrés, les groupes trophiques comprennent le **zooplancton** (Z : zooplancton 300-500 μm , 1000-2000 μm et non-trié), les **filtreurs** (F : ascidies, *Spheciospongia* sp. et *P. margaritifera*), les **herbivores-omnivores** (HO : *Phyllidia* spp., *C. vakovako*, *D. sanguinocarpus*, *Mauritia* spp. et *E. diadema*), le **détritivore** (D : *Holothuria* sp.), les **carnivores** (C : *C. ramosus* et *M. armigera*) et le **piscivore** (p : *C. conco*).

Pour les poissons, les groupes trophiques sont répartis avec les **herbivores** (H : *A. nigricans*, *A. reversus*, *A. lineatus* et *C. variolosus*), les **herbivores-détritivores** (HD : *C. flavicauda*, *C. marginatus*, *S. koputea*, *S. rubroviolaceus*), les **omnivores** (O : *C. flavissima*, *C. janthinoptera* et *P. coelestis*), les **planctonophages-carnivores** (PkC : *L. tapeinosoma*, *C. abrupta*, *A. lativittatus*, *M. berndti*, *C. trichrous* et *O. relativus*), le **corallivore** (Cor : *C. ornatissimus*), les **carnivores** (C : *C. oxycephalus*, *H. claudia*,

P. antennata, *S. possi*, *S. tiere*, *E. fasciatus*, *L. gibbus*, *L. kasmira* et *E. pardalis*) et le **piscivore** (P : *C. argus*). Ces groupes trophiques seront utilisés pour les comparaisons de positions trophiques dans la suite des analyses.

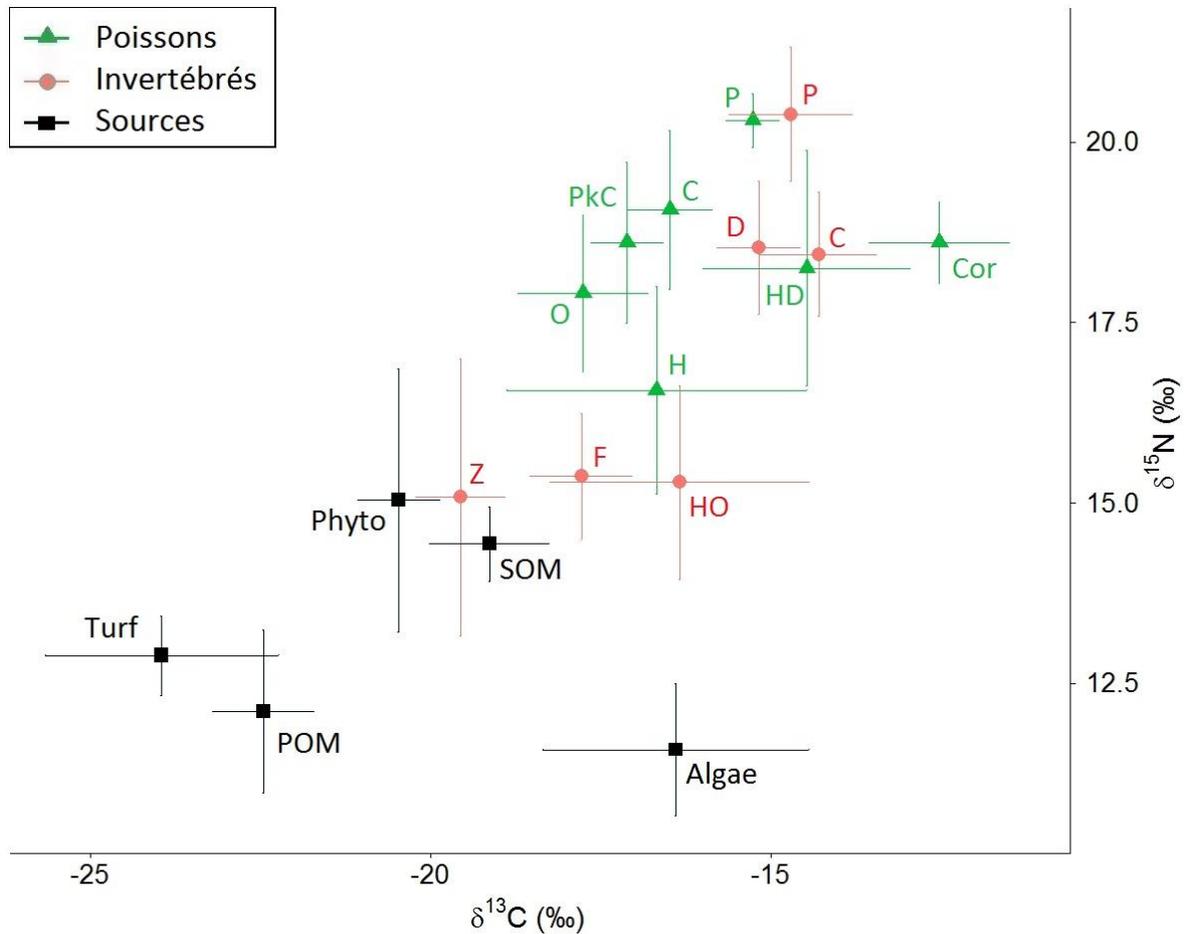


Figure V.5. Relations entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes et écart-type en ‰) des sources de matière organique (carrés noir) et des groupes trophiques des invertébrés (cercles rouge) et poissons (triangles vert). **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Z** : zooplancton, **F** : filtreurs, **H** : herbivores, **HD** : herbivores-détritivores, **HO** : herbivores-omnivores, **D** : détritivores, **O** : omnivores, **PkC** : planctonophages-carnivores, **C** : carnivores, **P** : piscivores, **Cor** : corallivores.

V.3.2. Positions trophiques

V.3.2.1. Comparaison des méthodes d'estimations

Plusieurs méthodes d'estimations de positions trophiques sont comparées ci-après, ces comparaisons sont réalisées uniquement pour huit consommateurs secondaires ayant des résultats à la fois en $\delta^{15}\text{N}$ -total (« Bulk ») et en $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ (Figure V.6, cf. § V.2.1).

Les calculs réalisés avec les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ du **phytoplancton** comme ligne de base (PT_{Phyto}), selon la méthode de Post (2002a), présentent les estimations de positions trophiques les plus faibles dans tous les cas (Figure V.6), avec des valeurs moyennes inférieures ou égales à 2.5 (Figure V.6, Annexe V.2). De manière générale, les estimations les plus élevées et se rapprochant le plus des positions trophiques de référence (PT_{ref} ; Froese et Pauly, 2018) sont celles calculées avec plusieurs acides aminés source et trophique ($\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$; Figure V.6, Annexe V.2). Seul *C. concho* présente des positions trophiques plus élevées avec l'équation de Post (2002a), notamment l'estimation réalisée avec *Pinctada margaritifera* en ligne de base (PT_{Pima}) dont la valeur moyenne est significativement plus élevée que celles calculée avec les acides aminés (KW, $p < 0.05$; Figure V.6).

Toutefois, pour chaque espèce, les différentes méthodes d'estimation des positions trophiques calculées avec les acides aminés ($\text{PT}_{\text{Glu-Phe}(1)}$, $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}(2)}$ et $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$) ne sont pas significativement différentes entre elles (KW, $p > 0.05$). Seuls *L. gibbus* et *C. argus* présentent des positions trophiques significativement plus élevées avec $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$ par rapport à celles calculées avec la phénylalanine et l'acide glutamique (KW, $p < 0.05$ dans tous les cas). *L. bohar* montre également une position trophique plus élevée avec $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$ (4.46 ± 0.20) qu'avec $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}(1)}$, $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}(2)}$ (3.38 ± 0.23 et 3.82 ± 0.26 , respectivement ; Annexe V.2).

Pour les estimations réalisées selon la méthode de Post (2002a), les calculs faits avec les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues (PT_{Algae}) et de *Pinctada margaritifera* (PT_{Pima}) donnent des résultats similaires à ceux des positions trophiques de références (PT_{ref}) et des estimations obtenues avec les acides aminés en général (Figure V.6). À l'exception de *L. gibbus* et *C. argus* où PT_{Pima} et PT_{Algae} sont significativement différents de $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$ (KW, $p < 0.001$), mais également de *C. concho* où seul PT_{Algae} et $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}(2)}$ ne sont pas différent (KW, $p = 0.06$; Figure V.6).

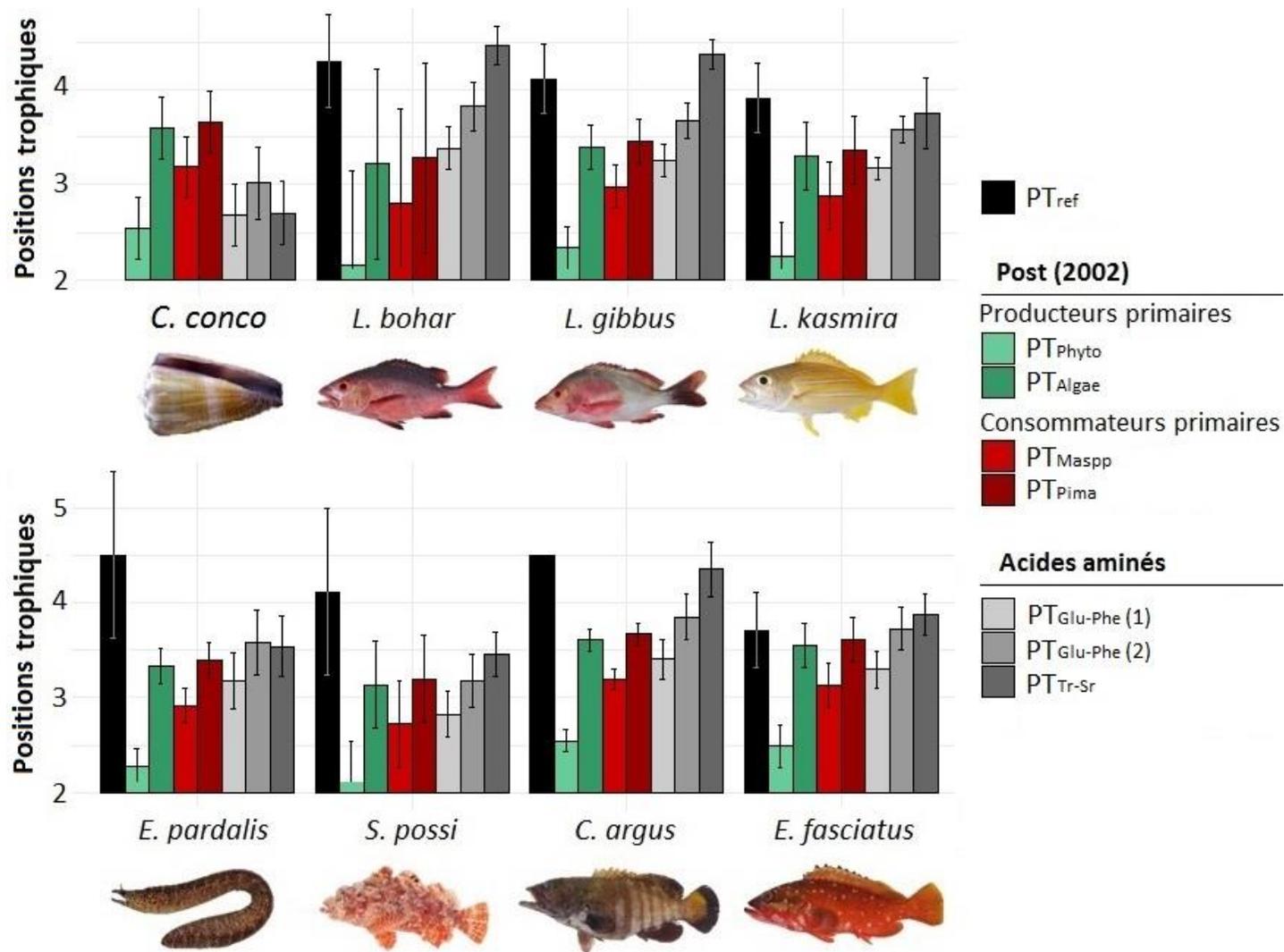


Figure V.6. Comparaisons des positions trophiques de consommateurs secondaires. Positions trophiques de référence (PT_{ref} en noir). Estimations selon la méthode de Post (2002a) avec en ligne de base des producteurs primaires (PT_{Phyto} et PT_{Algae} en vert) et des consommateurs primaires (PT_{Maspp} et PT_{Pima} en rouge). Estimations avec les $\delta^{15}N$ des acides aminés sources et trophiques (en gris), selon les méthodes de Chikaraishi *et al.* (2010) ($PT_{Glu-Phe(1)}$), Nielsen *et al.* (2015) ($PT_{Glu-Phe(2)}$) et Choy *et al.* (2015) (PT_{Tr-Sr}). Sr : AA source (phénylalanine et glycine) et Tr : AA trophique (alanine, leucine, proline et acide glutamique).

Concernant les espèces, *C. concho* et *C. argus* ont des signatures $\delta^{15}\text{N}$ très proches (20.34 ± 1.10 ‰ et 20.36 ± 0.39 ‰, respectivement ; Annexe V.2). Les estimations de positions trophiques calculées avec la formule de Post (2002a) donnent des résultats similaires pour ces deux espèces (Figure V.6 ; Annexe V.2). Par contre, les calculs réalisés avec le $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés donnent des niveaux trophiques nettement différents, notamment $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$ pour lequel *C. argus* se positionne à 4.35 ± 0.29 et *C. concho* à 2.70 ± 0.34 (Figure V.6 ; Annexe V.2). *L.bohar* présente les valeurs les plus variables pour les estimations réalisées avec l'équation de Post (2002a), alors que les estimations réalisées avec les $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés présente des variations d'amplitudes beaucoup plus faibles (Figure V.6 ; Annexe V.2). L'ensemble des positions trophiques estimées pour *E. pardalis* et *S. possi* sont inférieures à celles référencées dans *Fishbase* (Froese et Pauly, 2018 ; Figure V.6 ; Annexe V.2). Pour chaque espèce, les résultats obtenus présentent des écarts importants selon la méthode d'estimation utilisée. Par exemple pour *L. bohar*, les positions trophiques obtenues varient de 2.16 à 4.46 entre les valeurs de PT_{Phyto} et $\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$ (Figure V.6 ; Annexe V.2).

V.3.2.2. Structure de l'ensemble du réseau trophique

Les estimations des positions trophiques ont été réalisées en prenant en compte les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés sources ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$: phénylalanine et glycine) obtenus pour les huit consommateurs secondaires analysés pour les $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$. Ces estimations de positions trophiques ont été calculées avec l'équation de Post (2002a), avec comme ligne de base (a) le $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ moyen global (sans distinction de saisons ; Figure V.7.B), puis (b) le $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ moyen pour chaque saison (Figure V.8).

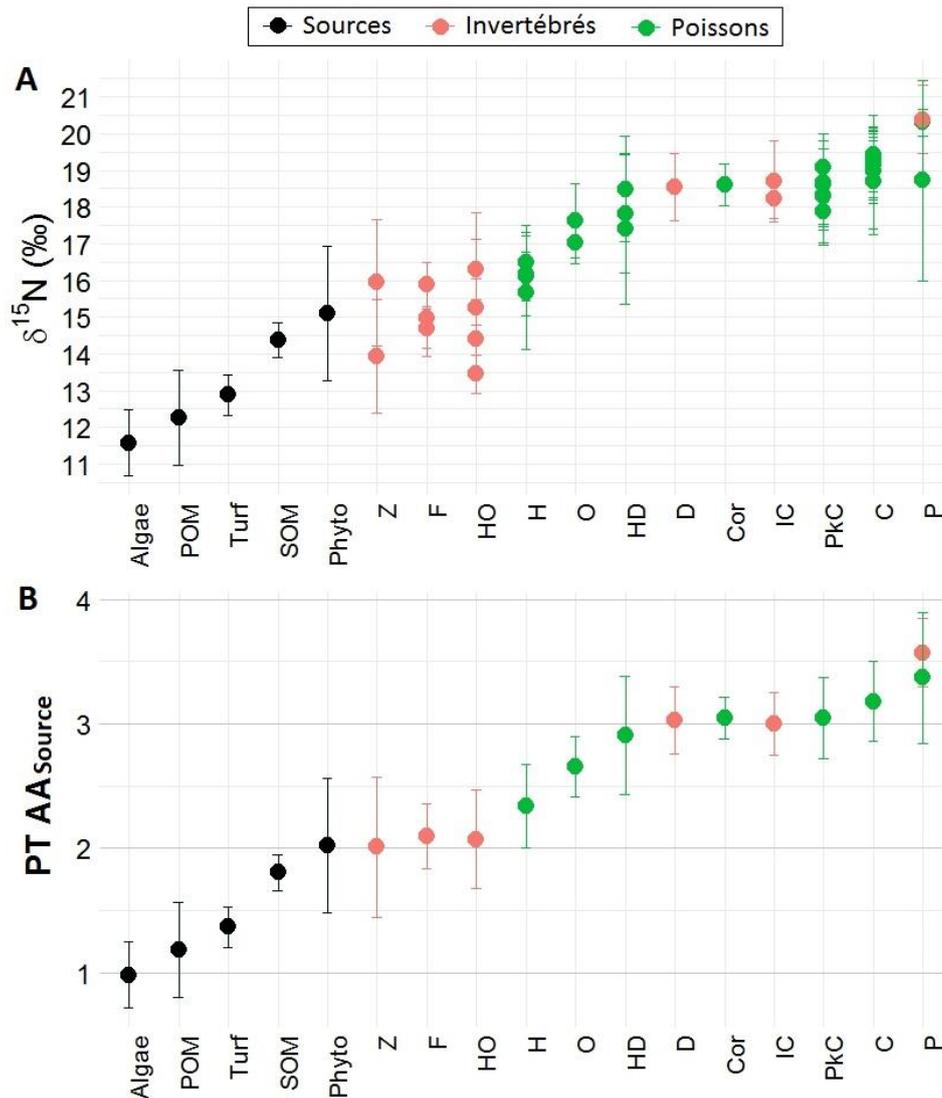


Figure V.7. Valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de chaque groupe d'espèces (A) et estimations des positions trophiques (B) par groupe trophique. Calcul des positions trophiques avec l'équation de Post (2002a), avec le $\delta^{15}\text{N}$ moyen des acides aminés sources (glycine et phénylalanine) en ligne de base sans distinction des saisons ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Sr}} = 11.64$ ‰). Sources de matière organique en noir, invertébrés en rouge et poissons en vert. **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **Turf** : turf algal, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Phyto** : phytoplancton, **Z** : zooplancton, **F** : filtreurs, **HO** : herbivores-omnivores, **H** : herbivores, **O** : omnivores, **HD** : herbivores-détritivores, **D** : détritivores, **Cor** : corallivores, **IC** : invertébrés carnivores, **PkC** : planctonophages-carnivores, **C** : carnivores, **P** : piscivores.

Les estimations de position trophique calculées avec $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ global comme ligne de base, positionnent les sources de matière organique entre 1 et 2 (Figure V.7.B). Parmi les producteurs primaires, les macroalgues présentent la position trophique la plus faible (PT = 0.98 ± 0.27), le phytoplancton la plus élevée (PT = 2.02 ± 0.54) et le turf algal est en position intermédiaire (PT = 1.37 ± 0.16). Pour les réservoirs de matière organique, la POM présente une position trophique plus faible de la SOM (1.19 ± 0.38 et 1.81 ± 0.14). Les consommateurs ont des positions trophiques comprises entre 2.01 ± 0.57 pour le zooplancton et 3.57 ± 0.27 pour les invertébrés piscivores (*C. concho*). Les consommateurs

primaires et omnivores (zooplancton, filtreurs, herbivores-omnivores, herbivores, omnivores et herbivores-détritivores) sont compris en moyenne entre les positions trophiques de 2 et 3. Les consommateurs secondaires (planctonophages, corallivores, carnivores et piscivores) et détritivores ont des positions trophiques supérieures ou égale à 3 (Figure V.7.B). Ces estimations mettent en évidence une position trophique similaire pour le phytoplancton et le zooplancton (Figure V.7.B). Le phytoplancton présente ainsi une position trophique élevée par rapport à ce qui est attendu pour un producteur primaire ($PT \sim 1$).

Variabilités saisonnières

Pour l'étude des variations de position trophique des consommateurs entre les saisons, en conservant une **ligne de base de valeur constante** pour les calculs ($\delta^{15}N_{AA-Sr} = 11.64 \text{ ‰}$), des tendances diverses apparaissent selon les groupes trophiques (Figure V.8.A). Six groupes trophiques (Filtreurs, Herbivores-Omnivores, Omnivores, Détritivores, Corallivores et Invertébrés Carnivores) ne montrent pas de tendance particulière entre les saisons, présentant des positions trophiques relativement similaires (Figure V.8.A). Cinq groupes trophiques (Herbivores, Herbivores-Détritivores, Planctonophages-Carnivores, Carnivores et Piscivores) présentent des tendances saisonnières, avec des positions trophiques plus élevées en saison fraîche qu'en saison chaude (Figure V.8.A). Seul le zooplancton présente une tendance inverse, avec une position trophique plus élevée en saison chaude (Figure V.8.A).

En appliquant une **ligne de base spécifique à chaque saison** ($\delta^{15}N_{AA-Sr} = 12.81 \text{ ‰}$ et 10.47 ‰ , pour la saison fraîche et chaude respectivement), une tendance saisonnière nette se dessine. La majorité des groupes trophiques présentent ainsi des positions trophiques plus élevées en saison chaude qu'en saison fraîche (Figure V.8.B). Seuls les herbivores-détritivores, les planctonophages-carnivores, les carnivores et les piscivores (Herbivores-Détritivores, Planctonophages, Carnivores et Piscivores, respectivement) présentent très peu ou pas de variation entre les saisons (Figure V.8.B). Ces résultats sont similaires aux variations saisonnières observées pour les positions trophiques estimées avec les acides aminés sources et trophiques des huit consommateurs secondaires (Annexe V.3). En effet, les positions trophiques $PT_{Glu-Phe(1)}$, $PT_{Glu-Phe(2)}$ et PT_{Tr-Sr} des consommateurs secondaires présentent toutes des valeurs sensiblement plus élevées en saison chaude qu'en saison fraîche, à l'exception de *E. pardalis* et *L. kasmira* pour lesquels la tendance est inverse pour au moins une des trois valeurs de PT testées (Annexe V.3).

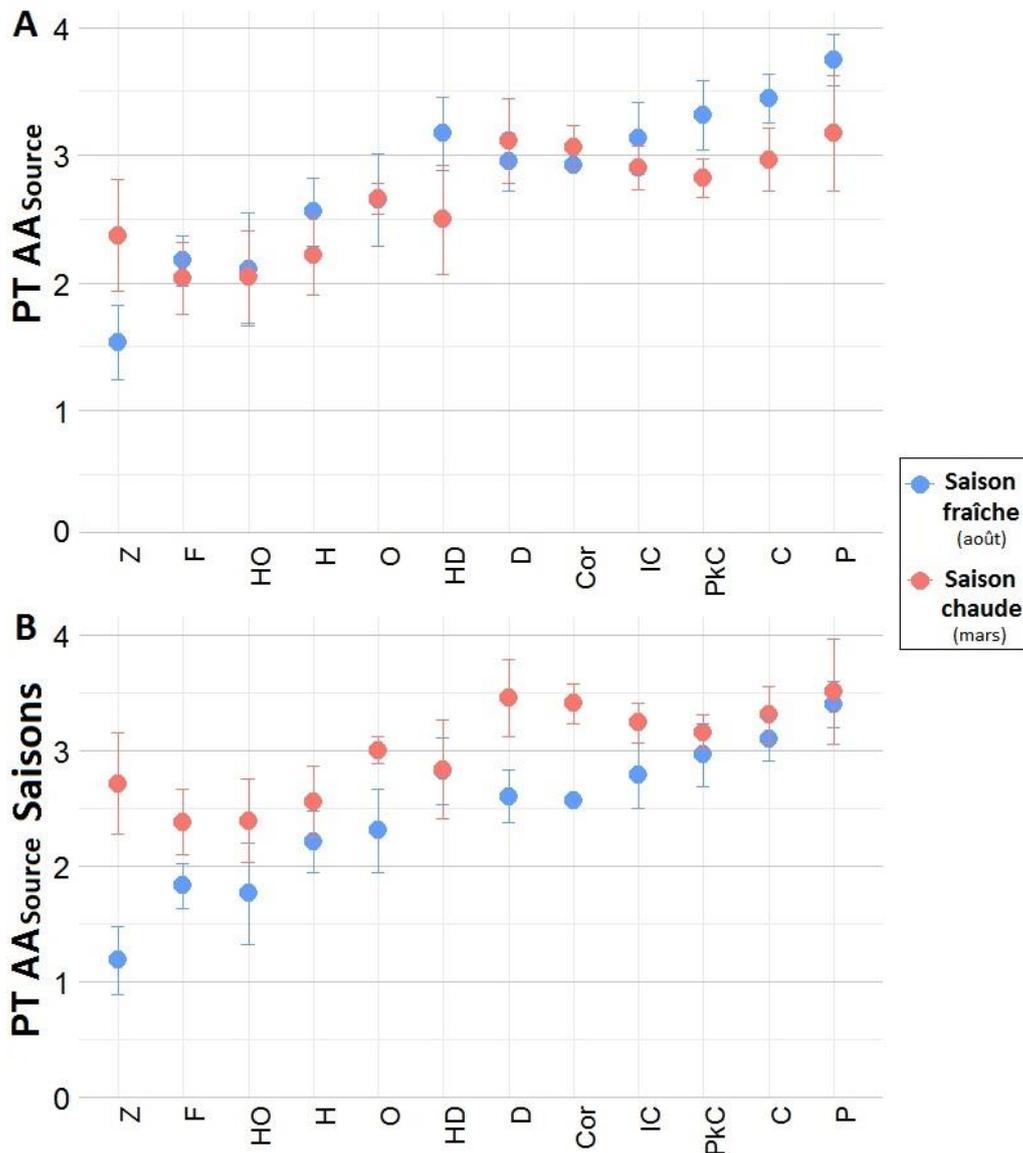


Figure V.8. Estimations des positions trophiques pour les consommateurs par groupe trophique calculées avec l'équation de Post (2002a), avec le $\delta^{15}\text{N}$ moyen des acides aminés sources (glycine et phénylalanine) en ligne de base. **A** : ligne de base sans distinction des saisons ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Sr}} = 11.64 \text{ ‰}$); **B** : ligne de base spécifique à chaque saison (saison fraîche $\delta^{15}\text{N}_{\text{Sr}} = 12.81 \text{ ‰}$, saison chaude $\delta^{15}\text{N}_{\text{Sr}} = 10.47 \text{ ‰}$). Saison fraîche en bleu, saison chaude en rouge. **Z** : zooplancton, **F** : filtreurs, **HO** : herbivores-omnivores, **H** : herbivores, **O** : omnivores, **HD** : herbivores-détritivores, **D** : détritivores, **Cor** : corallivores, **IC** : invertébrés carnivores, **PkC** : planctonophages-carnivores, **C** : carnivores, **P** : piscivores.

Pour les deux méthodes d'estimations des positions trophiques présentées en Figure V.8, la différence entre la position trophique minimale et maximale est plus importante en saison fraîche qu'en saison chaude. En effet, en saison fraîche la différence entre le zooplancton et les piscivores est d'environ 2.21, alors qu'en saison chaude la différence moyenne est d'environ 1.13. Toutefois, la position trophique maximale reste quasiment identique entre les deux saisons soit 3.40 ± 0.20 en saison fraîche et 3.51 ± 0.45 en saison chaude (Figure V.8.B).

V.4. Discussion

V.4.1 Groupes trophiques

Les invertébrés et poissons présentent une large gamme de valeurs de leurs signatures isotopiques en carbone et en azote, reflétant une grande diversité alimentaire pour les organismes échantillonnés (Cresson *et al.*, 2014; Dromard *et al.*, 2015). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont permis d'assigner chaque taxon échantillonné à un groupe trophique. De manière générale, nos résultats sont en accord avec les groupes fonctionnels proposés par les analyses de contenus stomacaux (Choat *et al.*, 2002; Kulbicki *et al.*, 2005; Froese et Pauly, 2018). Cependant, les signatures isotopiques de plusieurs espèces suggèrent des régimes alimentaires différents de ceux proposés dans la littérature.

En effet, les **nudibranches** de la famille des Phylliididae sont décrits dans la littérature comme consommateurs préférentiels d'éponges (van Alphen *et al.*, 2011). Or dans notre cas, leurs signatures isotopiques excluent la consommation de l'espèce d'éponge collectée (i.e. *Sphaciospongia* sp., espèce dominante sur nos sites ; Figure V.3). Au regard de nos données, ces nudibranches consomment certainement principalement d'autres organismes ou d'autres espèces d'éponges. Par ailleurs, nos analyses isotopiques sont en accord avec les résultats de Briand *et al.* (2016) suggérant que le Pomacanthidae *Centropyge flavissima*, décrit comme herbivore (Froese et Pauly, 2018), exploiterait en réalité des ressources plus diversifiées. Les valeurs appauvries en $\delta^{13}\text{C}$ de *C. flavissima*, similaires à celles d'*A. nigricans*, suggèrent un apport notable du turf algal dans le bol alimentaire de cette espèce. Pour l'azote, les signatures isotopiques de *C. flavissima* sont semblables à celles de la majorité des espèces échantillonnées (i.e. planctonophages, carnivores, *C. marginatus* et *C. ornatissimus*), laissant un large choix de proies probables permettant d'expliquer ces fortes valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (e.g. plancton, détritus, corail, petits invertébrés, etc.). Ces écarts aux régimes alimentaires décrits dans la littérature pour ces espèces illustrent la nécessité d'employer ces données de référence avec précaution. Comme évoqué précédemment, bien que globalement pertinentes, la fiabilité de ces données de référence est dépendante de la qualité des données empiriques et de la prise en compte des variabilités spatiales pour certaines espèces (Bierwagen *et al.*, 2018).

Les **Cypraeidae** *Mauritia* spp. sont décrits dans la littérature comme ayant un régime alimentaire composé majoritairement d'éponges, pouvant être complété par des algues filamenteuses ou calcaires (Renaud, 1976; Hayes, 1983; Osorio *et al.*, 1993). Dans notre

étude, ces gastéropodes présentent des signatures en carbone différentes des *Sphaciospongia* sp. sans toutefois présenter de différences en $\delta^{15}\text{N}$ (Figure V.3), ces résultats suggèrent que les éponges échantillonnées ne sont pas les proies exclusives de ces gastéropodes. Il est probable que d'autres éponges non-échantillonnées, ayant des signatures en azote plus faibles que les *Sphaciospongia* sp., soient consommés par ce gastéropode. Toutefois, la position trophique des *Mauritia* spp., similaire à celles d'organismes définis comme herbivores ou potentiellement omnivores (i.e. *E. diadema*, *C. variolosus*, *A. lineatus* et *A. reversus*), et les résultats des modèles de mélange (cf. Chapitre IV), supposent un apport non-négligeable de **macroalgues** dans le régime alimentaire de ces gastéropodes. Selon Post (2002a), les gastéropodes brouteurs ont tendance à refléter la signature isotopique des détritits et du phytobenthos (e.g. algues, cyanobactéries, fungi, bactéries), qui forment la base alimentaire des écosystèmes littoraux benthiques, alors que les bivalves (moules) tendent à refléter la signature isotopique du seston à la base des réseaux trophiques pélagiques.

Les oursins sont souvent décrits comme des organismes herbivores (Palomares et Pauly, 2018). Toutefois, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de *E. diadema*, comprises entre les Muricidae carnivores et les invertébrés supposés herbivores et/ou omnivores (i.e. Phyllididae spp., *D. sanguinocarpus*), similaires à celles de *Mauritia* spp. (Figure V.3), suggèrent une contribution importante d'autres ressources, en plus des macroalgues. Ce constat a déjà été fait pour d'autres espèces d'oursins, tel que *Echinometra mathaei* en Nouvelle-Calédonie (Briand *et al.*, 2016). La variabilité importante des signatures en carbone et en azote de *E. diadema* est concordante avec un régime alimentaire omnivore proposé par la littérature (i.e. algues, invertébrés, détritits ; Conand *et al.*, 2016).

Les deux espèces appartenant au genre *Ctenochaetus* présentent des signatures isotopiques très différentes, en effet *C. flavicauda* montre des valeurs en carbone et en azote plus faibles que celles des *C. marginatus*, se rapprochant des signatures isotopiques des Scarinae (Figure V.4). Pourtant, la morphologie du complexe dentaire des *Ctenochaetus* est similaire, avec des dents flexibles en forme de « peigne », supposant un régime alimentaire semblable pour ces deux espèces. La raison de cette différence pourrait être liée à un régime alimentaire présentant une part plus importante d'herbivorie pour *C. flavicauda* que pour *C. marginatus*, probablement plus omnivore comme décrit dans la littérature (Bacchet *et al.*, 2006 ; Miller, 2017 ; Froese et Pauly, 2018). Toutefois, ces différences pourraient également être liées à la taille des individus échantillonnés. En effet, *C. flavicauda* et *C. marginatus* présentent

la même tendance avec des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ augmentant avec la taille (voir Annexe V.4). Dans notre échantillonnage, *C. flavicauda* a une taille moyenne deux fois plus petite que *C. marginatus* (9.8 ± 4.9 cm et 19.9 ± 5.3 cm respectivement). Il est donc possible que ces espèces s'alimentent davantage sur des producteurs primaires (i.e. macroalgues) au stade « juvénile », avant de passer à une alimentation plutôt détritivore au stade adulte.

Nos résultats confortent également l'appartenance de *C. ornatissimus* au groupe fonctionnel des corallivores (Robertson, 1982). En effet, cette espèce présente des signatures en carbone très enrichies par rapport aux autres poissons analysés, dont la valeur moyenne en carbone de -12.53 ± 1.04 ‰ est semblable à celle répertoriée pour d'autres Chaetodontidae corallivores (e.g. *C. lunulatus* $\delta^{13}\text{C}$ entre environ -13 et -10 ‰ - Greenwood *et al.*, 2010; Briand *et al.*, 2016). Ces résultats suggèrent que les coraux marquisiens, bien qu'étant peu abondants, pourraient représenter une source alimentaire notable pour certaines espèces.

Pour plusieurs espèces de notre étude, les informations concernant leur régime alimentaire étaient limitées voire inexistantes, notamment pour les **espèces endémiques** aux îles Marquises telles que les Apogonidae *A. lattivittatus* et *O. relativus* ou le Conidae *C. conco*. Nos résultats montrent des signatures isotopiques relativement similaires entre ces deux Apogonidae (Figure V.4), les plaçant parmi les zooplanctonophages et/ou carnivores. Ces résultats sont en accord avec le régime alimentaire des Apogonidae composé en général de zooplancton et d'invertébrés benthiques (Hiatt et Strasburg, 1960; Marnane et Bellwood, 2002; Kulbicki *et al.*, 2005; Froese et Pauly, 2018). Les observations des contenus stomacaux ont permis d'identifier la présence de stomatopodes dans l'estomac d'un *Apogon lattivittatus* (Annexe V.4). Cette observation unique va dans le sens des propositions alimentaires précédentes mais ne peut en aucun cas permettre de statuer sur le régime alimentaire de cette espèce.

Le Conidae *Conus conco* présente des signatures moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ très élevées, proche de celles obtenues pour le Serranidae *Cephalopholis argus*. La position des *C. argus* dans le réseau trophique est cohérente avec leur régime alimentaire supposé **piscivore** (Froese et Pauly 2018 ; Annexe V.1). Dans notre étude, l'analyse des contenus stomacaux de quelques *C. argus* met en évidence des proportions majoritaires de poissons (~70 %), complétées par des crustacés (Annexe V.5), supposant un régime alimentaire non-exclusivement piscivore. À ce jour, aucune étude ne s'est intéressée à l'alimentation des *C. conco*, mais les Conidae sont des organismes carnivores dont plusieurs espèces consomment majoritairement ou

exclusivement des poissons (Duda *et al.*, 2001). Étant donné les valeurs très proches en $\delta^{15}\text{N}$ de *C. concho* avec *C. argus*, il est probable que cette espèce ait un régime alimentaire piscivore ou consomme des organismes également carnivores ou piscivores.

Le régime alimentaire des Blenniidae, bien que souvent supposées herbivores-détritivores, ne semble pas clairement établi dans la littérature. Dans notre étude, les signatures isotopiques de *C. variolosus* sont semblables à celles des Acanthuridae, considérés comme principalement herbivores. *C. variolosus* et *A. lineatus* présentent des valeurs en carbone plus élevées et significativement différentes d'*A. nigricans*, ces résultats supposent que les deux premières espèces ne s'alimenteraient pas ou peu sur le turf algal par rapport à ce qui a été démontré pour *A. nigricans* (*cf.* Chapitre IV).

Bien qu'une grande variété d'organismes appartenant à différents groupes trophiques ait été échantillonnée, de nombreux consommateurs potentiels ne l'ont pas été. Parmi les invertébrés, plusieurs proies potentielles des carnivores n'ont pas été collectés (e.g. crabes, crevettes, annélides, coraux, etc.). Malgré cela, notre échantillonnage comprend un grand nombre d'invertébrés souvent négligés dans les études de réseaux trophiques, des poissons de petites tailles souvent moins bien documentés que les espèces plus grandes, des espèces endémiques encore peu ou pas étudiées. Ce travail fournit ainsi de nouvelles informations substantielles sur les interactions alimentaires au sein des réseaux trophiques marquisiens et des récifs coralliens en général.

V.4.2 Positions trophiques

Les estimations de positions trophiques des organismes au sein d'un réseau trophique sont essentielles pour comprendre leurs interactions (Hussey *et al.*, 2014). La détermination des positions trophiques permet également la comparaison des données isotopiques entre différents écosystèmes, ayant des sources d'azote et des processus biogéochimiques différents (Cabana et Rasmussen 1996, Vander Zanden et Rasmussen 1999, Post, 2002b). Toutefois, les estimations de positions trophiques doivent être interprétées avec prudence, car la PT est dépendante de nombreux facteurs tels que la méthode de calcul utilisée (i.e. équations, constantes, variables), du stade ontogénique des organismes (e.g. certaines espèces changent de régime alimentaire entre la phase juvénile et adulte, la taille des proies consommées change avec la taille du prédateur, etc.), mais également de la période considérée (i.e. saisons, années, etc. ; Briand *et al.*, 2016). Concernant notre étude, huit espèces ont été analysées pour

le $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$, représentant 44 échantillons sur les 797 analysés pour les isotopes stables « *bulk* ». Ainsi, il est possible que les valeurs obtenues en $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$, utilisées pour les calculs des positions trophiques de l'ensemble des organismes collectés, ne reflètent pas exactement la structure et le fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique.

V.4.2.1. Comparaison des méthodes

L'interprétation des positions trophiques estimées à partir de l'équation de Post (2002a) et des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ du « *Bulk* » des organismes est complexe, car ces PT dépendent de la variation de la composition isotopique en azote des producteurs primaires et du nombre moyen de niveaux trophiques existants entre le consommateur et la ligne de base (Vander Zanden et Rasmussen, 2001). Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de consommateurs primaires sont préférentiellement utilisées pour estimer la composition isotopique de la ligne de base. Ces organismes peuvent toutefois présenter un certain degré d'omnivorie (e.g. organismes filtreurs) supposant une PT supérieure à 2 (Vander Zanden et Fetzer, 2007). De plus, le facteur d'enrichissement en ^{15}N par position trophique est souvent considéré égal à 3.4 ‰ (Post, 2002a). Toutefois, plusieurs auteurs proposent des facteurs d'enrichissement différents selon les groupes trophiques considérés, notamment pour les herbivores (Vanderklift et Ponsard, 2003; Martínez Del Rio *et al.*, 2009; Caut *et al.*, 2009; Hussey *et al.*, 2014). Ainsi, la perception de la structure des réseaux trophiques a récemment évolué et l'estimation des positions trophiques à partir d'un $\Delta^{15}\text{N}$ « constant » ne semble plus pertinente (Hussey *et al.*, 2014). Ce facteur d'enrichissement constant entraîne donc vraisemblablement des erreurs dans les estimations de PT. Toutefois, dans le cas d'un échantillonnage très diversifié l'application de facteurs spécifiques aux espèces (ou groupes trophiques) est souvent difficilement réalisable. En effet, les facteurs d'enrichissement proposés dans la littérature sont encore trop restreints, davantage d'expériences d'alimentation contrôlée et de modélisation seraient nécessaires pour combler ces lacunes.

D'après les données sur l'alimentation disponibles dans la littérature (Froese et Pauly, 2018), les positions trophiques des huit carnivores comparés devraient se situer entre 3.7 et 4.5 (Annexe V.1). Les estimations de PT basées sur les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des AA sources et trophiques ($\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$) préconisés par Choy *et al.* (2015) ont présenté les résultats les plus proches des PT de références. Les calculs basés sur le $\delta^{15}\text{N}$ de la phénylalanine et l'acide glutamique, prenant en compte les valeurs proposées par Chikaraishi *et al.* (2010 ; $\Delta=7.6$ ‰ et $\beta=3.4$ ‰ ; $\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}(\mathbf{1})$), semblent davantage sous-estimer la PT des consommateurs

(Figure V.6). Pour la constante β , représentant la différence entre le $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés sources et trophiques dans les producteurs primaires, la valeur de 3.4 ‰ est communément acceptée (Chikaraishi *et al.*, 2009, 2010 ; Hannides *et al.*, 2013; Vokhshoori et McCarthy, 2014; Annexe II.2). Concernant la deuxième constante (Δ), représentant l'enrichissement trophique en ^{15}N entre les acides aminés sources et trophiques des consommateurs, les essais qui ont permis de proposer la valeur de 7.6 ‰ ont été réalisés sur un nombre limité d'organismes, de type de tissus et de conditions physiologiques (Chikaraishi *et al.*, 2009). Plusieurs études utilisant ce facteur de fractionnement ont obtenu des positions trophiques sous-estimées (Lorrain *et al.*, 2009; Dale *et al.*, 2011 ; Germain *et al.*, 2013), ainsi la valeur de 7.6 ‰ serait probablement trop élevée et non-cohérente pour être appliqué à différents organismes ou tissus (Lorrain *et al.*, 2015). D'après ces auteurs, des études supplémentaires sont nécessaires pour pouvoir appliquer et interpréter avec confiance les positions trophiques estimées avec les analyses isotopiques des acides aminés, notamment en réalisant des expériences d'alimentation contrôlées pour établir des facteurs d'enrichissement appropriés et évaluer le taux de renouvellement des acides aminés (e.g. Bradley *et al.*, 2014). Des études doivent également être menées pour mieux comprendre les mécanismes associés au facteur de fractionnement isotopiques, lui-même lié au métabolisme des acides aminés (e.g. transamination enzymatique de l'acide glutamique ; Miura et Goto, 2012), et comparer les positions trophiques estimées avec d'autres technique que l'analyse des acides aminés.

En comparant avec les estimations réalisées selon la méthode de Post (2002a), les calculs prenant le $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues (PT_{Algae}) et de *Pinctada margaritifera* (PT_{Pima}) en ligne de base donnent des résultats proches des positions trophiques de références (PT_{ref}) et des estimations obtenues avec les acides aminés de manière générale. Ces résultats mettent également en évidence une sous-estimation importante des positions trophiques calculées avec les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton (PT_{Phyto}).

V.4.2.2. Structure du réseau trophique

L'utilisation des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés sources ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$) pour les estimations de positions trophiques, apporte de nouvelles informations concernant la façon dont les producteurs primaires et réservoirs de matière organique sont utilisés par les consommateurs dans le fonctionnement du réseau trophique. Ainsi, les macroalgues sont les producteurs primaires dont la valeur moyenne est la plus proche de la position trophique représentant la base du réseau trophique ($\text{PT}=1$). Ces résultats sont cohérents avec

les interprétations précédentes où la ligne de base serait principalement supportée par les macroalgues (*cf.* Chapitre IV). La MOP présente une position trophique moyenne d'environ 1.20, cette valeur est proche de celle attendue pour ce type d'échantillon (PT ~1.5 ; Lorrain *et al.*, 2015). Quant au phytoplancton, la position trophique estimée est d'environ 2 (Figure V.7.B), alors que la PT des producteurs primaires est attendu autour de 1 (Post, 2002a). Ces résultats supposent la présence d'organismes non-photosynthétiques (PT > 1), tel que du zooplancton, dans ces échantillons. Ainsi, ces résultats permettent d'expliquer les positions trophiques aberrantes relevées précédemment lorsque les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton (PT_{Phyto}) ont été utilisées.

Il est intéressant de comparer les estimations de positions trophiques obtenues avec les isotopes stables de l'azote avec les PT de référence, basées sur l'analyse des contenus stomacaux (Froese et Pauly, 2018). Une partie de nos résultats sont concordants avec ceux référencés par Froese et Pauly (2018), notamment pour les poissons herbivores (PT_{ref} = 2.0), les corallivores (PT_{ref} = 2.8 ± 0.3) et les planctonophages (PT_{ref} entre 3 et 3.7 ; Figure V.7.B). Pour les autres groupes trophiques, nos résultats suggèrent que les valeurs proposées par *Fishbase* sur-estiment la position trophique « réelle » des poissons omnivores (PT_{ref} ~3.2), carnivores (PT_{ref} entre 3.4 et 4.3) et piscivores (PT_{ref} = 4.5) par rapport aux données de référence. Nos observations sont en accord avec Page *et al.* (2013) qui suggèrent que les estimations basées sur les contenus stomacaux tendent à surestimer les positions trophiques des organismes de haut rang trophique. Ainsi, les invertébrés et poissons herbivores contribueraient de manière plus importante au régime alimentaire des espèces carnivores et piscivores, par rapport à ce qui est suggéré par les seules analyses de contenus stomacaux. Toutefois, comme évoqué précédemment, le facteur d'enrichissement constant de 3.4 ‰ utilisé dans l'équation de Post (2002a) peut être source d'erreurs, l'application de facteurs d'enrichissement spécifiques aux groupes trophiques ou aux espèces permettrait d'affiner ces résultats.

En comparant nos résultats (Figure V.7) avec ceux obtenus pour un autre écosystème corallien en Polynésie française (*i.e.* Mururoa ; Page *et al.*, 2013 ; Figure V.2), la majorité des organismes considérés ont des positions trophiques équivalentes. Les macroalgues sont également désignées comme ligne de base (PT= 1), le zooplancton a une position trophique d'environ 2, les corallivores, planctonophages et carnivores ont une position trophique proche de 3, et enfin les piscivores ont une PT d'environ 3.5. Seuls les poissons herbivores-détritivores (*i.e.* *Ctenochaetus* et *Scarus*) présentent dans notre étude des positions trophiques

supérieures à celles de Page *et al.* (2013), avec toutefois une variabilité importante aux Marquises. Ainsi, les positions trophiques ne montrent pas de différence nette entre ces deux réseaux trophiques. Pourtant, les organismes composants les réseaux trophiques marquisiens présentent des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que la normale (*cf.* Chapitre IV). Par exemple aux Marquises les macroalgues ont une valeur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ de 11.58 ± 0.91 ‰ contre environ 2.8 ± 0.3 ‰ à Mururoa (Page *et al.*, 2013), ou encore 0.5 et 3.8 ‰ en Nouvelle-Calédonie (Briand *et al.*, 2016). Ainsi ces résultats illustrent l'importance des estimations de positions trophiques pour pouvoir prendre en compte les variabilités de la ligne de base afin de comparer des données isotopiques contrastées entre différents écosystèmes (Cabana et Rasmussen, 1996 ; Vander Zanden et Rasmussen, 1999 ; Post, 2002b).

Toutefois, une des limites des estimations de positions trophiques est l'utilisation d'une valeur de ligne de base unique. Or les consommateurs peuvent acquérir l'azote provenant de plusieurs réseaux trophiques, s'alimentant à la fois sur des sources benthiques/littorales (e.g. macroalgues) et pélagiques (e.g. phytoplancton). Dans notre étude, ce biais est contourné par l'utilisation du $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ des acides aminés sources ($\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$) analysés sur des consommateurs de hauts rangs trophiques. Sachant que les prédateurs consomment une grande diversité de proies se basant probablement sur différentes sources de MO, leur $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ est supposé refléter la ligne de base « globale ».

V.4.2.3. Variabilité saisonnière

L'utilisation du $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA-Sr}}$ spécifique à chaque saison pour le calcul des positions trophiques (Figure V.8.B) a permis de mettre en évidence un **enrichissement global du réseau trophique en saison chaude**, ce qui n'était pas perceptible en utilisant une valeur moyenne sur l'année (saisons confondues ; Figure V.8.A). Cette variabilité saisonnière est toutefois faiblement marquée pour les espèces des plus hauts rangs trophiques (planctonophages-carnivores, carnivores et piscivores), mais également pour les poissons herbivores-omnivores.

Des variations temporelles de positions trophiques ont déjà été mises en évidence notamment pour le zooplancton, par exemple dans l'écosystème du courant de Californie où le zooplancton présentait une PT supérieure en période *El Niño* par rapport aux autres années (Décima *et al.*, 2013). Dans notre cas, nos missions de terrains se sont déroulées durant une phase ENSO neutre, l'influence de ce phénomène est donc écartée. Les travaux de Hannides

et al. (2009) montrent également une variation en $\delta^{15}\text{N}$ de 10 ‰ pour le zooplancton collecté au niveau du Gyre subtropical du Pacifique nord, selon la période de collecte. Ces variations seraient principalement le reflet des changements en $\delta^{15}\text{N}$ des nutriments disponibles dans le milieu (*cf.* Chapitre IV), mais pourraient également être liées à des modifications de la position trophique du zooplancton en lien avec des changements de communautés planctoniques ; Hannides *et al.*, 2009).

Le décalage entre les positions trophiques minimale et maximale des espèces (ou groupes trophiques) est plus important en saison fraîche qu'en saison chaude, ce qui pourrait suggérer une plus grande flexibilité alimentaire en saison fraîche. Ces observations pourraient être liées à l'abondance du phytoplancton à cette saison, offrant une source de MO de qualité nutritive élevée pouvant compléter l'alimentation des consommateurs basée principalement sur les macroalgues. Toutefois, la position trophique maximale est quasiment identique entre les deux saisons, soit environ 3.5. Cette position trophique maximale de 3.5 reportée pour le réseau trophique côtier marquisien est cohérente avec la longueur trophique estimée pour les écosystèmes côtiers prenant les téléostéens comme prédateur supérieur (PT~ 3.4 ; Vander Zanden et Fetzer, 2007).

V.5. Conclusions

Nos résultats mettent en évidence une variabilité importante des estimations de position trophiques en fonction des méthodes employées et du choix du descripteur de la ligne de base. En effet, les signatures isotopiques du phytoplancton étant vraisemblablement influencées par des organismes non-photosynthétiques, l'utilisation du phytoplancton comme producteur primaire induit des estimations de PT largement sous-estimées. Cet aspect relève l'intérêt de l'utilisation des valeurs isotopiques de la ligne de base obtenues avec l'analyse des acides aminés sources. Bien que les réseaux trophiques marquistiens présentent des signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées qu'un grand nombre de systèmes coralliens, les estimations de position trophique suggèrent un fonctionnement trophique similaire. Ainsi, malgré l'importance des contributions planctoniques dans ce système, les longueurs de chaînes trophiques restent usuelles. Ces résultats illustrent l'importance des calculs de positions trophiques, permettant de prendre en compte les variabilités de la ligne de base, afin de comparer le fonctionnement de différents réseaux trophiques. L'enrichissement isotopique en $\delta^{15}\text{N}$ du réseau trophique en saison chaude, mis en évidence dans le chapitre précédent, est appuyé par les résultats prenant en compte sur l'ensemble du réseau trophique.

Chapitre VI :

Synthèse générale et perspectives



© Cécile Berthe

VI.1. Synthèse générale

L'objectif principal de ce travail de thèse était de caractériser l'origine et le cheminement de la matière organique au sein de réseaux trophiques d'un écosystème côtier aux îles Marquises. L'étude des relations trophiques entre les différentes composantes du réseau trophique (i.e. sources de matière organique et consommateurs) a été menée en couplant trois types d'analyses. Ainsi, l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), supportée par celles d'acides gras marqueurs trophiques et du $\delta^{15}\text{N}$ d'acides aminés, constituent une approche multi-traceurs. La confrontation de plusieurs méthodes analytiques s'est avérée indispensable pour évaluer pleinement les interactions complexes des écosystèmes coralliens (Bierwagen *et al.*, 2018). L'utilisation couplée de ces trois techniques n'a jamais été appliquée, à notre connaissance, dans les études de relations trophiques. Plusieurs études ont toutefois associé des analyses d'isotopes stables du carbone et de l'azote avec des analyses d'acides gras marqueurs trophiques (e.g. Liénart *et al.*, 2016 ; Moléana, 2016 ; David, 2017) ou des analyses isotopiques d'acides aminés (e.g. Lorrain *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017).

Caractérisation des sources de matière organique

L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et l'utilisation des modèles de mélanges ont permis dans un premier temps de **caractériser les principales sources de matière organique** de l'écosystème (*cf.* Chapitre III). Ces résultats ont permis de mettre en évidence des valeurs isotopiques en azote très nettement supérieures à celles communément observées pour les producteurs primaires dans d'autres écosystèmes coralliens. Par exemple, pour les producteurs primaires benthiques, les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées dans notre étude montrent des différences d'environ 10 et 8 ‰ par rapport à la Nouvelle-Calédonie et Moorea, respectivement (Letourneur *et al.*, 2013, Briand *et al.*, 2015). Ces valeurs isotopiques élevées sont probablement liées à un enrichissement sous-jacent en des réservoirs d'éléments nutritifs en isotopes lourds (^{15}N), l'isotope léger (^{14}N) étant préférentiellement incorporé par les organismes (Savoye *et al.*, 2003 ; Hannides *et al.*, 2013). Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton et des macroalgues indiquent que ce phénomène serait plus marqué en saison chaude qu'en saison fraîche (Figure VI.1). Cette intensification du phénomène en saison chaude pourrait être liée à des apports moins importants d'éléments nutritifs dans le système à cette saison, probablement en lien avec une diminution des processus hydrodynamiques

(e.g. tourbillons, *upwelling*). En effet, le $\delta^{15}\text{N}$ dans les réservoirs de nitrate est connu pour augmenter lorsque les concentrations diminuent, en lien avec la consommation rapide de l'isotope léger ^{14}N assimilé lors de la photosynthèse (Altabet, 2001 ; Raimbault *et al.*, 2008). La biomasse phytoplanctonique étant importante toute l'année aux Marquises (Martinez *et al.*, 2016), il est probable que l'utilisation du nitrate (NO_3^-) par le phytoplancton soit à l'origine d'une augmentation en ^{15}N des réservoirs de nutriments résiduels (Savoie *et al.*, 2003). Ainsi, aux Marquises, la diminution de l'apport en éléments nutritifs en saison chaude peut favoriser un fractionnement important et engendrer une forte augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ du nitrate résiduel (Montoya et McCarthy, 1995 ; Altabet, 2001 ; Raimbault *et al.*, 2008 ; Figure VI.1).

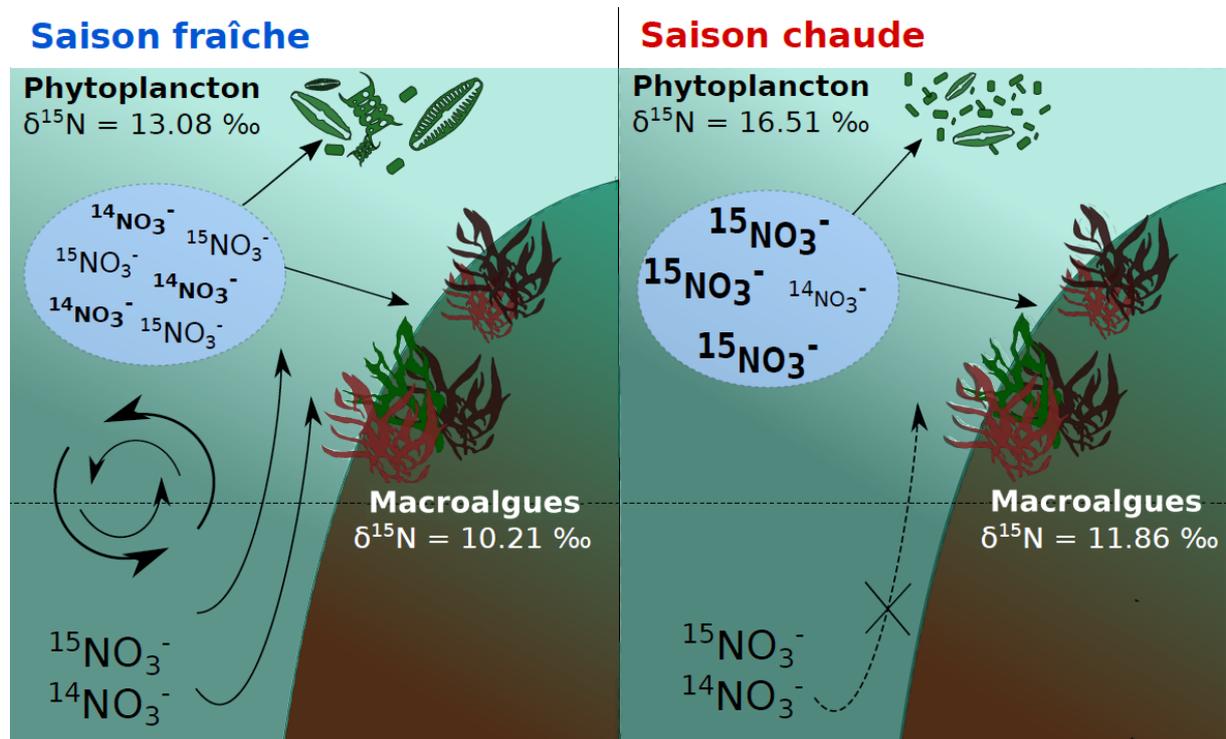


Figure VI.1. Processus théoriques expliquant l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires (phytoplancton et macroalgues) entre la saison fraîche et la saison chaude.

En assimilant ce nitrate résiduel enrichi, les producteurs primaires sont susceptibles d'augmenter également leur signature isotopique en azote. Toutefois, d'autres processus peuvent être à l'origine de l'enrichissement isotopique observé aux Marquises, tel que l'utilisation de nitrate enrichi en ^{15}N issue de processus de dénitrification bactérienne (Cline et Kaplan, 1975 ; Raimbault *et al.*, 2008). En effet, les processus microbiens (i.e. la minéralisation, la fixation de l'azote, l'assimilation, la nitrification et la dénitrification) influencent la composition du $\delta^{15}\text{N}$ des espèces d'azote inorganique (e.g. N_2 , NO_3^- , NO_2^-) et organique (Bianchi et Canuel 2011). Ainsi, le nitrate présent en profondeur peut exhiber des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures à 6 ‰ (Casciotti *et al.*, 2008 ; Houssard *et al.*, 2017), de

ce fait les processus d'*upwelling* peuvent enrichir le réseau trophique par l'apport de ce nitrate profond. Par ailleurs, les conditions de faible luminosité observées au cours de nos missions peuvent potentiellement induire un fractionnement isotopique de l'azote plus important chez les producteurs primaires (Needoba et Harrison, 2004 ; Bradley *et al.*, 2016).

Les analyses isotopiques ont également permis de mettre en évidence des signatures en carbone du turf algal relativement appauvries en comparaison de ce qui est généralement observée pour cet assemblage (Letourneur *et al.*, 2013, Briand *et al.*, 2015, 2016). Pour la composition isotopique des réservoirs de MO, les modèles de mélanges suggèrent une contribution majoritaire du phytoplancton (~62 %), puis des macroalgues (~32 %), à la composition de la matière organique sédimentaire. Les valeurs isotopiques de la matière organique particulaire seraient liées à des contributions équivalentes du phytoplancton et du turf algal (~38 %). L'approche des acides gras marqueurs trophiques a permis de valider la présence de producteurs primaires d'origine pélagique et benthique dans les deux réservoirs de MO, mais également d'affiner l'analyse grâce à l'identification de marqueurs spécifiques. En effet, la SOM présente des acides gras indiquant la présence de diatomées (20:5 ω 3, 16:1 ω 7), de macroalgues (20:4 ω 6, 18:3 ω 3), mais également de bactéries (18:1 ω 7, 15:0anteiso ; Budge et Parrish, 1998 ; Meziane et Tsuchiya, 2000 ; Dalsgaard *et al.*, 2003 ; Jaschinski *et al.*, 2011; Liénart *et al.*, 2016). Pour la POM, l'analyse des acides gras indique la présence potentielle de dinoflagellés (22:6 ω 3) et des contributions de matière organique dérivées de diatomées, de macroalgues ou de plantes vasculaires (16:2 ω 4, 18:2 ω 6 ; Budge et Parrish, 1998 ; Arts *et al.*, 2001). Les analyses d'acides gras couplées aux isotopes stables ont également permis d'évaluer que la SOM, le phytoplancton et la POM présentent les meilleures qualités nutritionnelles. L'ensemble de ces résultats indiquent une faible influence des apports de matière organique d'origine terrestre dans le système marin.

Intégration de la matière organique dans les réseaux trophiques

Les analyses isotopiques et l'utilisation des modèles de mélanges ont également permis de déterminer quelles sources de MO contribuent majoritairement au fonctionnement du réseau trophique (*cf.* Chapitre IV). Ces résultats mettent en évidence la contribution principale des macroalgues aux régimes alimentaires des consommateurs primaires étudiés, mais dont l'alimentation est aussi supportée largement par le phytoplancton et la matière organique dérivée du phytoplancton (i.e. SOM). Le turf algal est régulièrement décrit comme source de MO principale dans les systèmes coralliens, notamment pour les poissons herbivores

(Bellwood et Choat, 1990 ; Choat *et al.*, 2002 ; Letourneur *et al.*, 2013, Briand *et al.*, 2016). Dans notre étude, celui-ci ne représente cependant pas une source alimentaire préférentiellement assimilée par les organismes étudiés ; seul *Acanthurus nigricans* apparaît comme consommateur de turf algal en proportion non-négligeable. L'analyse des acides gras marqueurs trophiques a permis de confirmer l'assimilation importante de macroalgues par nos consommateurs primaires grâce à l'identification d'acides gras marqueurs du macrophytobenthos (18:3 ω 3, 20:4 ω 6), mais également du phytoplancton (20:5 ω 3, 16:1 ω 7 et 16:2 ω 4) et de bactéries (15:0, 17:0, 17:iso et 18:1 ω 7). Des analyses isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ d'acides aminés ont également été réalisées pour des consommateurs secondaires. Ces résultats ont permis d'évaluer la signature isotopique en azote de la « ligne de base » du réseau trophique, grâce aux valeurs moyennes obtenues pour les acides aminés « sources » (i.e. phénylalanine, glycine, lysine et serine).

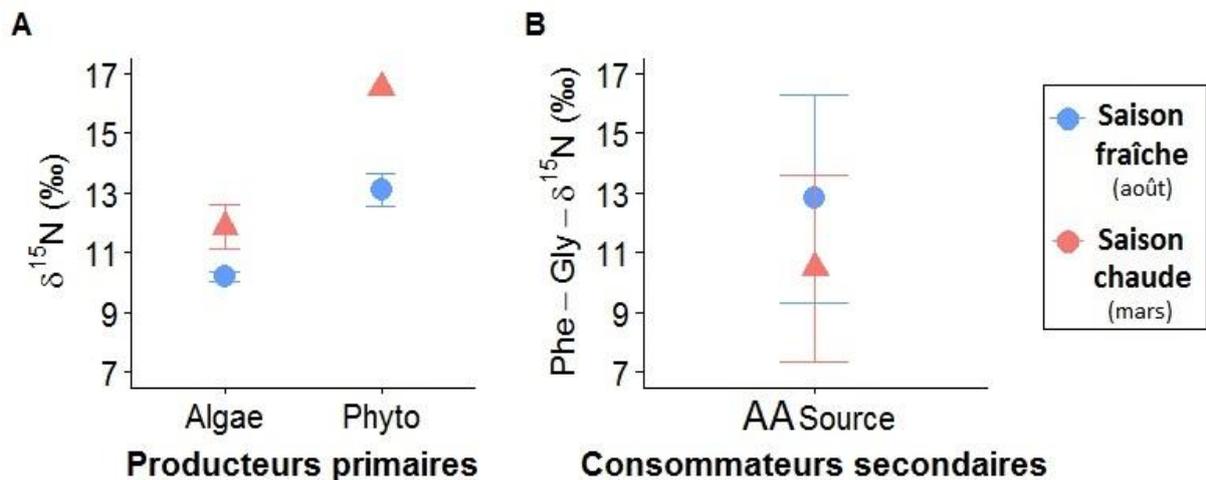


Figure VI.211. Variations saisonnières des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes \pm écart-types) mesurées pour les producteurs primaires (A) et pour les acides aminés sources (AA source : phénylalanine et glycine) mesurées à partir de muscle de consommateurs secondaires (B). Saison fraîche en bleu et saison chaude en rouge. **Algae** : macroalgues, **Phyto** : phytoplancton.

La comparaison des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ des AA sources entre les saisons montre des valeurs plus élevées de la « ligne de base » en saison fraîche qu'en saison chaude (Figure VI.2.B). Ces résultats sont en opposition par rapport à la variabilité saisonnière observée pour les producteurs primaires avec les analyses isotopiques classiques, le phytoplancton et les macroalgues présentant des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures en saison chaude (Figure VI.2.A). Cette contradiction est probablement liée à la méthode appliquée, les valeurs isotopiques des acides aminés sources étant mesurées à partir de tissus d'un consommateur (e.g. muscle), le temps de renouvellement isotopique de ces tissus est nettement plus long que celui des producteurs primaires. Ainsi, les signatures isotopiques de

la « ligne de base » obtenues avec des analyses isotopiques classiques vont refléter les variations isotopiques récentes, alors que les acides aminés intègrent la variabilité isotopique des sources sur une période plus longue, correspondant au temps de renouvellement des tissus analysés. En d'autres termes, les analyses isotopiques classiques vont refléter la signature des sources au moment de la collecte (i.e. caractéristique de la saison), alors que les acides aminés informent sur les signatures isotopiques passées, correspondant à une période d'environ 3 mois avant l'échantillonnage.

Structure des réseaux trophiques

Une fois la base du réseau trophique caractérisée, l'étude structurelle et fonctionnelle de l'ensemble du réseau trophique a été réalisée. Les analyses isotopiques en carbone et en azote ont permis d'attribuer un groupe trophique à chaque taxon considéré. Avant d'estimer les positions trophiques (PT) de ces groupes, plusieurs méthodes d'estimations de PT, appliquées à un nombre restreint de consommateurs secondaires, ont été confrontées. Nos résultats mettent en évidence une plus grande fiabilité des estimations obtenues avec des méthodes utilisant les valeurs isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés, plutôt que la méthode classique de Post (2002a). En effet la méthode de Post (2002a) présente des résultats très variables en fonction des organismes choisis comme « ligne de base » pour les calculs, pouvant engendrer d'importantes erreurs d'interprétations. Parmi les différentes estimations de PT utilisant le $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés proposées dans la littérature, celle de Choy *et al.* (2015) présente les estimations les plus en accord avec les positions trophiques référencées, notamment issues des études alimentaires (Froese et Pauly, 2018). Dans cette étude, les analyses isotopiques sur les acides aminés n'ont été réalisées que sur un nombre restreint d'espèces. Ainsi, pour estimer les positions trophiques de l'ensemble des groupes trophiques, la méthode de Post (2002a) a été utilisée en appliquant le $\delta^{15}\text{N}$ obtenu pour les acides aminés sources (phénylalanine et glycine) en ligne de base dans le calcul. Les résultats obtenus soutiennent également que la ligne de base du réseau trophique serait principalement supportée par les **macroalgues**.

Ces résultats permettent également de statuer sur le fait que, bien que présentant des signatures inhabituellement élevées en $\delta^{15}\text{N}$, les réseaux trophiques côtiers marquisiens présentent une **structure fonctionnelle comparable** à celles d'autres systèmes coralliens. En effet, les positions trophiques des différents groupes trophiques et la longueur du réseau

trophique sont semblables à ce qui a été observé par exemple à Mururoa (Page *et al.*, 2013 ; Figure VI.3). L'étude des positions trophiques met également en évidence une augmentation globale des positions trophiques des consommateurs échantillonnés en saison chaude.

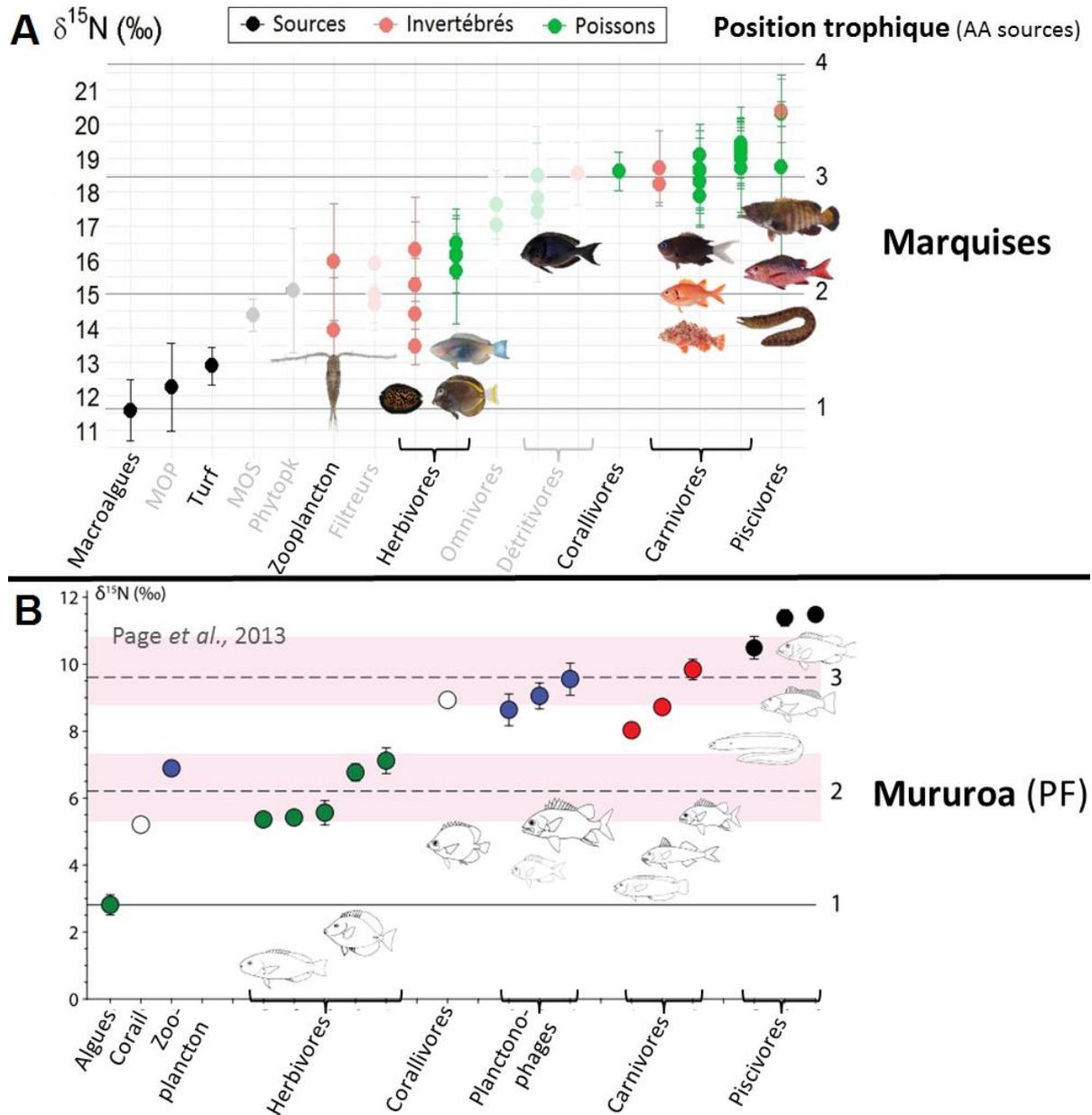


Figure VI.3. Comparaison des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ et positions trophiques obtenues dans cette étude (A) avec les résultats obtenues par Page *et al.* (2013) à Mururoa (B), pour les mêmes groupes trophiques.

Connaissances acquises sur la structure des réseaux trophiques

Ce travail de thèse a permis d'apporter des connaissances nouvelles sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques marins côtiers des îles Marquises. Ces résultats viennent également compléter les données isotopiques et les connaissances sur

le fonctionnement trophique des écosystèmes coralliens en général, notamment en apportant des informations substantielles sur les sources de MO et les consommateurs du réseau trophique. En effet dans beaucoup d'études isotopiques, l'échantillonnage des sources de matière organique est souvent succinct, se focalisant sur quelques taxons, rarement identifiés au niveau spécifique. Les études prenant en compte une grande variété d'invertébrés sont également rares. À ce jour, l'étude la plus complète prenant en compte à la fois une importante diversité de sources et d'invertébrés en plus des poissons pour un système corallien est, à notre connaissance, celle de Briand *et al.* (2016).

VI.2. Limites et améliorations proposées

Ce travail présente toutefois plusieurs limites. Spatialement, cette étude porte sur l'île de Nuku Hiva alors que l'archipel compte 12 îles, et se concentre sur une zone d'étude relativement restreinte et protégée (baie du Contrôleur). Les conditions hydrodynamiques et environnementales ont été décrites comme étant plus intenses autour des îles centrales et du nord de l'archipel, dont Nuku Hiva fait partie, faisant de cette île un bon modèle pour évaluer l'influence des phénomènes environnementaux et biologiques. Toutefois, des disparités existent entre les différentes îles, avec par exemple certains sites présentant des recouvrements coralliens localement significatifs (Tahuhata ; Andréfouët *et al.*, 2016), des diversités algales variables (Payri *et al.*, 2016), des apports terrigènes contrastés, etc. Ainsi, nos résultats sont une représentation incomplète des réseaux trophiques de l'ensemble de l'archipel des Marquises.

Pour améliorer la **description et l'identification de la ligne de base** du réseau trophique plusieurs suggestions peuvent être proposées. La première proposition est de prendre en compte une plus grande diversité de sources de matière organique, notamment pour les producteurs primaires, dans l'échantillonnage. En effet, peu d'espèces de macroalgues ont été collectées au regard de la diversité algale des Marquises répertoriée par Payri *et al.* (2016). Ainsi, un échantillonnage plus complet des macroalgues, prenant en compte par exemple davantage d'espèces calcaires et encroûtantes, permettrait d'apporter des précisions sur les espèces préférentiellement assimilées par les consommateurs primaires. Pour la production primaire pélagique, il serait intéressant de pouvoir affiner les connaissances du phytoplancton en réalisant des analyses isotopiques sur des organismes spécifiques (e.g. diatomées, dinoflagellés, cyanobactéries, etc.). Ces analyses spécifiques permettraient de mieux

discriminer isotopiquement différentes composantes du phytoplancton et ainsi d'améliorer l'interprétation des résultats obtenus pour ces producteurs primaires.

Concernant l'échantillonnage global, en raison de la faible abondance de coraux sur nos sites, nous avons pris la décision de ne pas collecter de corail. Par ailleurs, plusieurs proies, régulièrement reportées dans les contenus stomacaux de carnivores dans la littérature n'ont pas été échantillonnées, par exemple les annélides et divers crustacés (e.g. stomatopodes, crabes, crevettes, etc. ; Kulbicki *et al.*, 2005). La prise en compte de ces proies dans l'analyse isotopique permettrait une meilleure évaluation des interactions trophiques.

Dans le cas où les sources de matière organique présentent des signatures isotopiques très proches, comme les macroalgues dans notre cas, l'utilisation d'isotopes stables complémentaires peut permettre de discriminer certaines sources. L'utilisation des **isotopes stables du soufre** (^{34}S et ^{32}S) peut permettre par exemple de distinguer les producteurs primaires utilisant le soufre présent dans les sédiments (appauvri en ^{34}S) de ceux utilisant le soufre de la colonne d'eau (enrichi en ^{34}S ; Peterson et Fry, 1987 ; Chasar *et al.*, 2005). Au cours de ce travail, des essais ont été effectués avec les isotopes du soufre sur plusieurs échantillons pour les réservoirs de matière organique (MOP, MOS) et un consommateur primaire (*P. margaritifera*).

Toutefois, suite à des difficultés d'analyse pour la MOS et au vue de la faible discrimination relevée pour les autres échantillons par rapport au $\delta^{13}\text{C}$ (Figure VI. 4), l'analyse du soufre n'a pas été davantage explorée.

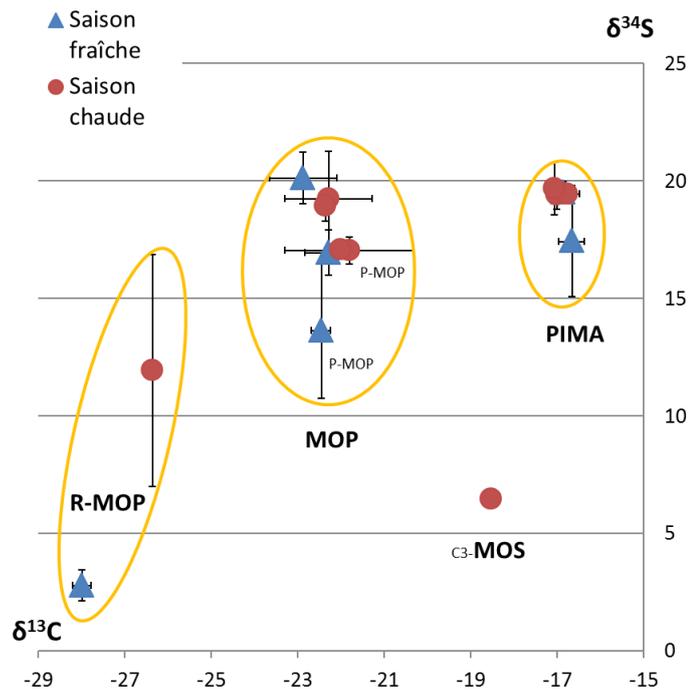


Figure VI.4. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$ (moyennes et écart-types en ‰) pour des échantillons de MOP, R-MOP, MOS et PIMA : *Pinctada margaritifera*.

L'analyse des isotopes stables pour l'étude des relations trophiques est souvent couplée à l'analyse des **contenus stomacaux**, permettant d'appuyer les interprétations isotopiques (e.g. Cresson, 2012 ; Briand, 2014). Des analyses de contenus stomacaux ont été réalisées

dans cette étude, toutefois les résultats obtenus n'étaient pas suffisamment consistant pour appliquer des calculs d'indice alimentaire. En effet, la majorité des organismes analysés présentaient des estomacs vides, de plus la prédation opportuniste importante des carnivores sur les petits organismes collectés au cours de l'échantillonnage est susceptible de biaiser les interprétations alimentaires. Ces résultats ont donc été utilisés uniquement à titre indicatif dans ce travail. Il serait intéressant de pouvoir réaliser des analyses de contenus stomacaux avec davantage d'individus pour obtenir plus de détail sur les proies réellement consommées.

Pour éviter les erreurs d'interprétations de régime alimentaire, il serait nécessaire de prendre en compte plusieurs facteurs de variations, tel que l'évolution de l'utilisation des ressources en fonction de la taille et des stades de vie des consommateurs. En effet, des variations temporelles dans l'alimentation peuvent être liées aux stades ontogéniques de certaines espèces (e.g. Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Holzer *et al.*, 2017). Des changements de régimes alimentaires peuvent également se produire avec le changement de saison (Letourneur *et al.*, 1997). Le régime alimentaire entre des espèces du même groupe trophique (e.g. herbivores) peut également varier en fonction de la répartition spatiale de ces espèces. En effet, les espèces peuvent consommer des sources différentes en fonction de leur répartition bathymétrique, mais également en fonction de la disponibilité des sources dans les différents sites d'échantillonnage. Il serait également nécessaire de prendre davantage en compte les différences physiologiques et métaboliques des espèces échantillonnées (e.g. forme des dents, longueur tube digestif, excréments, etc.). Ces informations permettraient par exemple de mieux évaluer la plasticité alimentaire des différentes espèces.

D'autres méthodes peuvent être utilisées pour décrire avec plus de précision les régimes alimentaires des espèces étudiées, par exemple la méthode du « **barcoding** ». Cette méthode génétique permet d'identifier avec une forte résolution les aliments ayant transités dans le tube digestif du consommateur grâce à leurs codes génétiques (Valentini *et al.*, 2008 ; Leray *et al.*, 2015; Holzer *et al.*, 2017). Cette méthode peut toutefois être sujette à des erreurs d'interprétation, par exemple dans le cas d'un organisme carnivore, les codes génétiques des aliments consommés préalablement par la proie peuvent être mis en évidence, sans que ces aliments ne participent réellement à l'alimentation de ce carnivore. De plus, les amorces utilisées pour ces analyses sont sélectionnées par rapport aux aliments susceptibles d'être ingérés. Enfin, face à la multiplicité de sources et les interactions possibles dans les écosystèmes coralliens, tous les aliments potentiels ne disposent pas forcément d'amorces à ce jour.

Afin d'améliorer l'interprétation de la **variabilité temporelle des signatures isotopiques**, il serait nécessaire d'augmenter la fréquence d'échantillonnage. En effet, deux missions d'échantillonnages ont été réalisées, une en saison fraîche (août 2016) et une en saison chaude (mars 2017). Or, les processus hydrodynamiques locaux (e.g. tourbillons), qui engendrent probablement des remontés d'eaux profondes riches en éléments nutritifs, peuvent être épisodiques et saisonniers (Martinez *et al.*, 2016; Raapoto *et al.*, 2018). Ainsi, des échantillonnages ponctuels ne permettent pas réellement de conclure sur l'influence de la saison, le phénomène d'enrichissement et d'efflorescence planctonique associé pouvant être épisodique. Il serait donc nécessaire de réaliser des échantillonnages répétés au cours de chaque saison, mais également pour des périodes intermédiaires. Pour mieux appréhender cette variabilité temporelle, il serait également intéressant d'évaluer en parallèle les concentrations en éléments nutritifs dans le milieu. De plus, pour aller plus loin dans la compréhension des processus à l'origine de cette variabilité temporelle, des analyses isotopiques sur des éléments nutritifs azotés (i.e. NH_4^+ , NO_3^-) peuvent être envisagées et ce à différentes profondeurs. Ces analyses permettraient de mieux comprendre les processus à l'origine des valeurs élevées en $\delta^{15}\text{N}$ relevées pour l'ensemble du réseau trophique marquisien, mais également les variations temporelles.

Dans cette étude, les analyses isotopiques n'ont pas été précédées d'une **extraction des lipides** ou suivie d'une correction arithmétique préconisée par certains auteurs (Sweeting *et al.*, 2006, Logan *et al.*, 2008). En effet, lorsque les échantillons présentent des rapports C/N (proxy du contenu lipidique) supérieur à 3.7 les lipides sont susceptibles d'influencer les valeurs isotopiques du carbone, car ces composés biochimiques sont appauvris en ^{13}C (Parker, 1964 ; DeNiro et Epstein, 1977). De manière générale, nos échantillons animaux présentaient des rapports C/N inférieurs à 3.7, ne nécessitant pas de corrections ou d'extractions lipidiques. Les quelques organismes présentant des valeurs nettement supérieures à 3.7 ont été écartés de l'étude, tel que les ophiures *Ophiothrix eracineus* dont les valeurs étaient supérieures à 10. Pour éviter les biais liés aux lipides, il serait intéressant de réaliser des extractions de lipides sur une partie des échantillons, de modéliser ces résultats pour ensuite appliquer une correction arithmétique spécifique à nos échantillons.

Toujours concernant les isotopes stables, les modèles de mélanges et les estimations de positions trophiques pourraient être améliorés en déterminant des **facteurs de discrimination** spécifiques, notamment pour l'azote. Pour cela, des expériences d'alimentation contrôlées sur des espèces « clés » du réseau trophique pourraient être réalisées, celles-ci permettraient

d'évaluer le temps de renouvellement isotopique et le fractionnement isotopique spécifiques à ces espèces. Ces expériences permettraient de mieux comprendre le métabolisme des différentes espèces, d'améliorer les calculs de positions trophiques et les estimations des contributions alimentaires des modèles de mélanges. Les **modèles de mélanges** peuvent également être plus fiables en combinant les résultats des isotopes stables avec les profils des acides gras marqueurs trophiques. En effet, Neubauer *et al.* (2015) proposent un modèle de mélange Bayésien qui couple ces deux approches, afin d'obtenir une meilleure résolution que les modèles de mélanges isotopiques classiques. L'utilisation des acides gras pour l'estimation des contributions alimentaires nécessite de disposer de la teneur en lipide et du coefficient de conversion des acides gras. Pour les **estimations de position trophiques**, d'autres méthodes auraient pu être testées. Par exemple, l'utilisation de modèles prenant en compte plusieurs lignes de base (Post, 2002a ; Quezada-Romegialli *et al.*, 2018). Cette technique permettrait par exemple de prendre en compte à la fois les valeurs isotopiques des macroalgues et du phytoplancton.

Les analyses isotopiques des acides aminés sont de plus en plus utilisées dans l'étude des relations trophiques, notamment pour les estimations de position trophique (Chikaraishi *et al.*, 2009 ; Choy *et al.*, 2015 ; Lorrain *et al.*, 2015 ; Houssard *et al.*, 2017). Pour les **analyses isotopiques des acides aminés**, il serait intéressant d'obtenir des résultats pour davantage de consommateurs, notamment des consommateurs dont le régime alimentaire est bien connu (e.g. planctonophages, herbivores strictes). Ceci permettrait de caractériser la signature en $\delta^{15}\text{N}$ spécifique des sources de bases associées (i.e. phytoplancton, macroalgues et/ou turf algal) et ainsi de valider si l'échantillonnage a permis de bien collecter ces sources. Par exemple dans cette étude, le phytoplancton présente des positions trophiques proches de 2, caractéristiques de consommateurs primaires et non de producteurs primaires, suggérant la présence d'organismes de $\text{PT} > 1$ dans ces échantillons. Ainsi, cette méthode permettrait potentiellement d'identifier la signature réelle du phytoplancton, permettant d'évaluer également si la MOP peut être un bon proxy pour le phytoplancton. Toutefois, le coût prohibitif des analyses de composés spécifique reste limitante.

Les résultats pour les **acides gras marqueurs trophiques** auraient pu être améliorés par l'analyse d'une plus grande diversité de producteurs primaires et de consommateurs de régime alimentaires plus variés (e.g. planctonophages, carnivores). Il serait également nécessaire de réaliser davantage d'analyses sur des durées plus longues. En effet, les analyses ont été réalisées pour un temps de rétention de 45 min pour tous les taxons, or quelques tests

ont permis d'identifier un acide gras à très longue chaîne carbonés (26:2 ω 17) pour les Porifera *Sphaciospongia* sp.. Cet acide gras représente plus de 50 % de la composition en AG total de ces éponges a un temps de rétention d'environ 50 min. Il est donc probable que l'arrêt de l'analyse au bout de 45 min ait biaisé les résultats pour cette espèce en donnant plus d'importance aux autres acides gras.

VI.3. Valorisations potentielles

Les travaux de cette thèse ont permis de collecter des informations essentielles et nouvelles concernant le fonctionnement du réseau trophique côtier marquisien. Ces résultats permettent de combler en partie des lacunes en termes de données scientifiques disponibles pour cet archipel. Face à l'intérêt de conservation indéniable des Marquises, les informations apportées dans ce travail peuvent potentiellement être valorisées pour le suivi et la protection des écosystèmes marquisiens. En effet, bien que cette étude ne contribue pas directement en termes de gestion de l'environnement, les données de base sur la composition et le fonctionnement du réseau trophique peuvent permettre d'évaluer en partie les effets des perturbations (anthropiques et naturelles), ainsi que la persistance et la résilience des écosystèmes (Rooney *et al.*, 2008).

Bien que l'archipel soit peu peuplé, des perturbations d'origine anthropique peuvent se produire. Ainsi cette étude peut éventuellement servir de base pour étudier la dispersion de divers contaminants (e.g. pesticides, éléments traces métalliques, etc.) dans différentes composantes du réseau trophique, comme déjà réalisé pour d'autres îles du Pacifique (Fey *et al.*, 2019). Similairement à certains contaminants, des toxines peuvent se bio-accumuler dans les réseaux trophiques marins, c'est le cas en particulier de la ciguatoxine (Chinain *et al.*, 2016). Les ciguatoxines produites par des dinoflagellés du genre *Gambierdiscus* engendrent une intoxication alimentaire appelée « ciguatéra », liée à la consommation de certains poissons et invertébrés marins contaminés (Chinain *et al.*, 2016 ; Darius *et al.*, 2017). Les perturbations d'origine naturelles (cyclone, tsunami, etc.) et anthropiques (e.g. pollution, aménagement du littoral) peuvent favoriser la prolifération de ce dinoflagellé toxique (AMP, 2016 ; Chinain *et al.*, 2016). La ciguatéra étant très présente aux Marquises (51 cas sur 309 déclarés en 2013 en Polynésie française ; AMP, 2016), les connaissances sur la structure trophique apportées par ce travail de thèse pourraient potentiellement être employées dans la compréhension des mécanismes d'accumulation de cette toxine.

Les taux d'endémismes étant élevés pour plusieurs groupes taxonomiques aux Marquises (e.g. ~13.7 % pour les poissons côtiers), en se concentrant davantage sur les espèces endémiques ce type d'étude peut aider à évaluer la sensibilité d'un système à la perte de ces espèces. En effet, les espèces endémiques sont souvent abondantes, elles peuvent ainsi avoir des rôles clés dans le fonctionnement de l'écosystème, cependant l'isolement et le confinement (~500 km² pour les Marquises) est synonyme de vulnérabilité pour ces espèces.

Ces résultats peuvent également être utilisés pour comparer les observations faites pour d'autres réseaux trophiques. Les caractéristiques atypiques de l'écosystème corallien marquisien, avec un faible recouvrement corallien et des eaux riches en éléments nutritifs, pourrait potentiellement servir de modèle pour les **récifs coralliens du futur**. En effet, dans un contexte de changement climatique, les récifs coralliens actuels sont susceptibles de perdre en couverture et diversité corallienne (Pandolfi *et al.*, 2011 ; Hughes, 2017). Certains coraux (e.g. *Acropora*) subiraient le blanchissement plus sévèrement que les coraux de forme massive ou incrustant (Pandolfi *et al.*, 2011), tel qu'observé aux Marquises. De plus, même si le système marquisien reste certainement unique avec l'influence saisonnière de remontés d'eaux profondes, l'enrichissement en nutriments pourrait aussi fournir un modèle de système enrichi par l'Homme.

Bibliographie

- A -

- Abrantes KG, Sheaves M** (2008) Incorporation of terrestrial wetland material into aquatic food webs in a tropical estuarine wetland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80 (3): 401–412
- Ackman RG, Toher CS, McLachlan J** (1968) Marine phytoplankter fatty acids. *Journal de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada* 25 (8): 1603-1620
- Agence des Aires Marines Protégées** (2016) Analyse éco-régionale marine des îles Marquises. Synthèse des connaissances: 374 p
- Alfaro CA, Thomas F, Segent L, Duxbury M** (2006) Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 271-286
- van Alphen J, de Voogd N, Hoeksema B** (2011) Differential feeding strategies in phyllidiid nudibranchs on coral reefs at Halmahera, northern Moluccas. *Coral Reefs* 30: 59. doi: 10.1007/s00338-010-0698-y
- Altabet MA** (2001) Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional nitrate utilization in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography* 46 (2) : 368–380.
- Aminot A, Chaussepied M** (1983) Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans, Paris*: 395 p
- Aminot A, Kérouel R** (2007) Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines. Edition Quae : 188 pp
- Andréfouët S, Benzoni F, Payri C** (2014) A monospecific *Millepora* reef in Marquesas Islands, French Polynesia. *Coral Reefs* 33 (2): 463-463

Arts MT, Ackman RG, Holub BJ (2001) Essential fatty acids. *In: Aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 122-137

Aschenbroich A, Marchand C, Molnar N, Deborde J, Hubas C, Rybarczyk H, Meziane T (2015) Spatio-temporal variations in the composition of organic matter in surface sediments of a mangrove receiving shrimp farm effluents (New Caledonia). *Science of the Total Environment* 512-513: 296-307

- B -

Bacchet P, Zysman T, Lefèvre Y (2006) Guide des poisons de Tahiti et ses îles. Editions Au Vent des Iles, Tahiti, Polynésie française: 608 p

Banaru D, Harmelin-Vivien M, 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: 1385-1394

Barile PJ, Lapointe BE, Capo TR (2004) Dietary nitrogen availability in macroalgae enhances growth of the sea hare *Aplysia californica* (Opisthobranchia: Anaspidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 303: 65-78

Bascompte J, Melian CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *PNAS* 102(15): 5443–5447

Bauer JE, Cai W-J, Raymond PA, Bianchi TS, Hopkinson CS, Regnier P (2013) The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature* 504: 61–70

Bec A, Perga M-E, Koussoroplis A, Bardoux G, Desvillettes C, Bourdier G, Mariotti A (2011) Assessing the reliability of fatty acid-specific stable isotope analysis for trophic studies. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 651-659

Bellwood DR, Choat JH (1990) A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes* 28: 189-214

- Bellwood DR, Hoey AS, Bellwood O, Goatley CHR** (2014) Evolution of long-toothed fishes and the changing nature of fish-benthos interactions on coral reefs. *Nature Communications* 5: 3144. doi: 10.1038/ncomms4144
- Benzoni F, Pichon M** (2016) Les coraux peu profonds (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) des Îles Marquises. In : Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd. Galzin R., Duron S-D & Meyer J-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- Bianchi TS, Canuel EA** (2011) Chemical biomarkers in aquatic ecosystems. *Princeton University Press*: 396 p
- Biandolino F, Prato E, Carappo C** (2008) Preliminary investigation on the phytoplankton contribution to the mussel diet on the basis of fatty acids analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88: 1009-1017
- Bierwagen SL, Heupel MR, Chin A, Simpfendorfer CA** (2018) Trophodynamics as a tool for understanding coral reef ecosystems. *Frontiers in Marine Science* 5: 24. doi: 10.3389/fmars.2018.00024
- Blain S, Bonnet S, Guieu C** (2008) Dissolved iron distribution in the tropical and subtropical South Eastern Pacific. *Biogeosciences, European Geosciences Union* 5 (1): 269-280
- Blanchet-Aurigny A** (2012) Les populations d'ophiures épigées *Ophiothrix fragilis* et *Ophiocomina nigra* à la pointe de Bretagne : évolution et écologie trophique. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne occidentale: 181 p
- Bligh EG, Dyer WJ** (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *The National Research Council of Canada* 37 (8): 911-917
- Bode A, Alvarez-Ossorio MT, 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
- Bond AL, Diamond AW** (2011) Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications* 21: 1017–1023

- Bouchet P, Tröndle J** (2016) Les mollusques des îles Marquises. *In* : Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd. Galzin R., Duron S.-D. & Meyer J.-Y.), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- Bowen SH** (1983) Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Fish Biology* 9: 137-144
- Bowen SH, Lutz EV, Ahlgren MO** (1995) Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* 899-907
- Bowen WD** (1997) Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 158: 267–274
- Bradley CJ, Madigan DJ, Block BA, Popp BN** (2014) Amino acid isotope incorporation and enrichment factors in Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*. *PLoS ONE* 9 (1): e85818. doi: 10.1371/journal.pone.0085818
- Bradley CJ, Longenecker K, Pyle RL, Popp BN** (2016) Compound-specific isotopic analysis of amino acids reveals dietary changes in mesophotic coral-reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 558: 65-79
- Branch TA, Watson R, Fulton EA, Jennings S, Mcgilliard CR, Pablico GT, Ricard D, Tracey, SR** (2010) The trophic fingerprint of marine fisheries. *Nature, Nature Publishing Group* 468 (7322): 431–435 pp. doi: 10.1038/nature09528
- Brett MT, Eisenlord ME, Galloway WE** (2016) Using multiple tracers and directly accounting for trophic modification improves dietary mixing-model performance. *Ecosphere* 7 (8): e01440
- Briand F, Cohen JE** (1987) Environmental correlates of food chain length. *Science* 238: 956–960
- Briand M** (2014) Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie: rôle trophique et impacts des contaminations. Thèse de Doctorat, Université de la Nouvelle Calédonie : 610 p
- Briand MJ, Bonnet X, Goiran C, Guillou G, Letourneur Y** (2015) Major sources of organic matter in a complex coral reef lagoon: Identification from isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). *PLoS ONE* 10 (7): e0131555

- Briand MJ, Bonnet X, Guillou G, Letourneur Y** (2016) Complex food webs in highly diversified coral reefs: Insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. *Food Webs* 8: 12-22
- Brousse R, Chevalier JP, Denizot M, Salvat B** (1978) Étude géomorphologique des Îles Marquises. *Cahiers du Pacifique* 21: 9-74
- Brugneaux S, Alloncle N, Vaslet A, Chevry L** (2013) Analyse régionale Guadeloupe – Synthèse des connaissances: 268 p
- Budge SM, Parrish CC** (1998) Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. *Fatty acids*. *Organic Geochemistry* 29 (5-7): 1547-1559

- C -

- Cabana G, Rasmussen JB** (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93 (20): 10844–10847. doi: 10.1073/pnas.93.20.10844
- Cabioch G, Montaggioni L, Frank N, Seard C, Sallé E, Payri C, Pelletier B, Paterne M** (2008) Successive reef depositional events along the Marquesas foreslopes (French Polynesia) since 26 ka. *Marine Ecology* 254: 18-34
- Carreón-Palau L, Parrish CC, del Angel-Rodriguez JA, Pérez-España H, Aguiñiga-García** (2013) Revealing organic carbon sources fueling a coral reef food web in the Gulf of Mexico using stable isotopes and fatty acids. *Limnology and Oceanography* 58 (2): 593-612
- Casciotti KL, Trull TW, Glover DM, Davies D** (2008) Constraints on nitrogen cycling at the subtropical North Pacific Station ALOHA from isotopic measurements of nitrate and particulate nitrogen. *Deep-Sea Research II* 55: 1661–1672. doi:10.1016/j.dsr2.2008.04.017
- Cass CJ, Wakeham SG, Daly KL** (2011) Lipid composition of tropical and subtropical copepod species of the genus *Rhincalanus* (Copepoda: Eucalanidae): a novel fatty acid and alcohol signature. *Marine Ecology Progress Series* 439: 127-138
- Caut S, Angulo E, Courchamp F** (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and

- $\Delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46 (2): 443–453. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x
- Chasar LC, Chanton JP, Koenig CC, Coleman FC** (2005) Evaluating the effect of environmental disturbance on the trophic structure of Florida Bay, U.S.A.: multiple stable isotope analyses of contemporary and historical specimens. *Limnology and Oceanography* 50 (4): 1059-1072. doi: 10.4319/lo.2005.50.4.1059
- Chevalier JP** (1978) Les coraux des Iles Marquises. *Cahiers du Pacifique* 21: 243-283
- Chikaraishi Y, Ogawa NO, Kashiyama Y, Takano, Y, Suga H, Tomitani A, Miyashita H, Kitazato H, Ohkouchi N** (2009) Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography: Methods* 7: 740–750. doi: 10.4319/lom.2009.7.740
- Chikaraishi Y, Ogawa N, Ohkouchi N** (2010) Further evaluation of the trophic level estimation based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *In: Earth, Life, and Isotopes*: 37–51
- Chinain M, Darius HT, Gatti CM, Roué M** (2016) Le point des recherches sur la ciguatéra en Polynésie française. *Lettre d'information sur les pêches n°150* : 42-51
- Choat JH, Bellwood D** (1991) Reef fishes: their history and evolution. *In: The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, ed P.F Sale (San Diego, CA: Academic Press): 39–66
- Choat JH, Clements KD, Robbins WD** (2002) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs: I. Dietary analyses. *Marine Biology* 140 (3): 613–623. doi: 10.1007/s00227-001-0715-3
- Choat JH, Robbins WD, Clements KD** (2004) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs - II. Food processing modes and trophodynamics. *Marine Biology* 145: 445–454
- Chouret A, Robinn J** (1991) Mesures hydrologiques à l'île de Nuku-Hiva (Archipel des Marquises), 1991 : propositions d'études. Papeete: ORSTOM, Archives d'Hydrologie (91-05): 29 p
- Choy CA, Popp BN, Hannides CCS, Drazen JC** (2015) Trophic structure and food resources of epipelagic and mesopelagic fishes in the north pacific subtropical Gyre

ecosystem inferred from nitrogen isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* 60 (4): 1156–1171. doi: 10.1002/lno.10085

Christensen V, Pauly D (1993) Flow characteristics of aquatic ecosystems. *In*: Christensen, V. and Pauly, D. (eds) *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. 26th ICLARM Conference Proceedings: 338–352

Claustre H, Sciandra A, Vaultot D (2008) Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: the BIOSOPE program. *Biogeosciences* 5: 679-691

Clements KD, Belwood DR (1988) A comparison of the feeding mechanisms of two herbivorous labroid fishes, the temperate *Odax pullus* and the tropical *Scarus rubroviolaceus*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 39 : 87-107

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

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

Conand C, Ribes-Beaudemoulin S, Trentin F, Mulochau T, Boissin E (2016) OURSINS, ETOILES DE MER & AUTRES ECHINODERMES, Biodiversité de La Réunion, Les éditions du Cyclone: 168 p

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Sciences* 56: 707–717

Cotrim da Cunha L, Buitenhuis ET, Le Quéré C, Giraud X, Ludwig W (2007) Potential impact of changes in river nutrient supply on global ocean biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 21: 1–15

Cresson P, Ruitton S, Fontaine MF, Harmelin-Vivien ML (2012) Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin* 64: 1112-1121

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, Université d'Aix-Marseille, Marseille, France, 287 p

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. doi: 10.1016/j.jembe.2013.11.014

Cresson P, Ruitton S, Harmelin-Vivien M (2016) Feeding strategies of co-occurring suspension feeders in an oligotrophic environment. *Food Webs* 6: 19-28. doi:10.1016/j.fooweb.2015.12.002

Crossman DJ, Choat JH, Clements KD, Hardy T, McConochie J (2001) Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography* 46 (7): 1596-1605

- D -

D'Angelo C, Wiedenmann J (2014) Impacts of nutrient enrichment on coral reefs: new perspectives and implications for coastal management and reef survival. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7: 82-93

Dalsgaard J, St John M, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* 46: 225–230

Dale JJ, Wallsgrove NJ, Popp BN, Holland KN (2011) Nursery habitat use and foraging ecology of the brown stingray *Dasyatis lata* determined from stomach contents, bulk and amino acid stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 433: 221–236. doi: 10.3354/meps09171

Danovaro R, Dell'Anno A, Fabiano M, Pusceddu A, Tselepides A (2001) Deep-sea ecosystem response to climate change: the eastern Mediterranean case study. *TREE* 16: 505-510

Darius HT, Roué M, Sibat M, Viallon J, Gatti CM, Vandersea MW, Tester PA, Litaker RW, Amzil Z, Hess P, Chinain M (2017) *Tectus niloticus* (Tegulidae, Gastropod) as a

novel vector of Ciguatera Poisoning: Detection of Pacific ciguatoxins in toxic samples from Nuku Hiva Island (French Polynesia). *Toxins* 10

Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin NVC, Harmelin-Vivien ML (2004) 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

David F (2017) Dynamique du carbone et relations trophiques dans un estuaire à mangrove sous pression anthropique (Can Gio, Vietnam). Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 255 p

Décima M, Landry MR, Popp BN (2013) Environmental perturbation effects on baseline $\delta^{15}\text{N}$ values and zooplankton trophic flexibility in the southern California Current Ecosystem. *Limnology and Oceanography* 58 (2): 624–634. doi: 10.4319/lo.2013.58.2.0624

Delrieu-Trottin E, Williams J, Bacchet P, Kulbicki M, Mourier J, Galzin R, Lison De Loma T, Mou-Tham G, Siu G, Planes S (2015) Shore fishes of the Marquesas Islands, an updated checklist with new records for this hotspot of endemic reef fishes and percentage of endemic species. *Check List* 11 (5): 1758. doi: 10.15560/11.5.1758

DeMartini EE, Friedlander AM, Sandin SA, Sala E (2008) Differences in fish-assemblage structure between fished and unfished atolls in the northern Line Islands, central Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 365: 199–215

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

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

DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45 (3): 341-351

Descolas-Gros C, Fontugne M (1985) Carbon fixation in marine phytoplankton: carboxylase activities and stable carbon-isotope ratios; physiological and paleoclimatological aspects. *Marine Biology* 87:1–6

- Diazabakana A, Binet T, Rochette J** (2016) Étude d'optimisation d'une aire marine gérée à l'échelle de la ZEE polynésienne. *Recommandations et orientations*: 40 p
- Dolan JR, Ritchie ME, Ras J** (2007) The 'neutral' community structure of planktonic herbivores, tintinnid ciliates of the microzooplankton, across the SE Tropical Pacific Ocean. *Biogeosciences Discussions* 4: 561-593
- Doty MS, Oguri M** (1956) The island mass effect. *ICES Journal of Marine Sciences* 22: 33–37
- DRMM** (2017) Bulletin statistique: Synthèse des données de la pêche professionnelle, de l'aquaculture et de la perliculture : 29 p
- Dromard CR** (2013) Niches trophiques des poissons herbivores des Antilles : apports des isotopes stables. Thèse de Doctorat, Université des Antilles et de la Guyane
- Dromard RC, Bouchon-Navaro Y, Harmelin-Vivien M, Bouchon C** (2015) Diversity of trophic niches among herbivorous fishes on a Caribbean reef (Guadeloupe, Lesser Antilles), evidenced by stable isotope and gut content analyses. *Journal of Sea Research* 95: 124- 131
- Dubois S, Blin J-L, Bouchaud B, Lefebvre S** (2007) Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Marine Research* 65: 121-128
- Duda TF, Kohn AJ, Palumbi SR** (2001) Origins of diverse feeding ecologies within *Conus*, a genus of venomous marine gastropods. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 391-409. doi: 10.1006/bijl.2001.0544
- Dufour E, Gerdeaux D** (2001) Apports des isotopes stables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $^{36}\text{S}/^{34}\text{S}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium* 25 (4): 369-382

- E -

- Etrié C, Bouloubassi I, Cornu H, Fichez R, Pierre C, Rougerie F** (1993) Chemical tracer studies in coral reef interstitial waters French Polynesia, Implications for endo-upwelling circulation. In: Proceedings of the 7th Coral Reef International Symposium, éd. Richmond RH, University of Guam Press: 1165-1173 p

Evans DH (1997) *The Physiology of Fishes*, Second Edition, éd. CRC Press, Boca Raton: 544 p

- F -

Falk-Petersen S, Dahl TM, Scott CL, Sargent JR, Gulliksen B, Kwasniewski S, Hop H, Millar R-M (2002) Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters. *Marine Ecology Progress Series* 227: 187-194

Fey P, Bustamante P, Bosserelle P, Espiau B, Malau A, Mercader M, Wafo E, Letourneur Y (2019) Does trophic level drive organic and metallic contamination in coral reef organisms ? *Science of the Total Environment* 667: 208-221

Floeter SR, Behrens MD, Ferreira CEL, Paddock MJ, Horn MH (2005) Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 147 (6): 1435-1447

Focken U, Becker K (1998) Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using $\delta^{13}\text{C}$ data. *Oecologia* 115 (3): 337-343

Fournier J, Dupuy C, Bouvy M, Couraudon-Réale M, Charpy L, Pouvreau S, Le Moullac G, Le Pennec M, Cochard J-C (2012) Pearl oysters *Pinctada margaritifera* grazing on natural plankton in Ahe atoll lagoon (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Marine Pollution Bulletin* 65: 490-499

Frisch AJ, Ireland M, Baker R (2014) Trophic ecology of large predatory reef fishes: energy pathways, trophic level, and implications for fisheries in a changing climate. *Marine Biology* 161: 61–73

Froese R, Pauly D Editors (2018) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Version d'octobre 2018

Frontier S, Pichod-Viale D (1993) *Écosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Masson publ., Paris

Fry B (2006) *Stable isotope ecology*. Springer

Fry B (2008) Stable isotope ecology. *Springer (Third Edition)*, Baton Rouge: 308 p

Fry B (2013) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series* 412: 1-13

- G -

Gabrié C, You H, Farget P (2006) État de l'environnement en Polynésie française 2006. Publication du ministère du développement et de l'environnement de Polynésie française: 368 p

Gao Q-F, Shin PK., Lin G-H, Chen SH, Cheung S (2006) Stable isotope and fatty acid evidence for uptake of organic waste by green-lipped mussels *Perna viridis* in a polyculture fish farm system. *Marine Ecology Progress Series* 317: 273–283

Garcia SM, Zerbi A, Aliaume C, Do Chi T, Lasserre G (2003) The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. *FAO Fisheries Technical Paper*. No. 443. Rome, FAO: 71 p

Gazeau F, Smith SV, Gentili B, Frankignoulle M, Gattuso JP (2004) The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60 (4): 673-694

Gearing JN, Gearing PJ, Rudnick DT, Requejo AG, Hutchins MJ (1984) Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1089-1098

Genin A, Monismith SG, Reidenbach MA, Yahel G, Koseff JR (2009) Intense benthic grazing of phytoplankton in a coral reef. *Limnology and Oceanography* 54: 938–951

Germain LR, Koch PL, Harvey J, McCarthy MD (2013) Nitrogen isotope fractionation in amino acids from harbor seals: implications for compound-specific trophic position calculations. *Marine Ecology Progress Series* 482: 265–277. doi: 10.3354/meps10257

Gómez F, Claustre H, Raimbault P, Souissi S (2007) Two High-Nutrient Low-Chlorophyll phytoplankton assemblages: the tropical central Pacific and the offshore Peru-Chile Current. *Biogeosciences* 4: 1101-1113

- Greenwood NDW, Sweeting CJ, Polunin, NVC** (2010) Elucidating the trophodynamics of four coral reef fishes of the Solomon Islands using $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. *Coral Reefs* 29 (3): 785–792. doi: 10.1007/s00338-010-0626-1
- Grob C, Ulloa O, Claustre H, Huot Y, Alarcon G, Marie D** (2007) Contribution of picoplankton to the total particulate organic carbon (POC) concentration in the eastern South Pacific. *Biogeosciences Discussions, European Geosciences Union* 4 (3): 1461-1497
- Grubbs RD, Carlson JK, Romine JG, Curtis TH, McElroy WD, McCandless CT, Cotton CF, Musick JA** (2016) Critical assessment and ramifications of a purported marine trophic cascade. *Scientific reports* 6: 20970
- Guillemot N** (2009) Les peuplements de poissons récifaux et leur exploitation dans la zone de Voh-Koné-Pouembout (Nouvelle-Calédonie): caractérisation, indicateurs et enjeux de suivi. Thèse de doctorat Spécialité Halieutique, Agrocampus Ouest, École doctorale Vie-Agro-Santé: 344 p

- H -

- Haas AF, Nelson CE, Wegley Kelly L, Carlson CA, Rohwer F, Leichter JJ, Wyatt A, Smith JE** (2011) Effects of coral reef benthic primary producers on dissolved organic carbon and microbial activity. *PLoS ONE* 6: e27973
- Hannides CCS, Popp BN, Choy CA, Drazen JC** (2013) Midwater zooplankton and suspended particle dynamics in the North Pacific Subtropical Gyre: A stable isotope perspective. *Limnology and Oceanography* 58 (6): 1931–1946. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.1931
- Hannides CCS, Popp BN, Landry MR, Graham BS** (2009) Quantification of zooplankton trophic position in the North Pacific Subtropical Gyre using stable nitrogen isotopes. *Limnology and Oceanography* 54 (1): 50–61
- Harmelin-Vivien ML, Loizeau V, 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: 1911-1919

Hastings HM, Conrad M (1979) Length and evolutionary stability of food chains. *Nature* 282: 838–839

Hayes JM, Freeman KH, Popp BN, Hoham CH (1990) Compound-specific isotopic analyses: A novel tool for reconstruction of ancient biogeochemical processes. *Organic Geochemistry* 16 (4–6): 1115–1128. doi: 10.1016/0146-6380(90)90147-R

Hayes T (1983) The influence of diet on local distributions of *Cypraea*. *Pacific Science* 37: 27–36

Hedges JI, Clark WA, Quay PD, Richey JE, Devol AH, Santos UD (1986) Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon River. *Limnology and Oceanography* 31: 717- 738

Hempson TN, Graham NAJ, MacNeil MA, Williamson DH, Jones GP, Almany GR (2017) Coral reef mesopredators switch prey, shortening food chains, in response to habitat degradation. *Ecology and Evolution* 1-10. doi: 10.1002/ece3.2805

Hesslein RH, Hallard KA, Ramlal P (1993) Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad witefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50 (10): 2071-2076

Hiatt RW, Strasburg DW (1960) Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* 30 (1): 65–127

Hirsch S (2009) Trophic interactions at seamounts. Thèse de Doctorat, Université de Hambourg: 223 p

Holmer M, Duarte CM, Boschker HTS, Barron C (2004) Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquatic Microbial Ecology* 36: 227-237

Holmes MR, Aminot A, Kerouel R, Hooker BA, Peterson JB (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1801–1808

- Holzer G, Besson M, Lambert A, François L, Barth P, Gillet B, Hughes S, Piganeau G, Leulier F, Viriot L, Lecchini D, Laudet V** (2017) Fish larval recruitment to reefs is a thyroid hormone-mediated metamorphosis sensitive to the pesticide chlorpyrifos. *eLIFE*6. doi:10.7554/elife.27595
- Horn MH** (1989) Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*27: 167-272
- Houssard P** (2017) Variations des concentrations en mercure dans les réseaux trophiques marins de l'Océan Pacifique Sud: Etat des lieux, caractérisation des sources et relations avec la dynamique trophique et physique du milieu. Thèse de doctorat, spécialité biologie des organismes. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 175p
- Houssard P, Lorrain A, Tremblay-boyer L, Allain V, Graham BS, Menkes CE, Pethybridge H, Couturier L, Point D, Leroy B, Receveur A, Hunt BPV, Vourey E, Bonnet S, Rodier M, Raimbault P, Feunteun E, Kuhnert PM, Munaron J-M, Lebreton B, Otake T, Letourneur Y** (2017) Trophic position increases with thermocline depth in yellowfin and bigeye tuna across the Western and Central Pacific Ocean. *Progress in Oceanography* 154: 49–63. doi: 10.1016/j.pocean.2017.04.008
- Hubert N, Paradis E, Bruggemann H, Planes S** (2011) Community assembly and diversification in Indo-Pacific coral reef fishes. *Ecology and Evolution* 1: 229–277 pp
- Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero JG, Anderson KD, Baird AH, Babcock RC, Beger M, Bellwood DR, Berkelmans R, Bridge TC, Butler I, Byrne M, Cantin NE, Comeau S, Connolly SR, Cumming GS, Dalton SJ, Diaz-Pulido G, Eakin CM, Figueira WF, Gilmour JP, Harrison HB, Heron SF, Hoey AS, Hobbs J-PA, Hoogenboom MO, Kennedy EV, Kuo1 C-Y, Lough JM, Lowe RJ, Liu G, McCulloch MT, Malcolm HA, McWilliam MJ, Pandolfi JM, Pears RJ, Pratchett MS, Schoepf V, Simpson T, Skirving WJ, Sommer B, Torda G, Wachenfeld DR, Willis BL, Wilson SK** (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543 (7645): 373-377
- Hussey NE, Macneil MA, Mcmeans BC, Olin JA, Dudley SFJ, Cliff G, Wintner SP, Fennessy ST, Fisk AT** (2014) Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters* 17 (2): 239–250. doi: 10.1111/ele.12226

Huston MA (1983) *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; Keever C

Huston MA (1994) *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145–159

Hynes HBN (1950) The food of fresh-water 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 EJ (1980) Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17 (4) : 411-429

- I -

ISPF (2014) *Les Marquises en 2012: population et chômage en hausse*: 10 p

- J -

Jacquin AG, 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: 43-54

Jaschinski S, Brepohl DC, Sommer U (2011) Seasonal variation in carbon sources of mesograzers and small predators in an eelgrass community: stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 431 (1): 69-82

Jenkins B, Kitching RL, Pimm SL (1992) Productivity, disturbance, and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. *Oikos* 65: 249–255

Johns RB, Nichols PD, Perry GJ (1979) Fatty acid composition of ten marine algae from Australian waters. *Phytochemistry* 18: 799-802

- K -

- Kasamesiri P, Meksumpun S, Meksumpun C** (2011) Spicule network patterns of *Phyllidia varicosa*. *ScienceAsia* 37: 160-164
- Kattner G** (1999) Storage of dissolved inorganic nutrients in seawater: poisoning with mercuric chloride. *Marine Chemistry* 67: 61-66
- Kay EA** (1960) Generic revision of the Cypraeidae. *Proceedings of the Malacological Society of London* 33: 278-287
- Kelly JR, Scheibling RE** (2012) Fatty acids as dietary traces in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series* 446: 1-22 p
- Kohn AJ** (1966) Food specialization in *Conus* in Hawaii and California. *Ecology* 47: 1041–1043
- Khotimchenko SV, Vaskovsky VE** (1990) Distribution of C₂₀ polyenoic fatty acids in red macrophytic algae. *Botanica Marina* 33: 525-528
- Khoury C** (1987) Ichtyofaune des herbiers de posidonies du parc National de Port-Cros: composition, éthologie alimentaire et rôle dans le réseau trophique. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille 2
- Kiljunen M, Grey J, Sinisalo T, Harrod C, Immonen H, Jones RI** (2006) A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology* 43 (6): 1213-1222
- Koussoroplis A-M, Bec A, Perga M-E, Koutrakis E, Desvillettes C, Bourdier G** (2010) Nutritional importance of minor dietary sources for leaping grey mullet *Liza saliens* (Mugilidae) during settlement: insights from fatty acid $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 404: 207-217
- 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: 231–250. doi: 10.1051/alr:2005029
- Kulbicki M** (2007) Biogeography of reef fishes of the French Territories in the South Pacific. *Cybium* 31 (2): 275-288

Kulbicki M, Galzin R, Lison de Loma T, Madi Moussa K, Vigliola L (2009)
Caractéristiques des peuplements de poissons de récif des îles hautes de Polynésie française : une revue des données disponibles. Rapport de Convention EPHE-AAMP. Perpignan (France) R.A. 161 : 107 p

- L -

Laboute P, Richer de Forges B (2004) Lagons et récifs de Nouvelle-Calédonie. Editions Catherine Ledru : 520 p

Laurent V (2016) Le climat aux îles Marquises. *In* : Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J.-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie: 526 p

Layman CA, Araujo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager L, Post DM, Bearhop S (2012)
Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 87: 545–562. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

Le Bourg B, Letourneur Y, Bănaru D, Blanchot J, Chevalier C, Mou-Tham G, Lebreton B, Pagano M (2017) The same but different: stable isotopes reveal two distinguishable, yet similar, neighbouring food chains in a coral reef. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98: 1589-1597

Lecointre G, Le Guyader H (2017) La classification phylogénétique du vivant, Tome 2- 4^{ème} édition. Belin, Paris : 832 p

Ledlie MH, Graham NAJ, Bythell JC, Wilson SK, Jennings S, Polunin NVC, Hardcastle J (2007) Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* 26: 641-653

Lee RF, Hirota J, Barnett M (1971) Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. *Deep-Sea Research* 18: 1147-1165

Leenhardt P, Cazalet B, Salvat B, Claudet J, Feral F (2013) The rise of large-scale marine protected areas: Conservation or geopolitics? *Ocean & Coastal Management*: 1–7

- Legeckis R, Brown CW, Bonjean F, Johnson ES** (2004) The influence of tropical instability waves on phytoplankton blooms in the wake of the Marquesas Islands during 1998 and on the currents observed during the drift of the Kon-Tiki in 1947. *Geophysical Research Letters* 31: L23307
- Leray M, Meyer CP, Mills SC** (2015) Metabarcoding dietary analysis of coral dwelling predatory fish demonstrates the minor contribution of coral mutualists to their highly partitioned, generalist diet. *PeerJ* 3:e1047. doi: 10.7717/peerj.1047
- Lesser MP** (2006) Benthic–pelagic coupling on coral reefs: feeding and growth of Caribbean sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328: 277–288
- Letourneur Y, Galzin R, Harmelin-Vivien M** (1997) Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepède) on a Reunion fringing reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 217: 1-18
- Letourneur Y, Lison de Loma T, Richard P, Harmelin-Vivien ML, 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 ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses in two contrasted bays in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs* 32: 1091-1102
- Li X, Fan X, Han L, Lou Q** (2002) Fatty acids of some algae from the Bohai Sea. *Phytochemistry* 59: 157-161
- Libralato S, Pranovi F, Stergiou KI, Link JS** (2014) Trophodynamics in marine ecology: 70 years after Lindeman Introduction. *Marine Ecology Progress Series* 512: 1–7
- Liénart C, Susperregui N, Rouaud V, Cavalheiro J, David V, Del Amo Y, Duran R, Lauga B, Monperrus M, Pigot T, Bichon S, Charlier K, Savoye N** (2016) Dynamics of particulate organic matter in a coastal system characterized by the occurrence of marine mucilage—A stable isotope study. *Journal of Sea Research* 116: 12-22
- Liénart C, Savoye N, David V, Ramond P, Rodriguez Tressa P, Hanquiez V, Marieu, V, Aubert F, Aubin S, Bichon S, Boinet C, Bourasseau L, Bozec Y, Bréret M, Breton E, Caparros J, Cariou J, Claquin P, Conan P, Corre A-M, Costes L, Crouvoisier M, Del Amo Y, Derriennic H, Dindinaud F, Duran R, Durozier M, Devesa J, Ferreira S, Feunteun E, Garcia N, Geslin S, Grossteffan E, Gueux A, Guillaudeau J, Guillou G, Jolly O, Lachaussée N, Lafont M, Lagadec V, Lamoureux J, Lauga**

- B, Lebreton B, Lecuyer E, Lehodey J-P, Leroux C, L'Helguenm S, Macé E, Maria E, Mousseau L, Nowaczyk A, Pineau P, Petit F, Pujo-Pay M, Raimbault P, Rimmelin-Maury P, Rouaud V, Sauriaud P-G, Sultan E, Susperregui E** (2018) Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal variability at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 162: 271-289
- Lindeman RL** (1942) The trophic-dynamic aspect of Ecology. *Ecology* 23 (4): 399–417
- Liu KK, Kaplan IR** (1989) The eastern tropical Pacific as a source of ¹⁵N-enriched nitrate in seawater off southern California. *Limnology and Oceanography* 34: 820-830
- Logan JM, Jardine TD, Millet TJ, Bunn SE, Cunjak RA, Lutcavage ME** (2008) Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotopes analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology* 77: 838-846
- Loret P, Pastoureaud A, Bacher C, Delesalle B** (2000) Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): in situ study using optical microscopy and HPLC pigment analysis. *Marine Ecology Progress Series* 199: 55-67
- Lorrain A, Graham B, Ménard F, Popp B, Bouillon S, Van Breugel P, Cherel Y** (2009) Nitrogen and carbon isotope values of individual amino acids: A tool to study foraging ecology of penguins in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 391: 293–306. doi: 10.3354/meps08215
- Lorrain A, Graham BS, Popp BN, Allain V, Olson RJ, Hunt BPV, Potier M, Fry B, Galvan-Magana F, Menkes CER, Kaehler S, Ménard F** (2014) Nitrogen isotopic baselines and implications for estimating foraging habitat and trophic position of yellowfin tuna in the Indian and Pacific Oceans. *Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography* 113: 188-198
- Lorrain A, Graham BS, Popp BN, Allain V, Olson RJ, Hunt BPV, Potier M, Fry B, Galván-Magaña F, Menkes CER, Kaehler S, Ménard F** (2015) Nitrogen isotopic baselines and implications for estimating foraging habitat and trophic position of yellowfin tuna in the Indian and Pacific Oceans. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 113: 188–198. doi: 10.1016/j.dsr2.2014.02.003

- M -

- Mann KH** (1982) Ecology of coastal waters: a systems approach. University of California, *Blackwell Scientific Publications* 8: 322 p
- Mann KH** (1988) Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33: 910-930
- Mann DA, Sancho G** (2007) Feeding ecology of the Domino Damselfish, *Dascyllus Albisella*. *Copeia* 2007 (3): 566-576
- Marnane MJ, Bellwood DR** (2002) Diet and nocturnal foraging in cardinalfishes (Apogonidae) at One Tree Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 231: 261–268. doi: 10.3354/meps231261
- Martin-Creuzburg D, von Elert E** (2009) Good food versus bad food: the role of sterols and polyunsaturated fatty acids in determining growth and reproduction of *Daphnia magna*. *Aquatic Ecology* 43: 943-950
- Martinez E, Maamaatuaiahutapu K** (2004) Island mass effect in the Marquesas Islands: time variation. *Geophysical Research Letters* 31: L18307
- Martinez E** (2006) Circulation des eaux de la thermocline en Polynésie française. Utilisation de données satellites, in situ, et d'un modèle de circulation océanique régional. Thèse de Doctorat, Université de la Polynésie française
- Martinez E, Ganachaud A, Lefevre J, Maamaatuaiahutapu K** (2009) Central South Pacific thermocline water circulation from a high-resolution ocean model validated against satellite data: Seasonal variability and El Niño 1997–1998 influence. *Journal of Geophysical Research* 114 (C5): 31 p
- Martinez E, Rodier M, Maamaatuaiahutapu K** (2016) Environnement océanique des Marquises. In: Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- Martínez Del Rio C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ** (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84 (1): 91–111. doi:

10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x

- Masquelier S, Vaultot D** (2008) Distribution of micro-organisms along a transect in the South-East Pacific Ocean (BIOSOPE cruise) using epifluorescence microscopy. *Biogeosciences* 5: 311-321
- Maury RC, Guille G, Guillou H, Chauvel C, Legendre C, Rossi P, Blais S, Pallares C, Marabal A-M** (2016) Les Marquises : des sites géologiques exceptionnels issus d'un point chaud atypique. *In: Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française* (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- McClelland J, Montoya J** (2002) Trophic relationships and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton. *Ecology* 83 (8): 2173–2180. doi: 10.1890/0012-9658
- McCutchan Jr JH, Lewis Jr WM, Kendall C, McGarth CC** (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102(2): 378-390
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR** (2013) Ocean ecogeochemistry: a review. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 51: 327–374. doi: doi:10.1201/b15406-6\r10.1201/b15406-6
- McMahon KW, Thorrold SR, Elsdon TS, McCarthy MD** (2015) Trophic discrimination of nitrogen stable isotopes in amino acids varies with diet quality in a marine fish. *Limnology and Oceanography* 60: 1076-1087
- McMurray SE, Johnson ZI, Hunt DE, Pawlik JR, Finelli CM** (2016) Selective feeding by the giant barrel sponge enhances foraging efficiency. *Limnology and Oceanography* 61: 1271–1286
- Meyers PA** (1997) Organic geochemical proxies for paleoceanographic, paleolimnologic and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry* 27: 213–250
- Meziane T, Bodineau L, Retiere C, Thoumelin G** (1997) The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38: 47-58

- Meziane T, Tsuchiya M** (2000) Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 200: 49–57
- Meziane T, Tsuchiya M** (2002) Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: origin and utilisation by two macrozoobenthic species. *Journal of Sea Research* 47: 1-11
- Meziane T, d'Agata F, Lee SY** (2006) Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: Small- scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Marine Ecology Progress Series* 312: 15–27
- Meziane T, Lee SY, Mfilinge PL, Shin PKS, Lam MHW, Tsuchiya M** (2007) Interspecific and geographical variations in the fatty acid composition of mangrove leaves: Implications for using fatty acids as a taxonomic tool and tracers of organic matter. *Marine Biology* 150: 1103–1113
- Michener RH, Kaufman L** (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science, Second Edition* (éd. Michener R & Lajtha K): 238-282
- Mill AC, Pinnegar JK, Polunin NVC** (2007) Explaining isotope trophic-step fractionation: why herbivorous fish are different. *Functional Ecology* 21: 1137–1145
- Miller SD** (2017) Effects of oceanographic variability on the trophic ecology of eight species of coral reef fishes from the remote Central Pacific. Thèse de Doctorat, California State University, Monterey Bay: 141 p
- Milliman JD, Farnsworth KL, Jones PD, Xu KH, Smith LC** (2008) Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to the global ocean, 1951–2000. *Global Planet Change* 62: 187-194
- Minagawa M, Wada E** (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48(5): 1135–1140. doi: 10.1016/0016-7037(84)90204-7
- Miura K, Goto AS** (2012) Stable nitrogen isotopic fractionation associated with transamination of glutamic acid to aspartic acid: implications for understanding ^{15}N

trophic enrichment in ecological food webs. *Research in Organic Geochemistry* 28: 13-17

Moleana T (2016) Etude de la reproduction, de l'alimentation et de la composition en acides gras du picot rayé *Siganus lineatus*. Application à la domestication d'une nouvelle espèce tropicale pour la pisciculture marine. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie : 237 p

Montaggioni L, Etienne S, Seard C (2016) Les récifs coralliens et les paysages géomorphologiques littoraux des Marquises. *In: Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française* (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris: Société Française d'Ichtyologie : 526 p

Montoya JP, McCarthy JJ (1995) Isotopic fractionation during nitrate uptake by phytoplankton grown in continuous culture. *Journal of Plankton Research* 17: 439-464

Mourier J, Maynard J, Parravicini V, Ballesta L, Clua E, Domeier ML, Planes S (2016) Extreme inverted trophic pyramid of reef sharks supported by spawning groupers. *Current Biology* 26: 2011–2016

Moynihan MA, Barbier P, Olivier F, Toupoint N, Meziane T (2016) Spatial and temporal dynamics of nano- and pico-size particulate organic matter (POM) in a coastal megatidal marine system: Dynamics of nano- and pico- POM. *Limnology and Oceanography* 61: 1087–1100 pp

- N -

Needoba JA, Sigman DM, Harrison PJ (2004) The mechanism of isotope fractionation during algal nitrate assimilation as illuminated by the N-15/N-14 of intracellular nitrate. *Journal of Phycology* 40: 517–522

Nérot C, Meziane T, Provost-Govrich A, Rybarczyk H (2009) Role of grapsid crabs, *Parasesarma erythroactyla*, in entry of mangrove leaves into an estuarine food web: a mesocosm study. *Marine Biology* 156: 2343-2352

Neubauer P, Jensen OP (2015) Bayesian estimation of predator diet composition from fatty acids and stable isotopes. *PeerJ* 3: e920

Nielsen JM, Popp BN, Winder M (2015) Meta-analysis of amino acid stable nitrogen isotope ratios for estimating trophic position in marine organisms. *Oecologia* 178: 631–642. doi: 10.1007/s00442-015-3305-7

Noble MM, Pratchett MS, Coker DJ Cvitanovic C, Fulton CJ (2014) Foraging in corallivorous butterfly fish varies with wave exposure. *Coral Reefs* 33: 351-361

- O -

Ogden JC, Lobel PS (1978) The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes* 3 (1): 49-63

Olive PJW, Pinnegar JK, Polunin NVC, Richards G, Welch R (2003) Isotope trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *Journal of Animal Ecology* 72: 608–617

Osorio C, Jara F, Ramirez ME (1993) Diet of *Cypraea caputdraconis* (Mollusca : Gastropoda) as it relates to food availability in Easter Island. *Pacific Science* 47 (1): 34–42

Ostrom PH, Fry B (1993) Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. *Organic Geochemistry* 11: 785-798

Owens (1987) Natural variations in ¹⁵N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* 24: 389-449

- P -

Page HM, Brooks AJ, Kulbicki M, Galzin R, Miller RJ, Reed DC, Schmitt RJ, Holbrook SJ, Koenigs C (2013) Stable isotopes reveal trophic relationships and diet of consumers in temperate kelp forest and coral reef ecosystems. *Oceanography* 26 (3): 180–189. doi: 10.5670/oceanog.2013.61

Palomares MLD, Pauly D Editors (2018) SeaLifeBase. World Wide Web electronic publication. www.sealifebase.org, version d’octobre 2018.

Pandolfi JM, Connolly SR, Marshall DJ, Cohen AL (2011) Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* 333: 418

- Parker PL** (1964) The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 28 (7): 1155-1164
- Parker PL, Anderson RK, Lawrence A** (1989) A $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ tracer study of nutrition in aquaculture: *Penaeus vannamei* in a pond growout system. *In*: Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (eds) Stable isotopes in ecological research Ecol Stud 68. Springer, Berlin Heidelberg New York, 288-303 p
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL** (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS ONE* 5: e9672
- Parrish CC, Abrajano TA, Budge SM, Helleur RJ, Hudson ED, Pulchan K, Ramos C** (2000) Lipid and phenolic biomarkers in marine ecosystems: analysis and applications. *In*: Wangersky P (ed) The Handbook of Environmental Chemistry. Part D. Marine Chemistry. Springer, Berlin Heidelberg: 193-223 p
- Paulay G** (1997) Diversity and distribution of reef organisms *In*: Life and Death of Coral Reefs, ed C. Birekland (New York, NY: Chapman and Hall): 298-353 p
- Paulay G, Michonneau F, Starmer J** (2016) Les échinodermes des Marquises (Decapoda, Stomatopoda). *In*: Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris: Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- Pauly D, Christensen V** (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F** (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279 (5352): 860–863. doi: 10.1126/science.279.5352.860
- Payri C, Andrefouët S, Benzoni F, Evans N, Fiat S, Menou J L, Mourrier J, Oliverio M, Petek S** (2012) Rapport de campagne Pakaihi i te Moana, Benthos côtier : 43 p
- Payri C, De Ramon N'Yeurt A, Fiat S, Andrefouët S** (2016) La macroflore marine des îles Marquises. *In* : Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p
- Perga ME, Grey J** (2010) Laboratory measures of isotope discrimination factors: comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology* 47: 942–947.

doi:10.1111/j.1365- 2664.2009.01730.x

- Peterson BJ** (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica* 20: 479-487
- Peterson BJ, Fry B** (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 18: 293–320
- Phillips D** (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127: 166–170
- Phillips DL, Newsome SD, Gregg JW** (2005) Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144: 520–527
- Phillips D, Gregg JW** (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261–269
- Phillips DL, Inger R, Bearhop S, Jackson AL, Moore JW, Parnell AC, Semmens BX, Ward EJ** (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92: 823-835
- Pimm SL** (1982) Food Webs. Chapman and Hall, London: 258 p. doi: 10.1007/978-94-009-5925-5_1
- Pimm SL, Kitching RL** (1987) The determinants of food chain lengths. *Oikos* 50: 302–307
- Pimm SL, Lawton JH** (1977) Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268: 329–331
- Pinnegar JK, Polunin NVC** (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 13: 225-231
- Pinnegar JK, Polunin NVC, Francour P, Badalamenti F, Chemello R, Harmelin-Vivien ML, Hereu B, Milazzo M, Zabala M, d'Anna G, Pipitone C** (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* 27: 179–200
- Planes S, Bacchet P, Delrieu-Trottin E, Kulbicki M, Lison de Loma T, Mou-Tham G, Siu G, Williams J, Galzin R** (2016) Les poissons côtiers des Marquises. *In:*

Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd. Galzin R, Duron S-D & Meyer J-Y), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p

Polis GA, Strong DR (1996) Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147: 813-846

Popp BN, Graham BS, Olson RJ, Hannides CCS, Lott MJ, Lopez-Ibarra G, Galván-Magaña F, Fry B (2007) Insight into the trophic ecology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from compound-specific nitrogen isotope analysis of proteinaceous amino acids. *Terrestrial Ecology* 1: 173-190. doi: 10.1016/S1936-7961(07)01012-3

Popp BN, Graham BS, Olson RJ, Hannides CCS, Lott MJ, López-Ibarra GA, Galván-Magaña F, Fry B (2007) Stable isotopes as indicators of ecological change. Volum 1 (Terrestrial Ecology) *Academic Press, Elsevier*: 436 p.

Post DM (2002a) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83 (3): 703–718. doi: 10.2307/3071875

Post DM (2002b) The long and short of food-chain length. *Molecular Cell* 10 (3): 435–437. doi: 10.1016/S1097-2765(02)00657-3

Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montana CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179-189

Poupin J (2016) Les crustacés des îles Marquises (Decapoda, Stomatopoda). In : Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française (éd. Galzin R., Duron S.-D. & Meyer J.-Y.), Paris : Société Française d'Ichtyologie : 526 p

- Q -

Quezada-Romegialli C, Jackson AL, Hayden B, Kahilainen KK, Lopes C, Harrod C (2018) tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution* 9 (6): 1592–1599. doi: 10.1111/2041-210X.13009

- R -

- R Core Team** (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Raapoto H, Martinez E, Petrenko A, Doglioli AM, Maes C** (2018) Modeling the wake of the Marquesas Archipelago. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 123: 1213-1228. doi: 10.1002/2017JC013285
- Raimbault P, Garcia N, Cerutti F** (2008) Distribution of inorganic and organic nutrients in the South Pacific Ocean-evidence for long-term accumulation of organic matter in nitrogen-depleted waters. *Biogeosciences* 5: 281-298
- Rajendran N, Suwa Y, Urushigawa Y** (1993) Distribution of phospholipid ester-linked fatty acid biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. *Marine Chemistry* 42 (1): 39-56
- Ras J, Claustre H, Uitz J** (2008) Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data. *Biogeosciences* 5: 253-369
- Rau GH, Teyssie J-L, Rassoulzadegan F, Fowler SW** (1990) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size-fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series* 59: 33–38
- Reavis RH, Copus JM** (2011) Monogamy in a feeding generalist, *Chaetodon trichrous*, the endemic Tahitian Butterflyfish. *Environmental Biology of Fishes*. doi: 10.1007/s10641-011-9826-y
- Renaud ML** (1976) Observations on the behavior and shell types of *Cypraea moneta* (Mollusca, Gastropoda) at Enewetak, Marshall Islands. *Pacific Science* 30(2): 147–158
- Ribeiro FB, Matthews-Cascon H, Bezerra LEA** (2017) Predatory behavior of the paguroid snail *Aurantilaria aurantiaca* (Lamarck, 1848) (Anomura: Diogenidae) on the *Dardanus venosus* (H. Milne–Edwards, 1816) (Gastropoda: Fascioliariidae). *Nauplius* 25: e2017001. doi: 10.1590/2358-2936e2017001

- Ribes M, Coma R, Atkinson MJ, Kinzie RA** (2005) Sponges and ascidians control removal of particulate organic nitrogen from coral reef water. *Limnology and Oceanography* 50 (5) : 1480-1489
- Richer De Forges B, Poupin J, Laboute P** (1997) La campagne MUSORSTOM 9 dans l'archipel des îles Marquises (Polynésie française). Compte rendu et liste des stations. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle 180: 9-29
- Richoux NB, Froneman PW** (2008) Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: fatty acid approach. *Marine Ecology Progress Series* 357: 121-137
- Ricklefs RE, Miller GL** (2000) Ecology. 4th edn. Freeman, New York: 896 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, Stal L, Nieuwenhuize J** (2004) Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 323-326
- Rix L, de Goeij JM, van Oevelen D, Struck U, Al-Horani FA, Wild C, Naumann MS** (2018) Reef sponges facilitate the transfer of coral-derived organic matter to their associated fauna via the sponge loop. *Marine Ecology Progress Series* 589: 85-96
- Robertson D** (1982) Fish feces as fish food on a Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series* 7: 253–265. doi: 10.3354/meps007253
- Rodier M, Martinez E** (2012) Rapport de Campagne “Pakaihi i te moana”, Partie “biodiversité hauturière” du 2 au 22 février 2012
- Rolff C, Elmgren R** (2000) Use of riverine organic matter in plankton food webs of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 197: 81–101
- Rooney N, McCann KS, Moore JC** (2008) A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11: 867–881 pp. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01193.x

Rougerie F, Wauthy B, Rancher J (1992) Le récif barrière ennoyé des Iles marquises et l'effet d'île par endo-upwelling. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 315: 677-682

- S -

Sackett DK, Drazen C, Choy CA, Popp B, Pitz GL (2015) Mercury sources and trophic ecology for Hawaiian bottomfish. *Environmental Science and Technology* 49 (11): 6909–6918 pp. doi: 10.1021/acs.est.5b01009

Sale PF (2002) The science we need to develop for more effective management. Coral reef fishes dynamics and diversity in a complex ecosystem. *In: The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, ed Sale PF (San Diego, CA: Academic Press): 361–376 p

Sale PF (1991) *The Ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press Inc. San Diego, California

Salvat B, Aubanel A, Adjeroud M, Bouisset P, Calmet D, Chancerelle Y, Cochenec N, Davies N, Fougerousse A, Galzin R, Lagouy E, Lo C, Monier C, Ponsonnet C, Remoissenet G, Schneider D, Stein A, Tatarata M, Villiers L (2008) Le suivi de l'état des récifs coralliens de Polynésie française et leur récente évolution. *Revue d'Écologie, Terre et Vie, Société nationale de protection de la nature* 63:179-187 p

Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konotchick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, Pantos O, Paulay G, Richie M, Rohwer F, Schroeder RE, Walsh S, Jackson JBC, Knowlton N, Sala E (2008) Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS ONE* 3:e1548

Sandin SA, Zgliczynski BJ (2015) Inverted trophic pyramids. *In: The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, ed C. Mora (New York, NY: Cambridge University Press): 247 p

Sargent JR, Parkes JR, Mueller-Harvey I, Henderson RJ (1987) Lipid biomarkers in marine ecology. *In: Microbes in the Sea*, ed Sleigh MA., Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK: 119–138 p

- Savoie N, Aminot A, Tréguer P, Fontugne M, Naulet N, Kérouel R** (2003) Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series* 255:27-41
- 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: 565-572
- Scharf FS, Juanes F, Rountree RA** (2000) Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208:229–248
- Sheppard CRC, Davy S, Pilling G, Graham NAJ** (2018) *The Biology of Coral Reefs*. Second Edition. Oxford University Press
- Signorini SR, McClain CR, Dandonneau Y** (1999) Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophysical Research Letters* 26 (20): 3121-3124
- Simpfendorfer CA, Heupel MR** (2016) Ecology: the upside-down world of coral reef predators. *Current Biology* 26: 708–710
- Sims NA** (1993) Pearl oysters. In: Wright, A., Hill, L. Eds. , *Nearshore Resources of the South Pacific*. IPS, Suva/Forum Fisheries Agency, Honiara : 409–430
- Slobodkin LB** (1960) Ecological energy relationships at the population level. *American Naturalist* 94: 213–236
- Smedes F, Askland TK** (1999) Revisiting the development of the Bligh and Dyer total lipid determination method. *Marine Pollution Bulletin* 38 (3): 193-201
- Smith SV** (1978) Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature* 273: 225-226
- Smith LW, Wirshing HH, Baker AC, Birkeland C** (2008) Environmental versus genetic influences on growth rates of the corals *Pocillopora eydouxi* and *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia). *Pacific Science* 62: 57–69

- Smyntek PM, Teece MA, Schulz KL Thackeray SJ** (2007) A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and Oceanography* 52 (5): 2135-2146
- SO CORAIL** (2018) Site d'observation CORAIL, <https://sextant.ifremer.fr/record/1e51de1b-7979-4487-b5d5-329394d166da/> consulté le 15 août 2018
- Sorokin YI, Sorokin PY** (2010) Plankton of the central Great Barrier Reef: Abundance, production and trophodynamic roles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1173–1187
- Spencer CP** (1975) The micronutrient elements. *In*: Chemical oceanography, Vol. 2 (Riley, J. P. & Skirrow, G. (Eds)), Academic Press, London: 245-350
- Steneck RS** (1988) Herbivory on coral reefs: A synthesis. *In* Choat JH, Barnes D, Borowitzka MA, Coll JC, Davies PJ, Flood P, Hatcher BG, Hopley D [éds], *Proceedings of the sixth international coral reef symposium, Townsville, Australia, Vol 1*. Executive committee.
- Stoner AW, Zimmerman RJ** (1988) Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fishery Bulletin* 86: 543-551
- Sulzman EW** (2007) Stable isotope chemistry and measurement: a primer. *In*: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science (éd. Michener R & Lajtha K): 566 p
- Sweeting CJ, Polunin NVC, 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 -

- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA** (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57 (1): 32-37
- Tiselius P, Fransson K** (2016) Daily changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes in copepods: equilibrium dynamics and variations of trophic level in the field. *Journal of Plankton Research* 38 (3): 751-761

Thompson RM, Hemberg M, Starzomski BM, Shurin JB (2007) Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* 88 (3): 612–617

Trites AW (2003) Food webs in the ocean: Who eats whom and how much? *Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*: 125-141

- V -

Valentini A, Pompanon F, Taberlet P (2008) DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution* 24 (2): 110-117

Valiela I (2015) *Marine Ecological Processes*. Springer, Verlag New York

Vander Zanden HB, Arthur KE, Bolten AB, Popp BN, Lagueux CJ, Harrison E, Campbell CL, Bjorndal KA (2013) Trophic ecology of a green turtle breeding population. *Marine Ecology Progress Series* 476: 237–249. doi: 10.3354/meps10185

Vander Zanden JM, Fetzer WW (2007) Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116 (8): 1378–1388. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16036.x

Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (1996) A trophic position model of pelagic food webs : impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* 66 (4): 451–477

Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (1999) Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80 (4): 1395-1404. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080

Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46 (8): 2061–2066. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2061

Vander Zanden MJ, Shuter BJ, Lester N, Rasmussen JB (1999) Patterns of food chain length in lakes : A stable isotope study. *The American naturalist* 154 (4): 406–416. doi: 10.1086/303250

Vanderklift MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment:

a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169–182. doi: 10.1007/s00442-003-1270-z

Vermeij MJ, van Moorselaar I, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, Visser PM (2010) The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS One* 5:e14312

Viso A-C, Marty J-C (1993) Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry* 34 (6): 1521-1533

Vokhshoori NL, McCarthy MD (2014) Compound-specific $\delta^{15}\text{N}$ amino acid measurements in littoral mussels in the California upwelling ecosystem: A new approach to generating baseline $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes for coastal ecosystems. *PLoS ONE* 9 (6): e98087. doi: 10.1371/journal.pone.0098087

Volkman JK, Johns RB, Gillan FT, Perry GJ, Bavor HJ (1980) Microbial lipids of an intertidal sediment - I. Fatty acids and hydrocarbons. *Geochimica Cosmochimica Acta* 44: 1133-1143

Volkman JK, Jeffrey SW, Nichols PD, Rogers GI, Garland CD (1989) Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128: 219-240

Volkman JK, Barrett SM, Blackburn SI, Mansour MP, Sikes EL, Gelin F (1998) Microalgal biomarkers: a review of recent research developments. *Organic Geochemistry* 29 (5-7): 1163-1179

Volkman JK, Tanoue E (2002) Chemical and biological studies of particulate organic matter in the ocean. *Journal Oceanography* 58: 265-279

- W -

Wakeham SG, Hedges JI, Lee C, Peterson ML, Hernes PJ (1997) Compositions and transport of lipid biomarkers through the water column and surficial sediments of the equatorial Pacific Ocean. *Deep-Sea Res part II* 44: 2131-2162

Wannigama GP, Volkman JK, Gillan FT, Nichols PD, Johns RB (1981) A comparison of lipid components of the fresh and dead leaves and pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. *Phytochemistry* 20 (4): 659-666

- Wilson SK, Bellwood DR, Choat JH, Furnas MJ** (2003) Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 279–309
- Wood BJB** (1988) Lipids of algae and protozoa. *In: Microbial lipids, Vol. 1* (C. Ratledge and S. G. Wilkinson, eds.), Academic Press, London: 807–867 p
- Wyatt ASJ, Lowe RJ, Humphries S, Waite AM** (2010) Particulate nutrient fluxes over a fringing coral reef: relevant scales of phytoplankton production and mechanisms of supply. *Marine Ecology Progress Series* 405: 113–130
- Wyatt ASJ, Waite AM, Humphries S** (2012) Stable isotope analysis reveals community-level variation in fish trophodynamics across a fringing coral reef. *Coral Reefs* 31: 1029–1044
- Wyatt ASJ, Lowe RJ, Humphries S, Waite AM** (2013) Particulate nutrient fluxes over a fringing coral reef: Source–sink dynamics inferred from carbon to nitrogen ratios and stable isotopes. *Limnology and Oceanography* 58: 409–427

- Y -

- Yodzis P** (1984) Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia* 65: 86–88
- Yokoyama H** (2005) Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 296: 115–128
- Young JW, Hunt BPV, Cook TR, Llopiz JK, Hazen EL, Pethybridge HR, Ceccarelli D, Lorrain A, Olson RJ, Allain V, Menkès C, Patterson T, Nicol S, Lehodey P, Kloser RJ, Arrizabalaga H, Choy CA** (2015) The trophodynamics of marine top predators: current knowledge, recent advances and challenges. *Deep-Sea Research* 113, 170–187
- Yukihira H, Klumpp DW, Lucas JS** (1999) Feeding adaptations of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* to variations in natural particulates. *Marine Ecology Progress Series* 182: 161–173

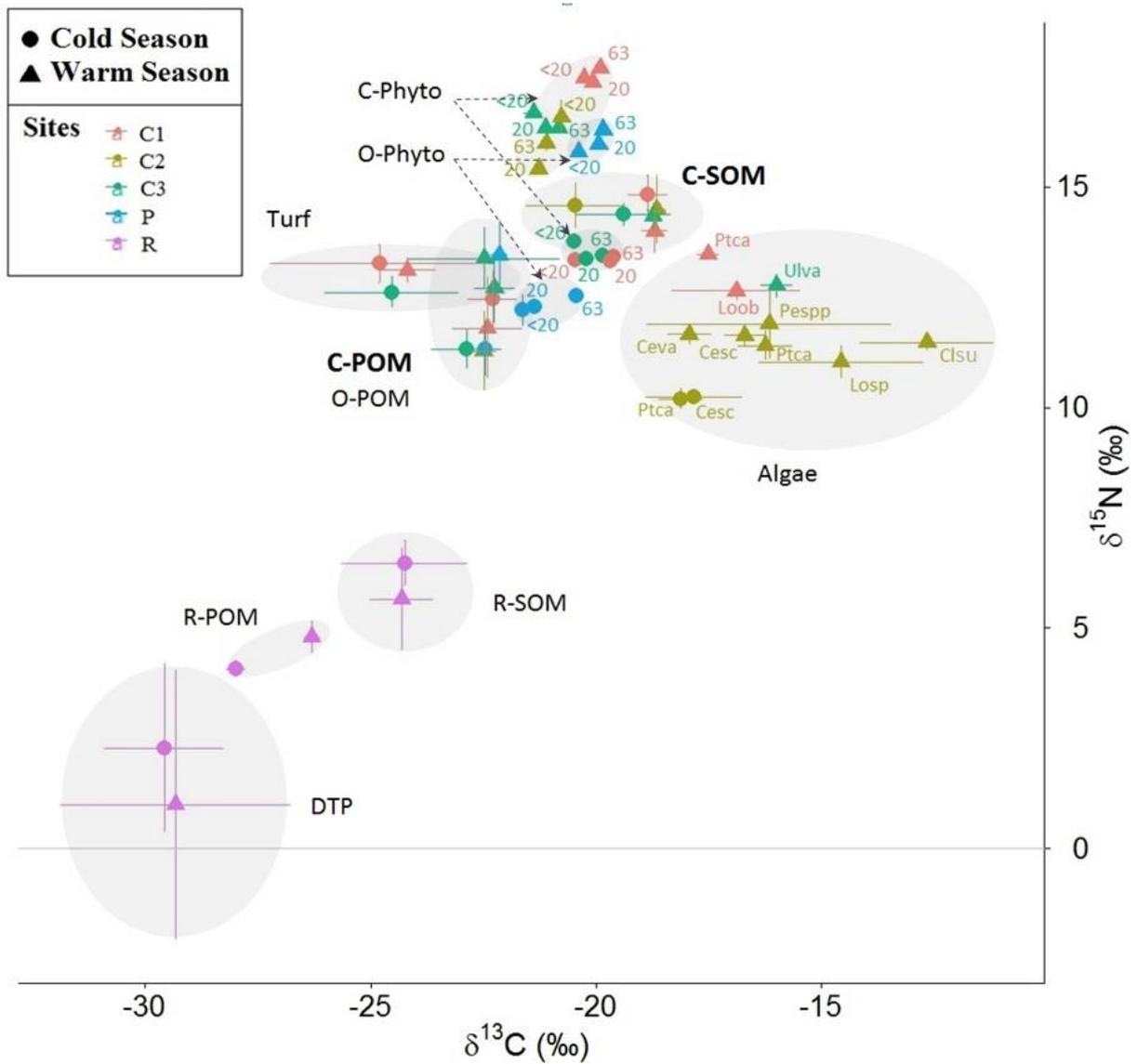
Annexes

Annexe II.1. Macroalgues observées durant les deux missions, détails des sites échantillonnés et des analyses effectuées. Espèces présentes aux deux saisons (en gris foncé), en saison fraîche (août ; en gris clair), et saison chaude (mars, en blanc).

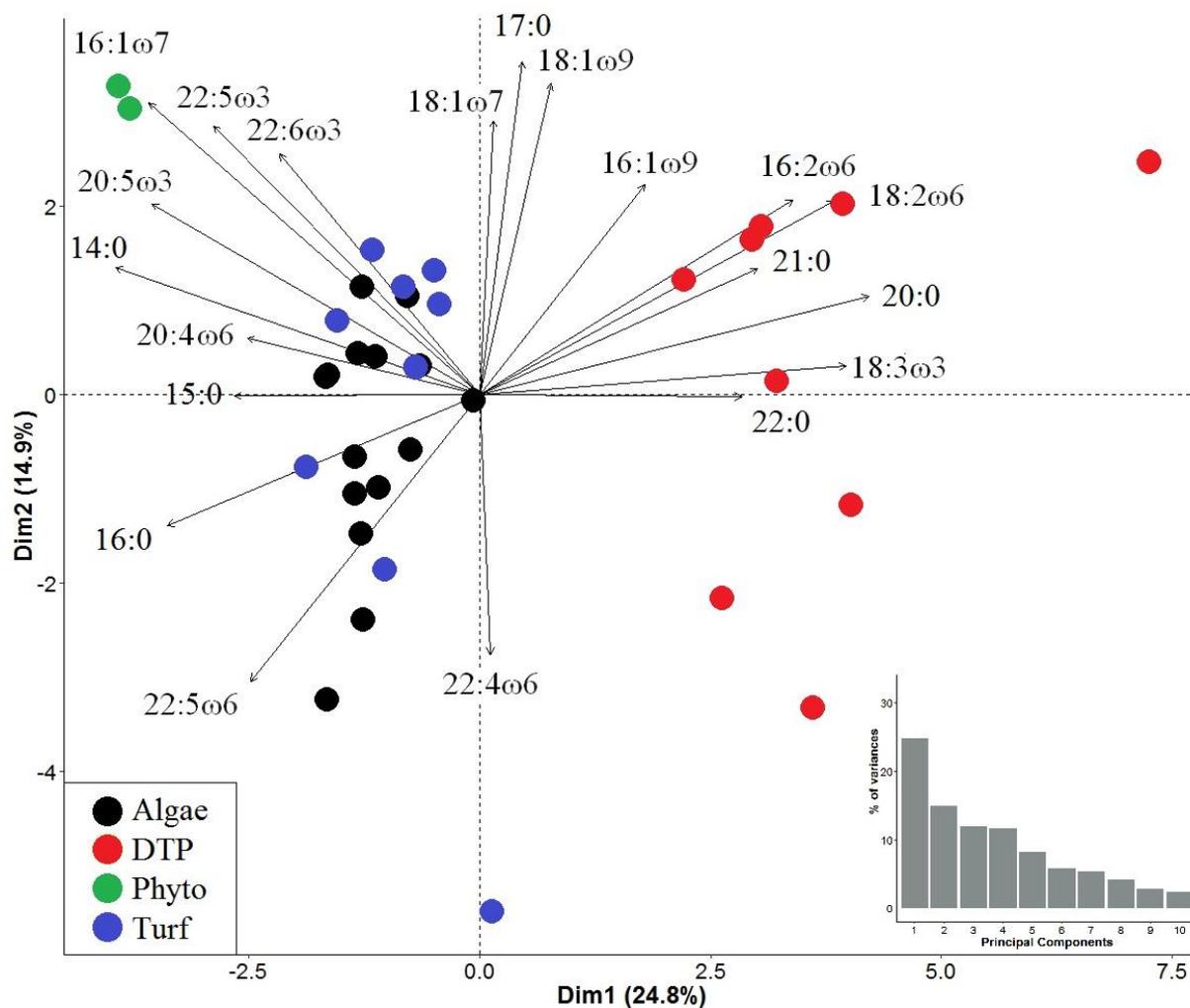
Phyla	Ordre	Famille	Genre	espèce
Chlorophyta				
	Bryopsidales	Caulerpaceae	<i>Caulerpa</i>	<i>Caulerpa nummularia</i>
	Cladophorales	Boodleaceae	<i>Cladophoropsis</i>	<i>Cladophoropsis sundanensis</i>
			<i>Phyllodictyon</i>	<i>Phyllodictyon anastomosans</i>
		Cladophoraceae	<i>Acrocephalus</i>	<i>Acrocladus feredayoides</i>
			<i>Cladophora</i>	<i>Cladophora</i> sp1
				<i>Cladophora</i> sp2
		Anadyomenaceae	<i>Microdictyon</i>	<i>Microdictyon</i> sp.
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i>	<i>Ulva</i> sp.
Ochrophyta				
	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris</i>	<i>Dictyopteris repens</i>
			<i>Lobophora</i>	<i>Lobophora</i> cf. <i>obscura</i>
				<i>Lobophora</i> spp.
Rhodophyta				
	Ceramiales	Ceramiales	<i>Ceramium</i>	<i>Ceramium</i> spp.
		Rhodomelaceae	<i>Chondria</i>	<i>Chondria repens</i>
			<i>Laurencia</i>	<i>Laurencia</i> sp.
		Wrangeliaceae	<i>Ptilothamnion</i>	<i>Ptilothamnion cladophorae</i>
	Corallinales	Corallinales	<i>Jania</i>	<i>Jania</i> sp.
	Gelidiales	Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon</i>	<i>Ceratodictyon scoparium</i>
		Pterocladaceae	<i>Pterocladella</i>	<i>Pterocladella caerulescens</i>
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i>	<i>Gracilaria abbotiana</i>
	Halymeniales	ND	ND	<i>Halymeniales</i> sp.
	Peyssonneliales	Peyssonneliaceae	<i>Peyssonnelia</i>	<i>Peyssonnelia</i> sp.
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia</i>	<i>Champia vieillardii</i>
		Rhodymeniaceae	<i>Halichrysis</i>	<i>Halichrysis</i> sp.

Annexe II.2. Compilation des données associées aux estimations de positions trophiques réalisées avec les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés. En gris, les références utilisées pour les calculs de positions trophiques de cette étude. AA-Sr : acides aminés source, AA-Tr : AA trophique. β : différence entre les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des AA trophiques et sources dans les producteurs primaires, Δ : facteur d'enrichissement en ^{15}N entre les AA sources et trophiques.

Localisation	Echantillons	AA-Sr	AA-Tr	β (‰)	Δ (‰)	Références
Pacifique N-E	Zooplancton et <i>T. albacares</i>	Gly	Glu		7	Popp <i>et al.</i> , 2007
Kyoto et Yokohama, Japon; Langhovde, Antarctique	17 photoautotrophes (cyanobactéries et algues), 9 consommateurs (zooplancton, crabes et poissons)	Phe	Glu	3.4	7.6	Chikaraishi <i>et al.</i> , 2009
Pacifique Nord	Zooplancton	Phe	Glu	4	7	Hannides <i>et al.</i> , 2009
Yokohama et Okinawa, littoral et Lac Sagami et Biwa, Japon	Marin : macroalgues, gastéropodes et requins; eau douce : phytoplancton, zooplancton, crevettes et poissons	Phe	Glu	3.4	7.6 ± 1.1	Chikaraishi <i>et al.</i> , 2010
Pacifique Nord	Zooplancton et particules en suspension	Phe	Glu	3.4	7.6	Hannides <i>et al.</i> , 2013
Océans Indien et Pacifique	MOP, cirripèdes, <i>T. albacares</i>	Phe	Glu	3.2 ± 0.9	7.6 ± 1.1	Lorrain <i>et al.</i> , 2015
	359 échantillons: producteurs primaires, invertébrés, téléostéens, elasmobranches, pinguins, tortues et phoques	Phe	Glu	2.9	6.6 ± 1.7	Nielsen <i>et al.</i> , 2015
Pacifique	Lutjanidae et Carangidae	Phe	Glu	2.8 ± 2.0	6.6 ± 1.7	Sackett <i>et al.</i> , 2015
		Phe	Glu	3.4	7.6	
Coos Bay, Oregon et San Diego, Californie	Moules (<i>Mytilus californianus</i>)	Phe, Gly, Ser, Lys, Tyr	Glu, Asp, Ala, Ile, Leu, Pro, Val	-	-	Vokshoori & McCarthy, 2014
Mau'i et O'ahu, Hawaï	750 poissons côtiers et du large	Phe	Glu	2.7 ± 2.2	7.6 ± 1.3	Bradley <i>et al.</i> , 2016
		Gly, Lys, Phe	Ala, Glu, Leu	-	-	
Pacifique Nord	Zooplancton et particules en suspension	Gly, Phe, Ser	Ala, Glu, Ile, Leu, Pro, Val	3.4	5.6	Hannides <i>et al.</i> , 2013
San Diego et Pacific Grove, Californie	<i>Thunnus orientalis</i>	Gly, Lys, Ser, Thr, Phe	Ala, Glu, Leu, Pro, Val		6.3 ± 0.4	Bradley <i>et al.</i> , 2014
Pacifique	Poissons pélagiques et micro-necton	Gly, Lys, Phe	Ala, Glu, Leu, Pro	3.6 ± 0.5	5.7 ± 0.3	Choy <i>et al.</i> , 2015
Pacifique Sud	MOP et Thonidae	Gly et Phe	Ala, Glu, Leu, Pro	3.6	5.7	Houssard <i>et al.</i> , 2017



Annex III.1. $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ scatterplot of OM sources, with sites and seasons. For sites: C1 in red, C2 in yellow, C3 in green, P in blue and R in pink. Circles represent the cold/dry season and triangles the warm/wet season. Among C-Phyto (coastal phytoplankton) and O-Phyto (oceanic phytoplankton), “<20” indicate phytoplankton fraction smaller than 20 μm , “20” the fraction 20-63 μm and “63” the fraction 63-180 μm .



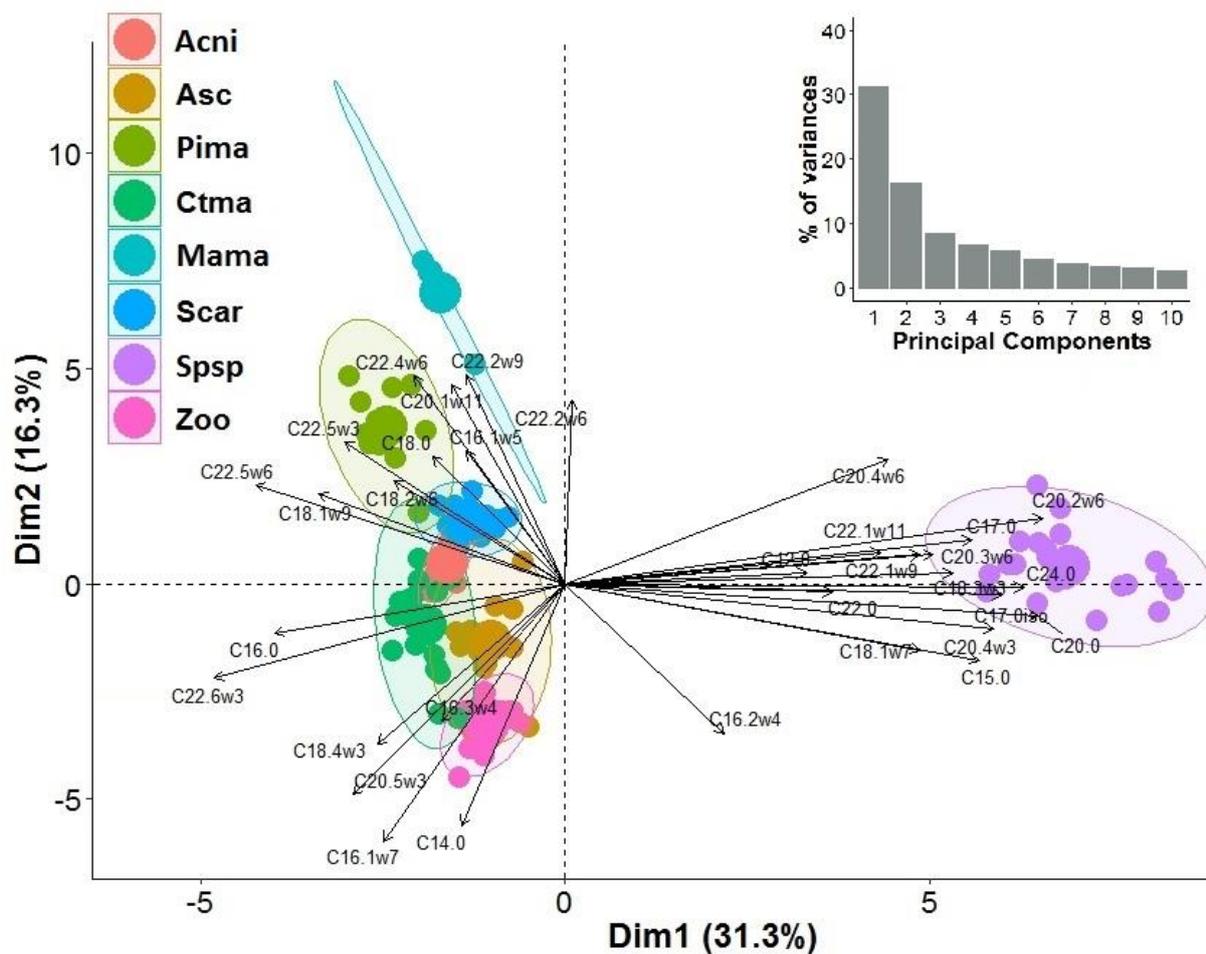
Annex III.2. Projection of variables (fatty acid trophic markers percentages) and individuals (primary producers) on the first two components resulting from the principal component analysis (PCA). Only FAs displaying an average proportion greater than 1 % within at least one group of primary producers samples and with $\cos^2 > 0.4$ are presented.

Annexe IV.1. Rapports C/N (moyennes \pm écart-types) des consommateurs primaires saisons confondues. Les invertébrés apparaissent en blanc et les poissons en gris.

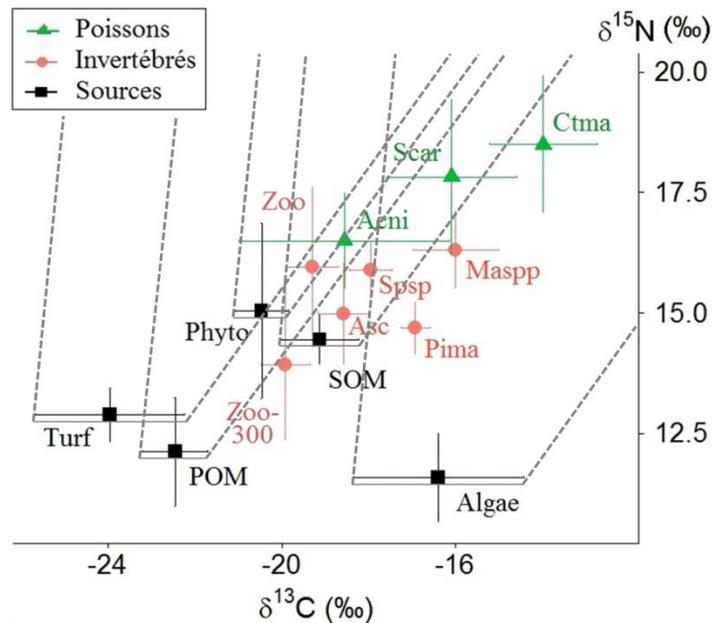
		Code	n	C/N
	<i>Ascidie</i> sp.	Asc	17	3.89 \pm 0.43
	<i>Sphaciospongia</i> sp.	Spsp	44	3.04 \pm 1.61
	<i>Pinctada margaritifera</i>	Pima	24	3.48 \pm 0.18
Invertébrés	<i>Mauritia</i> spp.	Maspp	13	3.46 \pm 0.14
	300-500 μ m	Zoo-300	21	5.34 \pm 3.07
	1000-2000 μ m	Zoo	21	4.47 \pm 1.38
	Non-trié		7	9.48 \pm 7.33
	<i>Acanthurus nigricans</i>	Acni	25	3.47 \pm 0.29
Téléostéens	<i>Ctenochaetus marginatus</i>	Ctma	38	3.14 \pm 0.05
	<i>Scarus koputea</i>			
	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Scar	21	3.09 \pm 0.03

Annexe IV.2. Compositions en acides gras marqueurs trophiques des consommateurs primaires. Seuls les acides gras présentant une proportion moyenne supérieure à 1 % pour au moins un groupe d'échantillon sont présentés.

Acides gras (%)	Zoo-plancton n = 23	Invertébrés				Poissons		
		Herbivore	Filtreurs			Acanthuridae		Scarinae n = 17
		<i>Mauritia mauritiana</i> n = 4	<i>Pinctada margaritifera</i> n = 12	Ascidiidae n = 14	<i>Sphaciospongia</i> sp. n = 24	<i>Acanthurus nigricans</i> n = 16	<i>Ctenochaetus marginatus</i> n = 23	
Saturés								
12:0	0.34 ± 0.76	0.05 ± 0.02	0.11 ± 0.06	0.06 ± 0.06	1.38 ± 1.99	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.04	0.03 ± 0.02
14:0	12.07 ± 1.14	2.51 ± 0.25	1.25 ± 0.62	5.84 ± 2.18	1.96 ± 0.90	2.53 ± 0.88	4.36 ± 2.85	0.40 ± 0.11
15:0	1.09 ± 0.23	0.77 ± 0.13	1.59 ± 1.51	0.95 ± 0.17	1.88 ± 0.64	0.62 ± 0.09	0.53 ± 0.20	0.34 ± 0.06
16:0	21.67 ± 1.41	15.88 ± 1.51	17.54 ± 2.16	21.66 ± 3.84	11.67 ± 2.40	41.28 ± 5.00	23.87 ± 2.20	21.39 ± 1.27
17:0	1.22 ± 0.24	1.81 ± 0.20	1.42 ± 0.22	1.39 ± 0.22	3.08 ± 1.30	0.80 ± 0.15	0.69 ± 0.11	0.79 ± 0.09
18:0	5.89 ± 0.55	8.85 ± 0.84	8.15 ± 0.82	8.49 ± 1.81	7.12 ± 2.23	7.25 ± 1.40	9.46 ± 1.52	10.83 ± 0.65
20:0	0.43 ± 0.07	0.05 ± 0.04	0.05 ± 0.04	0.44 ± 0.13	1.93 ± 0.75	0.17 ± 0.04	0.18 ± 0.05	0.07 ± 0.03
21:0	0.06 ± 0.13	-	0.02 ± 0.07	0.03 ± 0.06	1.14 ± 2.73	0.01 ± 0.02	0.01 ± 0.02	-
22:0	0.31 ± 0.06	0.11 ± 0.21	0.09 ± 0.08	0.25 ± 0.08	2.45 ± 3.31	0.14 ± 0.05	0.19 ± 0.14	0.16 ± 0.31
24:0	0.20 ± 0.12	0.03 ± 0.04	0.03 ± 0.04	0.10 ± 0.03	1.64 ± 0.67	0.14 ± 0.05	0.22 ± 0.07	0.21 ± 0.12
Σ SFAs	43.58 ± 2.09	31.05 ± 1.06	29.02 ± 2.56	39.95 ± 3.54	35.97 ± 7.54	53.16 ± 4.36	40.02 ± 3.27	34.58 ± 1.10
Monoinsaturés								
16:1ω7	8.48 ± 1.21	0.81 ± 0.11	1.49 ± 0.60	6.75 ± 1.65	1.58 ± 1.23	4.07 ± 1.71	6.05 ± 1.86	1.26 ± 0.23
16:1ω5	0.21 ± 0.04	2.73 ± 1.84	0.39 ± 0.86	0.25 ± 0.06	0.12 ± 0.16	0.20 ± 0.12	0.38 ± 0.07	0.19 ± 0.03
18:1ω9	3.96 ± 0.72	3.39 ± 0.38	10.72 ± 2.80	11.20 ± 2.60	3.99 ± 2.19	10.69 ± 1.43	6.57 ± 1.10	9.37 ± 1.18
18:1ω7	2.33 ± 0.27	0.91 ± 0.11	1.87 ± 0.29	2.92 ± 0.58	3.75 ± 1.40	1.98 ± 0.28	2.12 ± 0.46	2.53 ± 0.30
20:1ω11	0.22 ± 0.13	7.79 ± 0.94	10.29 ± 2.08	0.09 ± 0.04	0.39 ± 0.23	0.05 ± 0.03	0.09 ± 0.06	0.06 ± 0.01
20:1ω9	0.32 ± 0.10	0.44 ± 0.07	1.82 ± 0.35	0.17 ± 0.10	0.34 ± 0.27	1.96 ± 0.82	0.27 ± 0.13	0.13 ± 0.06
22:1ω11	0.07 ± 0.10	0.43 ± 0.15	0.20 ± 0.07	0.01 ± 0.02	3.23 ± 3.72	0.002 ± 0.006	0.005 ± 0.01	0.004 ± 0.02
22:1ω9	0.24 ± 0.16	0.46 ± 0.19	0.29 ± 0.13	0.05 ± 0.03	4.07 ± 3.77	0.17 ± 0.07	0.05 ± 0.04	0.03 ± 0.03
Σ MUFAs	16.44 ± 1.51	15.09 ± 1.61	27.32 ± 2.02	21.99 ± 1.19	18.04 ± 7.30	19.67 ± 3.90	15.98 ± 1.60	13.88 ± 1.06
Polyinsaturés								
16:2ω4	0.87 ± 0.22	0.02 ± 0.02	0.06 ± 0.04	0.31 ± 0.11	0.69 ± 0.90	0.05 ± 0.03	0.45 ± 0.25	0.04 ± 0.02
16:3ω4	0.66 ± 0.36	0.02 ± 0.03	0.10 ± 0.13	0.07 ± 0.05	0.12 ± 0.22	0.06 ± 0.03	1.45 ± 0.84	0.04 ± 0.02
18:2ω6	1.95 ± 0.47	3.38 ± 0.17	3.16 ± 0.73	2.59 ± 0.19	1.35 ± 0.52	0.89 ± 0.25	1.54 ± 0.16	2.23 ± 0.48
18:3ω3	0.73 ± 0.27	1.71 ± 0.23	0.58 ± 0.12	0.63 ± 0.13	3.68 ± 2.49	0.33 ± 0.12	0.93 ± 0.35	0.45 ± 0.25
18:4ω3	1.02 ± 0.16	0.33 ± 0.14	0.57 ± 0.19	1.20 ± 0.49	0.20 ± 0.20	0.14 ± 0.07	1.72 ± 0.81	0.24 ± 0.12
20:2ω6	0.23 ± 0.05	1.07 ± 0.15	0.32 ± 0.07	0.27 ± 0.05	1.97 ± 0.53	0.14 ± 0.04	0.21 ± 0.05	0.39 ± 0.10
20:3ω6	0.32 ± 0.08	0.11 ± 0.08	0.19 ± 0.06	0.41 ± 0.08	1.87 ± 1.00	1.04 ± 0.28	0.59 ± 0.11	0.93 ± 0.14
20:4ω6	2.98 ± 0.33	13.24 ± 0.98	7.95 ± 1.28	7.21 ± 3.44	24.47 ± 8.12	7.13 ± 3.04	11.14 ± 3.70	22.28 ± 2.20
20:4ω3	0.35 ± 0.06	0.02 ± 0.03	0.08 ± 0.03	0.30 ± 0.07	1.07 ± 0.48	0.25 ± 0.07	0.24 ± 0.07	0.20 ± 0.09
20:5ω3	12.03 ± 1.89	1.97 ± 0.20	2.89 ± 0.66	10.89 ± 1.26	2.87 ± 1.26	6.31 ± 1.68	6.04 ± 1.11	7.23 ± 1.20
22:2ω9	0.004 ± 0.01	6.80 ± 4.56	4.93 ± 2.78	0.01 ± 0.01	0.19 ± 0.21	0.02 ± 0.05	0.06 ± 0.11	0.05 ± 0.06
22:2ω6	0.01 ± 0.03	1.26 ± 0.88	1.11 ± 0.63	0.01 ± 0.01	0.29 ± 0.76	0.05 ± 0.11	0.02 ± 0.03	0.01 ± 0.01
22:4ω6	0.17 ± 0.08	9.39 ± 0.75	1.76 ± 0.48	0.30 ± 0.10	0.34 ± 0.58	1.90 ± 0.37	1.35 ± 0.16	1.46 ± 0.19
22:5ω6	0.96 ± 0.18	0.92 ± 0.38	3.07 ± 0.62	1.68 ± 0.63	0.23 ± 0.30	0.77 ± 0.33	2.37 ± 0.72	3.07 ± 0.72
22:5ω3	0.77 ± 0.31	9.07 ± 1.30	0.99 ± 0.27	0.41 ± 0.07	0.17 ± 0.29	3.03 ± 0.92	2.63 ± 0.62	2.40 ± 0.31
22:6ω3	14.66 ± 2.41	0.97 ± 0.43	13.67 ± 1.15	8.05 ± 1.29	0.83 ± 0.79	4.37 ± 1.87	11.03 ± 2.99	9.60 ± 1.70
Σ PUFAs	38.65 ± 2.43	52.15 ± 2.45	42.72 ± 2.36	35.50 ± 3.48	43.06 ± 7.20	26.93 ± 7.94	43.24 ± 4.82	51.20 ± 1.76
Branchés								
17:0iso	0.34 ± 0.04	0.34 ± 0.09	0.16 ± 0.07	0.67 ± 0.22	1.55 ± 0.75	0.07 ± 0.02	0.12 ± 0.03	0.12 ± 0.03
Σ BrFAs	1.17 ± 0.13	1.17 ± 0.19	0.56 ± 0.28	2.46 ± 0.49	2.89 ± 0.81	0.24 ± 0.06	0.64 ± 0.28	0.33 ± 0.10
Σ AG (mg.g⁻¹)	26.13 ± 16.42	3.73 ± 1.85	2.68 ± 0.74	17.29 ± 7.54	0.31 ± 0.10	26.03 ± 18.82	8.93 ± 3.55	6.80 ± 2.14



Annexe IV.3. Analyse en composantes principales des **invertébrés** et les **poissons** analysés pour les acides gras marqueurs trophiques. Projection des variables (pourcentages des acides gras) et des individus (**Asc** : ascidies, **Pima** : *P. margaritifera*, **Mama** : *Mauritia mauritiana*, **Zoo** : zooplancton, **Spsp** : *Sphecospongia* sp., **Acni** : *A. nigricans*, **Ctma** : *C. marginatus*, **Scar** : Scarinae) sur les deux premières composantes. Seuls les acides gras présentant une proportion moyenne supérieure à 1 % dans au moins un type d'échantillon sont présentés. Les nombres entre parenthèses indiquent le pourcentage de la variance totale expliquée par chaque axe. L'histogramme des valeurs propres des différentes composantes issues de l'ACP est présenté.



Annexe IV.4. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyennes et écart-type en ‰) des sources de matière organique (carrés noir) et des consommateurs primaires : invertébrés (cercles rouge) et poissons (triangles vert). Voir §IV.3.1 pour le détail des codes. Les lignes en pointillés indiquent les limites de gammes isotopiques attendues pour le transfert trophique d'après les données de la littérature (+0.39 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et +4.5 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$ et +2‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et +2.5‰ en $\delta^{15}\text{N}$).

Annexe IV.5. Liste non-exhaustive de facteurs de fractionnement isotopiques ($\Delta^{13}\text{C}$ et $\Delta^{15}\text{N}$) compilés à partir d'études publiées et facteurs de fractionnement estimés dans cette étude pour les filtreurs-planctonophages et les herbivores-détritivores.

Consommateurs	$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\Delta^{15}\text{N}$ (‰)	Références
Bivalves	1.28 ± 0.72	3.25 ± 0.67	Cresson <i>et al.</i> , 2016 (d'après Riera <i>et al.</i> , 2004 ; Gao <i>et al.</i> , 2006 ; Dubois <i>et al.</i> , 2007)
Crevettes	1.7	2.4	Parker <i>et al.</i> , 1989
Invertébrés marins ou d'eau douce		2.3 à 3.0	Yokoyama <i>et al.</i> , 2005
Bivalves (<i>Mactra veneriformis</i> et <i>Ruditapes philippinarum</i>)	0.6 à 0.9	3.4 à 3.6	
Zooplancton (copépodes : <i>Acartia tonsa</i>)	1.7 ± 0.38 2.3 ± 0.30	2.4 ± 0.26 4.1 ± 0.38	Tiselius et Franson, 2016
Invertébrés terrestres et marins (mollusques, crustacés, insectes)		2.08	Vanderklift et Ponsard, 2003
Filtreurs-Zooplancton	1.24 ± 1.16	2.17 ± 0.85	Cette étude
		4.78 ± 1.3	Mill <i>et al.</i> , 2007
Poissons herbivores coralliens	1.5 ± 0.2	4.5 ± 0.1	Dromard, 2013
<i>Acanthuridae</i> et <i>Scarinae</i>	1.32 ± 0.3	1.67 ± 0.4	Wyatt <i>et al.</i> , 2010
<i>Acanthurus triostegus</i>	1.53 ± 0.4	2.49 ± 0.2	
<i>Stegastes fasciolatus</i>		3.9	Abrantes et Sheaves, 2008
<i>Siganus lineatus</i>		2.98	Vanderklift et Ponsard, 2003
Organismes herbivores (terrestre, marin, eau douce)		2.98	Vanderklift et Ponsard, 2003
Herbivore-Détritivores	1.60 ± 1.87	4.28 ± 1.05	Cette étude

Annexe IV.6. Moyennes des contributions (%) et intervalles de crédibilité Bayésien à 95 % entre parenthèses des sources de MO aux compositions isotopiques des consommateurs primaires. Comparaison entre les contributions obtenues avec les facteurs de fractionnement (FET) proposé par Post (2002a) (a) et les FET estimés dans cette étude pour les filtreurs-zooplancton (b) et les herbivores-détritivores (c). À chaque saison, chaque ligne représente 100 % de la contribution isotopique. Les contributions les plus élevées dans chaque cas sont indiquées en gras. **Turf** : turf algal, **Phyto** : phytopancton, **Algae** : macroalgues, **POM** : matière organique particulaire, **SOM** : matière organique sédimentaire, **Asc** : ascidie, **Spsp** : *Speciospongia* sp., **Pima** : *Pinctada margaritifera*, **Maspp** : *Mauritia* spp., **Zoo-300** : zooplancton 300-500 µm, **Zoo** : zooplancton 1000-2000 µm et non-trié, **Acni** : *Acanthurus nigricans*, **Ctma** : *Ctenochaetus marginatus*, **Scar** : Scarinae.

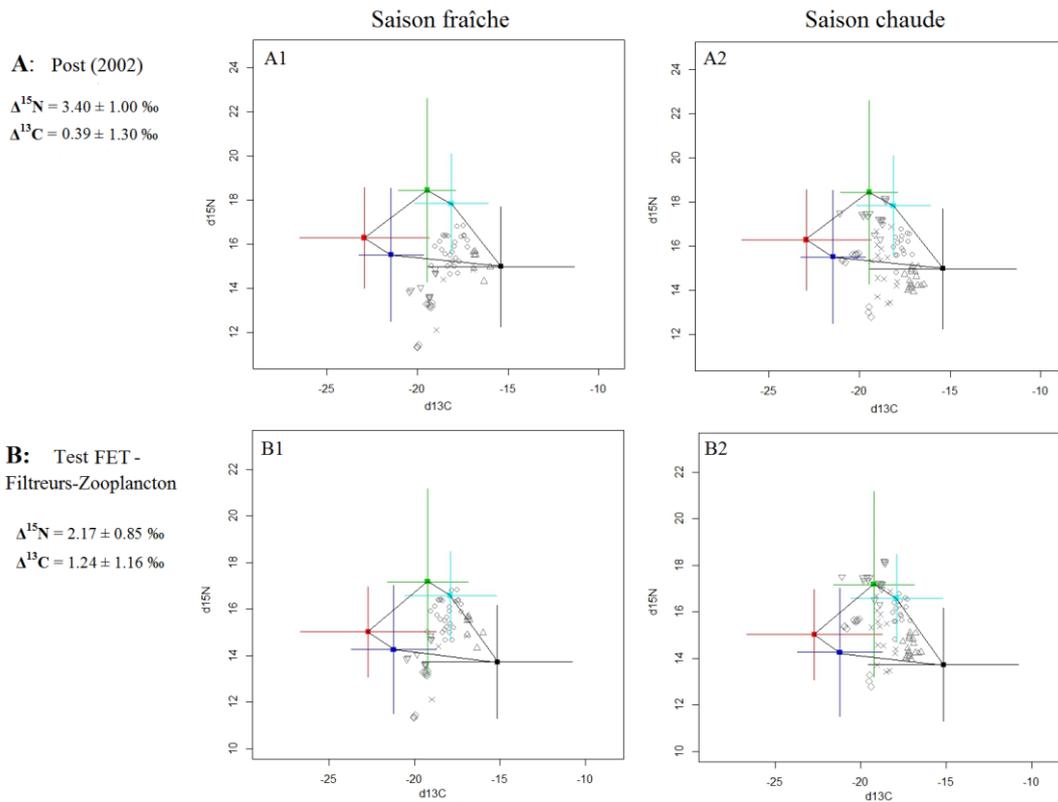
Code	TEF	Saison fraîche					Saison chaude						
		Turf	Algae	SOM	POM	Phyto	Turf	Algae	SOM	POM	Phyto		
Filtreurs - Zooplancton	Zoo-300	a	16.2 (0.5 - 30.1)	18.3 (4.0 - 32.4)	19.7 (0.4 - 37.2)	26.6 (5.9 - 46.4)	19.2 (0 - 37.2)	20.9 (1.1 - 37.8)	17.9 (4.8 - 30.2)	10.4 (0 - 26.5)	40.9 (16.0 - 69.3)	9.9 (0 - 27.0)	
		b	19.9 (2.3 - 34.6)	18.7 (3.9 - 33.1)	16.3 (0 - 32.8)	29.1 (7.3 - 51.2)	16.1 (0 - 33.2)	24.3 (5.5 - 40.7)	10.5 (0.2 - 20.9)	14.5 (0 - 30.3)	33.9 (13.7 - 56.6)	16.7 (0 - 33.2)	
	Zoo	a	15.8 (0.1 - 30.6)	27.2 (14.0 - 40.3)	12.4 (0 - 29.4)	34.2 (11.3 - 59.5)	10.4 (0 - 27.8)	14.7 (1.2 - 26.4)	11.4 (1.2 - 20.9)	38.8 (18.4 - 60.5)	11.1 (0 - 24.6)	24.0 (6.3 - 39.6)	
		b	21.8 (2.4 - 38.7)	27.6 (14.2 - 40.8)	8.2 (0 - 21.2)	35.6 (13.9 - 58.3)	6.7 (0 - 18.8)	9.3 (0.2 - 18.1)	3.2 (0 - 8.5)	30.9 (9.6 - 50.5)	6.3 (0 - 16.0)	50.3 (30.8 - 69.8)	
	Asc	a	14.7 (0 - 32.6)	29.3 (5.7 - 51.5)	20.4 (0 - 40.1)	17.8 (0 - 37.0)	17.7 (0 - 37.1)	8.7 (0 - 21.0)	35.1 (22.5 - 47.6)	14.9 (0 - 32.1)	31.9 (11.8 - 51.3)	9.4 (0 - 25.6)	
		b	15.6 (0 - 33.3)	28.4 (6.3 - 49.3)	19.7 (0 - 38.6)	19.3 (0 - 38.3)	17.1 (0 - 35.9)	11.3 (0 - 23.7)	24.9 (15.0 - 34.8)	21.7 (2.4 - 38.2)	23.1 (5.7 - 39.0)	19.0 (1.3 - 34.7)	
	Spsp	a	6.3 (0 - 16.2)	43.1 (33.9 - 52.4)	17.5 (0.7 - 33.3)	24.8 (9.2 - 38.4)	8.2 (0 - 20.2)	6.9 (0 - 16.3)	41.8 (33.1 - 50.7)	27.0 (9.9 - 42.9)	15.3 (2.4 - 27.1)	9.0 (0 - 21.0)	
		b	6.4 (0 - 13.9)	22.4 (15.3 - 29.6)	38.0 (22.1 - 54.8)	9.8 (0.4 - 18.2)	23.5 (10.0 - 36.6)	4.3 (0 - 10.4)	23.1 (13.9 - 32.2)	43.7 (24.6 - 62.8)	5.5 (0 - 12.5)	23.5 (8.5 - 37.8)	
	Pima	a	7.2 (0 - 18.1)	60.8 (45.2 - 76.5)	12.3 (0 - 28.7)	11.9 (0 - 26.5)	7.7 (0 - 20.1)	6.0 (0 - 15.7)	65.8 (55.1 - 76.5)	5.0 (0 - 14.4)	20.1 (4.2 - 34.6)	3.2 (0 - 9.1)	
		b	5.7 (0 - 15.0)	42.2 (28.1 - 56.9)	31.4 (7.2 - 52.5)	7.5 (0 - 18.5)	13.3 (0 - 29.4)	7.1 (0 - 17.2)	50.8 (41.6 - 60.4)	19.8 (4.9 - 33.9)	15.5 (2.0 - 27.7)	6.8 (0 - 16.4)	
	Herbivores - Détritvires	Maspp	a	14.3 (0 - 33.6)	39.7 (14.3 - 70.7)	17.4 (0 - 35.0)	17.8 (0 - 36.7)	10.8 (0 - 26.6)	4.5 (0 - 12.7)	48.1 (28.5 - 66.0)	28.4 (3.1 - 51.0)	5.4 (0 - 15.3)	13.7 (0 - 31.1)
			c	9.0 (0 - 26.2)	57.0 (24.6 - 82.1)	11.7 (0 - 29.6)	14.0 (0 - 35.9)	8.3 (0 - 23.7)	7.0 (0 - 18.3)	51.6 (35.5 - 67.6)	19.3 (0 - 39.4)	11.2 (0 - 25.7)	10.9 (0 - 27.0)
Acni		a	19.8 (0.6 - 37.0)	13.8 (0.1 - 27.8)	24.8 (1.8 - 45.3)	17.1 (0 - 34.4)	24.5 (4.3 - 41.3)	10.1 (0 - 24.8)	43.4 (26.1 - 59.7)	18.4 (0 - 36.7)	15.1 (0 - 31.8)	13.0 (0 - 29.3)	
		c	25.0 (2.1 - 45.0)	21.1 (2.8 - 36.9)	14.9 (0 - 31.1)	25.6 (2.0 - 45.6)	13.5 (0 - 28.5)	13.6 (0 - 31.7)	48.4 (31.5 - 64.3)	6.6 (0 - 17.8)	26.1 (1.5 - 46.9)	5.3 (0 - 14.5)	
Ctma		a	2.7 (0 - 8.0)	6.1 (0 - 17.5)	38.7 (3.9 - 75.9)	2.6 (0 - 7.7)	49.8 (11.0 - 82.0)	7.0 (0 - 21.3)	31.0 (2.8 - 57.3)	29.4 (1.0 - 54.6)	7.7 (0 - 22.4)	25.0 (0 - 48.5)	
		c	2.8 (0 - 8.2)	8.4 (0 - 21.2)	54.4 (23.8 - 89.4)	2.8 (0 - 7.9)	31.6 (1.7 - 56.1)	4.7 (0 - 14.8)	55.8 (26.3 - 85.8)	20.6 (0 - 43.8)	5.8 (0 - 18.3)	13.1 (0 - 32.8)	
Scar		a	3.6 (0 - 10.5)	31.1 (0.9 - 56.0)	36.4 (0.7 - 70.4)	4.2 (0 - 12.2)	24.7 (0 - 53.3)	7.2 (0 - 22.8)	47.6 (18.5 - 79.4)	21.5 (0 - 42.5)	9.0 (0 - 26.8)	14.8 (0 - 33.4)	
		c	3.6 (0 - 10.3)	19.9 (0.7 - 38.7)	44.9 (8.8 - 82.8)	3.9 (0 - 11.1)	27.7 (0.6 - 51.8)	5.1 (0 - 14.2)	67.8 (46.5 - 86.9)	12.3 (0 - 28.7)	6.8 (0 - 18.5)	8.1 (0 - 20.6)	

a : $\Delta^{15}\text{N} = 3.40 \pm 1.00 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 0.39 \pm 1.30 \text{ ‰}$

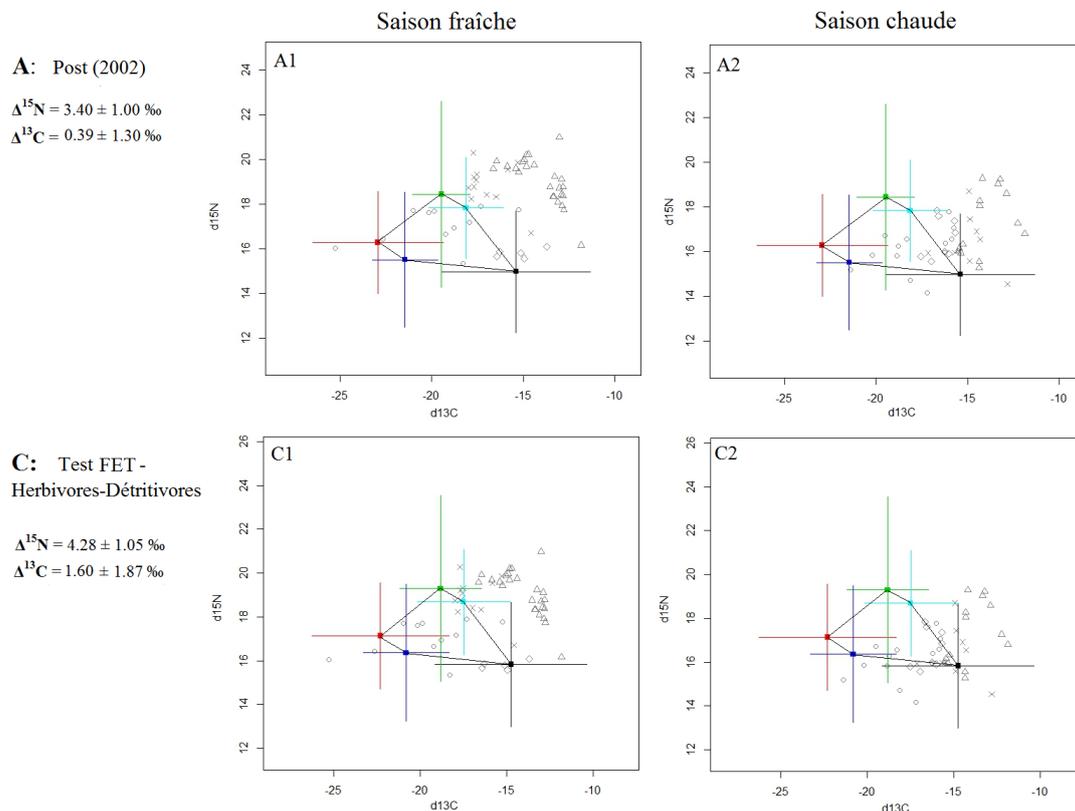
b : $\Delta^{15}\text{N} = 2.17 \pm 0.85 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 1.24 \pm 1.16 \text{ ‰}$

c : $\Delta^{15}\text{N} = 4.28 \pm 1.05 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = 1.60 \pm 1.87 \text{ ‰}$

Annexe IV.7. Comparaison des polygones des sources pour les modèles de mélange réalisées avec les facteurs de fractionnement de Post (2002a) (A) et les FET estimés dans cette étude pour les organismes **filtreurs** et le **zooplancton** (B). Saison fraîche à gauche et saison chaude à droite.



Annexe IV.8. Comparaison des polygones des sources pour les modèles de mélange réalisées avec les facteurs de fractionnement de Post (2002a) (A) et les FET estimés dans cette étude pour les organismes **herbivores et/ou détritviores** (C). Saison fraîche à gauche et saison chaude à droite.



Annexe IV.9. Signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des consommateurs secondaires (moyennes \pm écart-types). Saison fraîche (août) en blanc, saison chaude (mars) en gris.

		Code	n	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Invertébrés					
Conidae	<i>Conus conco</i>	Coco	6	- 15.21 \pm 0.51	20.86 \pm 0.72
			3	- 13.70 \pm 0.63	19.44 \pm 0.43
Téléostéens					
	<i>Lutjanus bohar</i>	Lubo	2	- 15.64 \pm 0.62	21.95 \pm 0.51
			4	- 16.01 \pm 0.12	17.11 \pm 1.39
Lutjanidae	<i>Lutjanus gibbus</i>	Lugi	4	- 15.54 \pm 0.44	20.13 \pm 0.46
			6	- 17.12 \pm 0.55	18.69 \pm 0.36
	<i>Lutjanus kasmira</i>	Luka	3	- 15.96 \pm 0.02	20.29 \pm 0.73
			17	- 16.49 \pm 0.57	18.77 \pm 0.60
Muraenidae	<i>Enchelycore pardalis</i>	Enpa	2	- 15.55 \pm 0.18	19.96 \pm 0.24
			2	- 16.21 \pm 0.61	18.92 \pm 0.19
Scorpaenidae	<i>Scorpaenopsis possi</i>	Scpo	10	- 16.03 \pm 0.41	19.81 \pm 0.94
			8	- 16.60 \pm 0.30	17.32 \pm 0.34
Serranidae	<i>Cephalopholis argus</i>	Cear	4	- 15.20 \pm 0.30	20.64 \pm 0.10
			6	- 15.31 \pm 0.48	20.07 \pm 0.28
	<i>Epinephelus fasciatus</i>	Epfa	10	- 15.82 \pm 0.32	20.34 \pm 0.46
			15	- 16.56 \pm 0.65	18.72 \pm 0.94

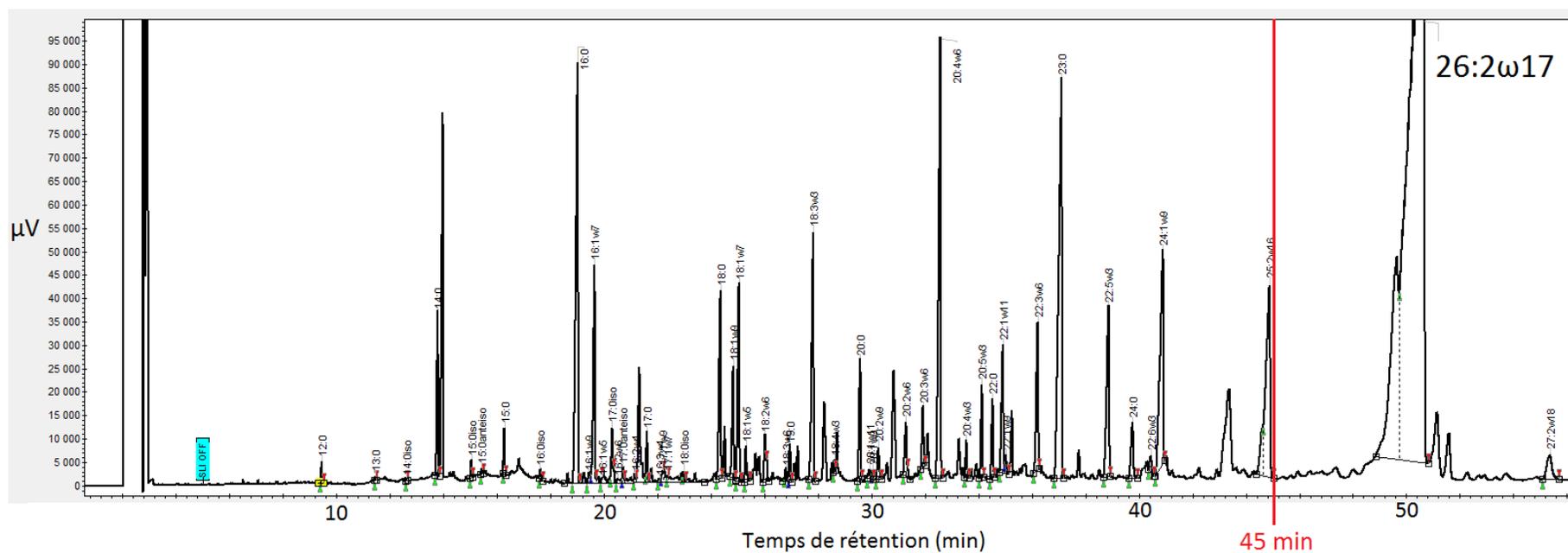
Annexe IV.10. Signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, en ‰) des sources de matière organique (moyennes \pm écart-types). Saison fraîche (août) en blanc, saison chaude (mars) en gris.

		Code	n	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Réservoirs de MO					
Matière organique particulaire		POM	18	- 22.55 \pm 0.59	11.71 \pm 0.77
			20	- 22.38 \pm 0.87	12.48 \pm 1.28
Matière organique sédimentaire		SOM	15	- 19.57 \pm 1.09	14.59 \pm 0.44
			15	- 18.70 \pm 0.21	14.28 \pm 0.56
Producteurs primaires					
Phytoplancton		Phyto	21	- 20.35 \pm 0.66	13.08 \pm 0.54
			28	- 20.55 \pm 0.56	16.51 \pm 0.70
Macroalgues		Algae	7	- 17.99 \pm 0.72	10.21 \pm 0.18
			34	- 16.06 \pm 1.97	11.86 \pm 0.72
Turf algal		Turf	17	- 24.65 \pm 1.86	12.88 \pm 0.50
			15	- 23.16 \pm 1.13	12.90 \pm 0.62

Annexe IV.11. Signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés sources des consommateurs secondaires (moyennes \pm écart-type, en ‰). Saison fraîche (août) en blanc, saison chaude (mars) en gris. **Phe** : Phénylalanine, **Gly** : Glycine, **Lys** : Lysine, **Ser** : Serine et **Thr** : Thréonine. **AA_{Sources}** : tous les AA sources, **AA_{Sources}(2)** : AA sources sans la thréonine, **AA_{Phe-Gly}** : phénylalanine et glycine utilisés dans les calculs de niveaux trophiques (Choy *et al.*, 2015 ; cf. Chapitre II).

	Code	n	Phe	Gly	Lys	Ser	Thr	AA _{Sources}	AA _{Sources} (2)	AA _{Phe-Gly}
<i>Conus concho</i>	Coco	3	16.69 \pm 4.73	17.96 \pm 1.44	16.34 \pm 3.02	15.15 \pm 3.08	-2.78 \pm 1.25	12.67 \pm 8.44	16.53 \pm 2.99	17.32 \pm 3.21
		3	13.64 \pm 2.93	15.99 \pm 1.00	15.25 \pm 2.38	15.11 \pm 1.94	-3.74 \pm 0.61	11.25 \pm 7.97	15.00 \pm 2.06	14.82 \pm 2.34
<i>Lutjanus gibbus</i>	Lugi	3	14.17 \pm 1.52	8.33 \pm 2.16	13.67 \pm 2.12	9.61 \pm 2.05	-14.10 \pm 3.65	6.33 \pm 11.02	11.44 \pm 3.13	11.25 \pm 3.61
		3	11.91 \pm 0.97	7.42 \pm 0.93	13.06 \pm 1.38	9.33 \pm 1.26	-15.88 \pm 1.36	5.17 \pm 11.13	10.43 \pm 2.50	9.67 \pm 2.60
<i>Lutjanus kasmira</i>	Luka	3	14.89 \pm 1.73	9.34 \pm 2.03	14.21 \pm 1.08	10.05 \pm 1.74	-10.93 \pm 1.92	7.51 \pm 9.92	12.12 \pm 2.94	12.12 \pm 3.48
		3	9.67 \pm 2.10	8.27 \pm 2.01	12.80 \pm 0.41	10.97 \pm 0.64	-9.12 \pm 1.83	6.52 \pm 8.35	10.43 \pm 2.16	8.97 \pm 1.99
<i>Lutjanus bohar</i>	Lubo	2	16.44 \pm 0.04	10.52 \pm 2.19	16.40 \pm 0.11	13.09 \pm 1.52	-11.14 \pm 0.89	9.06 \pm 10.94	14.11 \pm 2.84	13.48 \pm 3.64
		2	7.54 \pm 0.60	3.65 \pm 0.60	8.96 \pm 0.41	6.21 \pm 1.93	-20.15 \pm 1.19	1.24 \pm 11.46	6.59 \pm 2.25	5.59 \pm 2.30
<i>Enchelycore pardalis</i>	Enpa	2	11.46 \pm 3.72	12.88 \pm 0.42	10.78 \pm 3.25	10.08 \pm 2.26	-15.67 \pm 0.80	5.90 \pm 11.56	11.30 \pm 2.34	12.17 \pm 2.31
		2	11.78 \pm 0.37	13.56 \pm 0.81	13.72 \pm 0.10	12.66 \pm 0.65	-10.51 \pm 1.15	8.24 \pm 9.92	12.93 \pm 0.93	12.67 \pm 1.15
<i>Scorpaenopsis possi</i>	Scpo	3	13.56 \pm 3.49	10.91 \pm 2.39	14.61 \pm 3.80	10.62 \pm 3.46	-11.31 \pm 6.77	7.68 \pm 10.58	12.43 \pm 3.35	12.24 \pm 3.05
		3	10.90 \pm 2.25	10.14 \pm 1.26	13.43 \pm 1.47	10.30 \pm 2.00	-11.92 \pm 2.67	6.57 \pm 9.79	11.20 \pm 2.06	10.52 \pm 1.68
<i>Cephalopholis argus</i>	Cear	3	14.71 \pm 1.02	8.67 \pm 0.72	14.11 \pm 0.47	10.78 \pm 1.24	-16.15 \pm 1.68	6.42 \pm 11.94	12.07 \pm 2.69	11.69 \pm 3.40
		3	12.46 \pm 1.97	7.62 \pm 1.52	12.38 \pm 3.10	10.24 \pm 2.42	-14.85 \pm 3.15	5.57 \pm 10.94	10.68 \pm 2.86	10.04 \pm 3.08
<i>Epinephelus fasciatus</i>	Epfa	3	12.85 \pm 2.14	11.62 \pm 3.00	13.65 \pm 2.57	10.37 \pm 0.67	-13.69 \pm 0.70	6.96 \pm 10.89	12.12 \pm 2.33	12.23 \pm 2.43
		3	10.92 \pm 1.43	10.25 \pm 1.14	12.52 \pm 2.75	10.10 \pm 1.37	-13.24 \pm 0.79	6.11 \pm 10.15	10.95 \pm 1.82	10.58 \pm 1.22
Global		22	14.38 \pm 2.73	11.24 \pm 3.49	14.28 \pm 2.50	11.18 \pm 2.58	-11.84 \pm 4.87	7.85 \pm 10.52	12.77 \pm 3.21	12.81 \pm 3.48
		22	11.24 \pm 2.28	9.70 \pm 3.66	12.90 \pm 2.24	10.72 \pm 2.70	-12.16 \pm 4.83	6.48 \pm 9.96	11.14 \pm 2.97	10.47 \pm 3.11

Annexe IV.12. Chromatogramme issu de l'analyse en chromatographie en phase gazeuse d'un échantillon de *Sphaciospongia* sp. L'ensemble des résultats d'acides gras présentés dans cette étude ont été obtenu en arrêtant l'analyse à un temps de rétention de 45 min (en rouge).



Annexe IV.13. Caractéristiques environnementales et biologiques concernant les îles Marquises et une partie du Pacifique Sud. Données issues de la littérature (Gómez *et al.*, 2007) et obtenues au cours de cette étude.

Date Zone d'étude	Cette étude		Gómez <i>et al.</i> , 2007		
	Août 2016 Nuku Hiva - Marquises	Mars 2017 Nuku Hiva - Marquises	Octobre 2004 Iles Marquises	Novembre 2004 Gyre du Pacifique Sud	Décembre 2004 Upwelling du Pérou-Chili
Profondeur (m)	1-10	1-10	66	155	31
Latitude	-8.91	-8.91	-8.42	-26.00	-34.00
Longitude	-140.03	-140.03	-141.23	-114.00	-73.37
SST (°C)	27.62 (0.18)	29.25 (0.20)	27.5	22.5	15
Chl-a (mg.m⁻³)	1.01 (0.51)	0.41 (0.14)	0.46	0.10	1.10
NO₃⁻ (µM)	0.44 (0.38)	0.29 (0.28)	1.48	0.01	2.38
NH₄⁺ (µM)	0.50 (0.46)	1.31 (1.77)			
PO₄²⁻ (µM)	0.20 (0.06)	0.27 (0.09)	0.46	0.15	0.63
Si(OH)₄ (µM)	1.04 (0.37)	2.27 (3.09)	1.17	0.85	2.56
Diatomées (cells.l⁻¹)	52 147 083	44 722	25 103	9	342 548
Dinoflagellés (cells.l⁻¹)	5 337 150	1 879	117	34	783
Synechococcus (x10³ cells.ml⁻¹)	10.25 (4.81)	39.04 (29.46)	17-20	0.8-1.4	60-200
Prochlorococcus (x10³ cells.ml⁻¹)	1.29 (0.66)	0.30 (0.68)	50-60	150-160	-
Bacteries (x10³ cells.ml⁻¹)	125.89 (41.40)	67.77 (17.12)			

Annexe V.1. Caractéristiques et régime alimentaire des consommateurs (invertébrés et poissons) classés par famille et espèce. **NK** : noms en marquisien (Nuku Hiva), **PT_{ref}** : positions trophiques et **Taille-_{Ref}** (moyenne (max) en cm) définis dans *Fishbase* (Froese et Pauly, 2018), **Taille-_{Ech}** : tailles des échantillons de cette étude (moyenne (min-max) en cm), **GT** : groupes trophiques.

Famille	Espèce	Code	NK	Taille- _{Ref}	Taille- _{Ech}	PT _{ref}	Proies	Références	GT
Invertébrés									
Asciidiidae	Asciidiidae sp.	Asc	-	-	-	-	Particules < 2 µm, picoplancton en quantité significative	Ribes <i>et al.</i> , 2005	Filtreur
Conidae	<i>Conus conco</i> (Puillandre, Stöcklin, Favreau, Bianchi, Perret, Rivasseau, Limpalaër, Monnier & Boucher, 2015) - Endémique	Coco	-	-	4.7 (3.4 - 5.3)	-	Conidae : poissons, mollusques (bivalves et gastéropodes), annélides (e.g. vers de feu), hémichordés et crustacés	Kohn, 1966; Duda, 2001	Carnivore
Clionaidae	<i>Sphecospongia</i> sp	Spsp	-	-	-	-	Particules < 2 µm, picoplancton en quantité significative	Ribes <i>et al.</i> , 2005	Filtreur
Cypraeidae	<i>Mauritia maculifera martybealsi</i> (Lorenz, 2002)	Mamac	-	5.4 (8.9)	4.8 (2.2 - 7.4)	-	Cypraeidae : Algues filamenteuses, coralline et/ou éponges <i>M. maculifera</i> : 70 % éponges, autres: hydriaires, algues et bryozoaires	Hayes, 1983 ; Renaud, 1976 ; Kay, 1960 ; Osorio <i>et al.</i> , 1993 ; Palomares et Pauly, 2018	Omnivore
		<i>Mauritia mauritiana</i> (Linnaeus, 1758)	Mama	-	10.0 (13.0)	6.8 (6.0 - 8.2)			
Diademataidae	<i>Echinothrix diadema</i> (Linnaeus, 1758)	Ecdi	-	(20.0)	6.3 (4.0 - 9.5)	-	Herbivore généraliste ; Algues, petits animaux et détritits	Palomares et Pauly, 2018; Conand <i>et al.</i> , 2016	Herbivore - Omnivore
Diogenidae	<i>Ciliopagurus vakovako</i> (Poupin, 2001) - Endémique	Civak	-	-	-	-	Paguroidea : Omnivores -détritivores, brouteurs, microphages, nécrophages, prédateurs (e.g. crabes, poissons).	Hirsch, 2009; Ribeiro <i>et al.</i> , 2017	Omnivore - Détritivore
		<i>Dardanus sanguinocarpus</i> (Degener, 1925)	Dasa	-	-	-			
Holothuridae	<i>Holothuria</i> sp.	Hosp	-	-	-	-	Algues et détritits	Conand <i>et al.</i> , 2016	Herbivore- Détritivore
Phyllidiidae	<i>Phyllidia cf madangensis</i> (Brunckhorst, 1993)	Phma	-	-	-	-	Eponges	Palomares et Pauly, 2018; Kasamesiri <i>et al.</i> , 2011; van Alphen <i>et al.</i> , 2011	Carnivore
		<i>Phyllidia varicosa</i> (Lamarck, 1801)	Phva	-	(7.0)	1.8 (1.5 - 2.0)			
Pteriidae	<i>Pinctada margaritifera</i> (Linnaeus, 1758)	Pima	-	(9.8)	9.3 (3.0 - 14.6)	-	Filtreur non-sélectif, particules > 3 µm, plancton hétéotrophe et autotrophe, nanoflagellés (et cryptophytes)	Yukihira <i>et al.</i> , 1999; Loret <i>et al.</i> , 2000; Fournier <i>et al.</i> , 2012	Filtreurs
Muricidae	<i>Chicoreus ramosus</i> (Linnaeus, 1758)	Chra	-	20.0 (33.0)	16.4 (11.5 - 20.0)	-	Malacophage (bivalves et gastéropodes) - huître perlières	Palomares et Pauly, 2018; Laboute et Richer de Forges, 2004	Carnivore
		<i>Mancinella armigera</i> (Link, 1807)	Maar	-	7.5 (9.0)	5.9 (4.5 - 7.0)	-	Malacophage; Forages de proies sédentaires ou semi-mobiles (e.g. gastéropodes)	Taylor, 1976 ; Laboute, 2004; Palomares et Pauly, 2018

Annexe V.1. (Suite)

Famille	Espèce	Code	NK	Taille- _{Ref}	Taille- _{Ech}	PT _{ref}	Proies	Références	GT
Poissons									
Acanthuridae	<i>Acanthurus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	Acli	-	25.0 (38.0)	19.7 (10.9 - 24.3)	2.0 ± 0	Algues filamenteuses vertes et rouges et à thalles rouges (parfois crustacés) Microalgues principalement: abondances > 10 % : algues rouges, brunes et cyanobactéries	Choat <i>et al.</i> , 2002; Froese et Pauly, 2018 Robertson, 1982	Herbivore
	<i>Acanthurus nigricans</i> (Linnaeus, 1758)	Acni	-	(21.3)	17.0 (11.9 - 21.6)	2.0 ± 0	Algues (7-18 %), Invertébrés (7-18 %), détritus et sable (66-80 %) Algues filamenteuses vertes et rouges et à thalles rouges	Miller, 2017 Choat <i>et al.</i> , 2002 ; Froese et Pauly, 2018	Herbivore (Omnivore)
	<i>Acanthurus reversus</i> (Randall & Earle, 1999)- Endémique	Acre	-	(34.0)	16.7 (4.5 - 25.1)	-	Algues filamenteuses	Froese et Pauly, 2018	Herbivore
	<i>Ctenochaetus flavicauda</i> (Fowler, 1938)	Ctfl	-	(16.0)	9.8 (4.2 - 16.0)	-	Pellicule détritique et algale	Bacchet <i>et al.</i> , 2006	Herbivore- Détritivore
	<i>Ctenochaetus marginatus</i> (Valenciennes, 1835)	Ctma	-	(27.0)	19.9 (5.5 - 25.2)	2.0 ± 0	Biofilm Algues (7-9 %), invertébrés (1-9 %), Autres: détritus, sable (83-91 %)	Froese et Pauly, 2018 Miller, 2017	Détritivore- Omnivore
Apogonidae	<i>Apogon lativittatus</i> (Randall, 2001)- Endémique	Apla	-	(5.8)	5.5 (3.5 - 8.1)	3.4 ± 0.4	Apogonidae: Plancton et invertébrés benthiques	Froese et Pauly, 2018; Hiatt et Strasburg, 1960; Marnane et Belwood, 2002	Planctonophage - Carnivore
	<i>Ostorhinchus relativus</i> (Randall, 2001)- Endémique	Osre	-	(7.4)	7.0 (3.3 - 9.2)	3.5 ± 0.5			
Blenniidae	<i>Cirripectes variolosus</i> (Valenciennes, 1836)	Civa	pāoko	(8.9)	5.7 (2.5 - 8.4)	2.0 ± 0	Algues benthiques	Froese et Pauly, 2018	Herbivore
Chaetodontidae	<i>Chaetodon ornatissimus</i> (Cuvier, 1831)	Chor	pūhā moa	(20.0)	14.2 (7.6 - 16.5)	3.3 ± 0.6	Tissus corallien exclusivement (> 98 % des prises)	Froese et Pauly, 2018; Robertson, 1982	Corallivore
	<i>Chaetodon trichrous</i> (Günther, 1874)	Chtr	pūhā moa	(12.0)	6.1 (3.8 - 8.8)	3.3 ± 0.6	Invertébrés benthiques et plancton	Froese et Pauly, 2018; Reavis et Copus, 2011	Planctonophage - Carnivore
Cirrhitidae	<i>Cirrhichthys oxycephalus</i> (Bleeker, 1855)	Ciox	-	(10.0)	5.6 (2.5 - 8.0)	4.0 ± 0.7	Crustacés et petits poissons	Froese et Pauly, 2018	Carnivore
Holocentridae	<i>Myripristis berndti</i> (Jordan & Evermann, 1903)	Mybe	ma'auku'a	22.0 (30.0)	17.3 (6.0 - 22.7)	3.7 ± 0.6	Plancton (e.g. larves de crabes)	Froese et Pauly, 2018	Planctonophage
	<i>Sargocentron tiere</i> (Cuvier, 1829)	Sati	-	(33.0)	20.1 (10.6 - 23.6)	4.2 ± 0.7	Crustacés, larves de crustacés, annelides et petits poissons	Froese et Pauly, 2018	Carnivore
Labridae	<i>Halichoeres claudia</i> (Garrett, 1863)	Hacl	hina'area	(18.0)	7.1 (5.5 - 10.6)	3.4 ± 0.5	Principalement petits crustacés benthiques et mollusques	Froese et Pauly, 2018	Carnivore

Annexe V.1. (Suite)

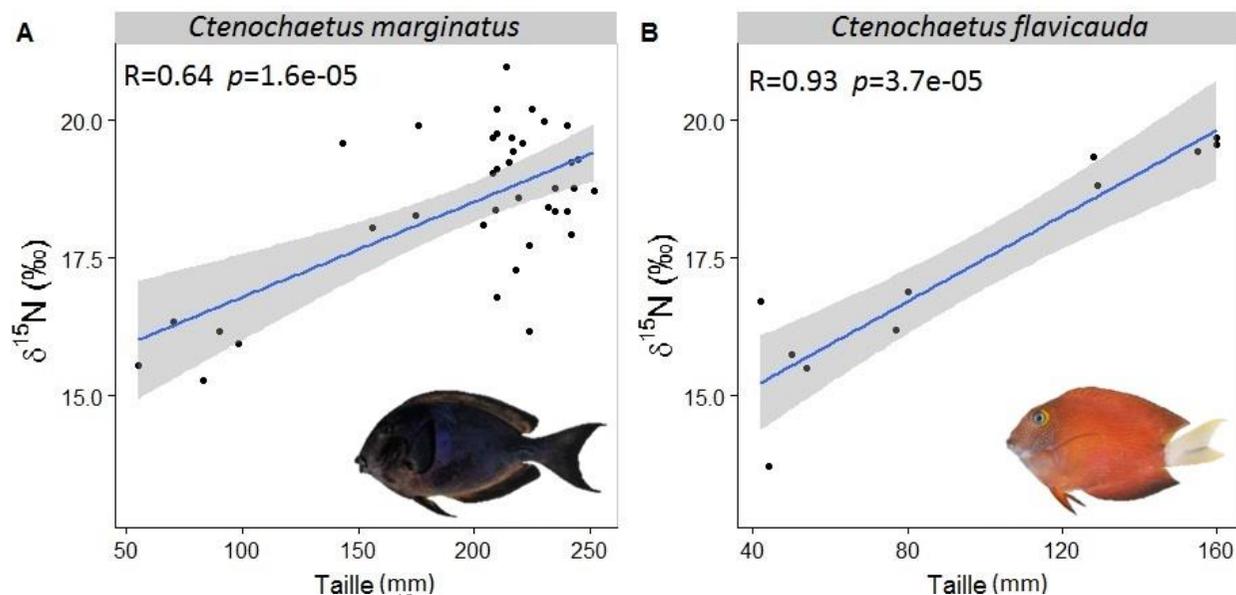
Famille	Espèce	Code	NK	Taille- _{Ref}	Taille- _{Ech}	PT _{ref}	Proies	Références	GT
Lutjanidae	<i>Lutjanus bohar</i> (Forsskal, 1775)	Lubo	haka tāpua haka	76.0 (90.0)	36.7 (18.0 - 49.0)	4.3 ± 0.5	Poisson (principalement) et parfois invertébrés (crevettes, crabes, amphipodes, stomatopodes, gastéropodes et urochordés)	Froese et Pauly, 2018; Kulbicki <i>et al.</i> , 2005	Carnivore
	<i>Lutjanus gibbus</i> (Forsskal, 1775)	Lugi	pōpī	45.0 (50.0)	26.5 (10.3 - 40.2)	4.1 ± 0.3	Invertébrés (crevettes, crabes, langoustes, stomatopodes, cephalopodes, échinodermes et ophiures) et poissons	Froese et Pauly, 2018; Kulbicki <i>et al.</i> , 2005	Carnivore
	<i>Lutjanus kasmira</i> (Forsskal, 1775)	Luka	kokape	25.0 (40.0)	13.2 (6.5 - 22.8)	3.9 ± 0.3	Invertébrés (crevettes, crabes, stomatopodes, cephalopodes et crustacés planctoniques) et poissons	Froese et Pauly, 2018; Kulbicki <i>et al.</i> , 2005	Carnivore
Muraenidae	<i>Enchelycore pardalis</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	Enpa	puhi	(92.0)	45.8 (42.0 - 51.2)	4.5 ± 0.8	Poissons	Froese et Pauly, 2018	Piscivore
Pomacanthidae	<i>Centropyge flavissima</i> (Cuvier, 1831)	Cefl	-	(14.0)	6.4 (3.3 - 10.6)	2.8 ± 0.3	Principalement algues	Froese et Pauly, 2018	Herbivore
Pomacentridae	<i>Chromis abrupta</i> (Randall, 2001) - Endémique	Chab	-	(5.4)	5.5 (3.5 - 7.3)	3.0 ± 0.1	Plancton	Froese et Pauly, 2018	Planctonophage
	<i>Lepidozygus tapeinosoma</i> (Bleeker, 1856)	Leta	-	(10.5)	6.1 (3.9 - 9.0)	3.4 ± 0.5	Plancton	Froese et Pauly, 2018	Planctonophage
	<i>Pomacentrus coelestis</i> (Jordan & Starks, 1901)	Poco	pā'ivi'ivi	(9.0)	4.6 (2.4 - 8.7)	3.2 ± 0.3	Zooplancton et algues benthiques	Froese et Pauly, 2018	Omnivore
Scarinae	<i>Scarus koputea</i> (Randall & Choat, 1980) - Endémique	Scko	kōpūtea kokoha'a	(31.0)	28.5 (24.0 - 32.4)		Algues benthiques	Froese et Pauly, 2018	Herbivore
	<i>Scarus rubroviolaceus</i> (Bleeker, 1847)	Scru	uhuhaka tātue	(70.0)	35.6 (25.5 - 52.5)	2.0 ± 0	Algues épilithiques (96 %), macroalgues (5 %) Algues benthiques: endolithiques et épiphytiques	Ledlie <i>et al.</i> , 2007 Robertson, 1982; Froese et Pauly, 2018	Herbivore
Scorpaenidae	<i>Pterois antennata</i> (Bloch, 1787)	Ptan	ta'ata'aihau	(20.0)	12.1 (2.5 - 19.7)	3.6 ± 0.6	Crevettes et crabes	Froese et Pauly, 2018	Carnivore
	<i>Scorpaenopsis possi</i> (Randall & Eschmeyer, 2001)	Scpo	nohu pātuki	(30.0)	15.8 (7.0 - 23.2)	4.1 ± 0.8	Poissons	Froese et Pauly, 2018	Piscivore
Serranidae	<i>Cephalopholis argus</i> (Schneider, 1801)	Cear	pa'au'i	40.0 (60.0)	40.3 (33.5 - 48.5)	4.5 ± 0	Poissons (75-95 %), crustacés	Froese et Pauly, 2018	Piscivore
	<i>Epinephelus fasciatus</i> (Forsskal, 1775)	Epfa	ta'aiao	22.0 (40.0)	19.5 (4.1 - 28.5)	3.7 ± 0.4	Crabes, poissons, ophiures, crevettes, stomatopodes et poulpes	Froese et Pauly, 2018; Kulbicki <i>et al.</i> , 2005	Carnivore
Tetraodontidae	<i>Canthigaster janthinoptera</i> (Bleeker, 1855)	Caja	huehuekava	(9.0)	5.6 (3.7 - 10.0)	3.1 ± 0.3	Eponges, annelides, algues filamenteuses, tuniciers, crustacés, échinodermes et corail	Froese et Pauly, 2018	Omnivore

Annexe V.2. Valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (‰) du tissu musculaire total (*Bulk*) et estimations des positions trophiques (moyenne \pm écart-type) de huit espèces de consommateurs secondaires, toutes saisons confondues. Positions trophiques de référence (PT_{ref}), calculés selon la méthode de Post (2002a) avec en ligne de base des producteurs primaires (PT_{Phyto} et PT_{Algae}) et des consommateurs primaires (PT_{Maspp} et PT_{Pima}). Estimations des positions trophiques basées sur les méthodes de Chikaraishi *et al.* (2010) ($\text{PT}_{\text{Glu-Phe(1)}}$), Nielsen *et al.* (2015) ($\text{PT}_{\text{Glu-Phe(2)}}$) et Choy *et al.* (2015) ($\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$). Sr : AA source (Phe : phénylalanine et Gly : glycine) et Tr : AA trophique (Ala : alanine, Leu : leucine, Pro : proline et Glu : acide glutamique).

	Code	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\text{PT}_{\text{Glu-Phe(1)}}$	$\text{PT}_{\text{Glu-Phe(2)}}$	$\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$	PT_{Phyto}	PT_{Algae}	PT_{Maspp}	PT_{Pima}	PT_{ref}
<i>C. conco</i>	Coco	6	20.34 \pm 1.10	2.68 \pm 0.33	3.01 \pm 0.37	2.70 \pm 0.34	2.54 \pm 0.32	3.60 \pm 0.32	3.18 \pm 0.32	3.66 \pm 0.32	-
<i>L. gibbus</i>	Lugi	6	19.65 \pm 0.77	3.25 \pm 0.16	3.67 \pm 0.19	4.37 \pm 0.16	2.34 \pm 0.23	3.39 \pm 0.23	2.98 \pm 0.23	3.46 \pm 0.23	4.1 \pm 0.3
<i>L. kasmira</i>	Luka	6	19.33 \pm 1.21	3.17 \pm 0.12	3.57 \pm 0.14	3.76 \pm 0.37	2.24 \pm 0.36	3.30 \pm 0.36	2.89 \pm 0.36	3.37 \pm 0.36	3.9 \pm 0.3
<i>L. bohar</i>	Lubo	4	19.04 \pm 3.38	3.38 \pm 0.23	3.82 \pm 0.26	4.46 \pm 0.20	2.16 \pm 0.99	3.22 \pm 0.99	2.80 \pm 0.99	3.28 \pm 0.99	4.3 \pm 0.5
<i>E. pardalis</i>	Enpa	4	19.44 \pm 0.63	3.17 \pm 0.29	3.57 \pm 0.34	3.54 \pm 0.32	2.27 \pm 0.18	3.33 \pm 0.18	2.92 \pm 0.18	3.40 \pm 0.18	4.5 \pm 0.8
<i>S. possi</i>	Scpo	6	18.77 \pm 1.56	2.83 \pm 0.24	3.18 \pm 0.28	3.45 \pm 0.24	2.08 \pm 0.46	3.14 \pm 0.46	2.72 \pm 0.46	3.20 \pm 0.46	4.1 \pm 0.8
<i>C. argus</i>	Cear	6	20.36 \pm 0.39	3.41 \pm 0.21	3.85 \pm 0.24	4.35 \pm 0.29	2.54 \pm 0.11	3.60 \pm 0.11	3.19 \pm 0.11	3.67 \pm 0.11	4.5 \pm 0
<i>E. fasciatus</i>	Epfa	6	20.16 \pm 0.79	3.30 \pm 0.19	3.72 \pm 0.22	3.87 \pm 0.22	2.49 \pm 0.23	3.55 \pm 0.23	3.13 \pm 0.23	3.61 \pm 0.23	3.7 \pm 0.4

Annexe V.3. Valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type, en ‰) de huit espèces de consommateurs secondaires correspondant au tissu musculaire total (*Bulk*) et acides aminés (AA), en saison fraîche (blanc) et en saison chaude (gris). Estimations des positions trophiques basées sur les méthodes de Chikaraishi *et al.* (2010) ($\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}$ (1)), Nielsen *et al.* (2015) ($\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}$ (2)) et Choy *et al.* (2015) ($\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$). Sr : AA source (Phe : phénylalanine et Gly : glycine) et Tr : AA trophique (Ala : alanine, Leu : leucine, Pro : proline et Glu : acide glutamique).

Code	n	Bulk	AA Source		AA Trophique				Positions trophiques			
			Phe	Gly	Ala	Leu	Pro	Glu	$\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}$ (1)	$\text{PT}_{\text{Glu-Phe}}$ (2)	$\text{PT}_{\text{Tr-Sr}}$	
<i>C. conco</i>	Coco	3	21.23 \pm 0.65	16.69 \pm 4.73	17.96 \pm 1.44	30.23 \pm 1.07	31.32 \pm 1.70	26.48 \pm 1.43	32.46 \pm 2.19	2.63 \pm 0.41	2.95 \pm 0.47	2.53 \pm 0.30
		3	19.44 \pm 0.43	13.64 \pm 2.93	15.99 \pm 1.00	27.95 \pm 2.74	30.08 \pm 0.77	25.95 \pm 1.07	30.26 \pm 0.98	2.74 \pm 0.29	3.08 \pm 0.34	2.87 \pm 0.33
<i>L. gibbus</i>	Lugi	3	20.31 \pm 0.36	14.17 \pm 1.52	8.33 \pm 2.16	29.73 \pm 3.42	33.85 \pm 2.66	30.80 \pm 1.97	34.03 \pm 1.17	3.17 \pm 0.12	3.57 \pm 0.14	4.31 \pm 0.16
		3	18.98 \pm 0.23	11.91 \pm 0.97	7.42 \pm 0.93	31.78 \pm 2.53	33.11 \pm 0.48	30.98 \pm 1.11	33.09 \pm 0.41	3.34 \pm 0.18	3.77 \pm 0.20	4.44 \pm 0.15
<i>L. kasmira</i>	Luka	3	20.81 \pm 0.52	14.89 \pm 1.73	9.34 \pm 2.03	32.19 \pm 0.81	34.30 \pm 0.70	30.49 \pm 0.90	34.34 \pm 1.40	3.11 \pm 0.05	3.51 \pm 0.06	3.81 \pm 0.49
		3	19.50 \pm 0.05	9.67 \pm 2.10	8.27 \pm 2.01	29.41 \pm 1.55	29.61 \pm 0.86	27.07 \pm 1.17	29.99 \pm 0.93	3.23 \pm 0.16	3.64 \pm 0.18	3.70 \pm 0.32
<i>L. bohar</i>	Lubo	2	21.95 \pm 0.51	16.44 \pm 0.04	10.52 \pm 2.19	33.94 \pm 0.77	37.11 \pm 0.37	33.55 \pm 2.05	36.56 \pm 0.33	3.20 \pm 0.04	3.61 \pm 0.04	4.44 \pm 0.21
		2	16.12 \pm 0.13	7.54 \pm 0.60	3.65 \pm 0.60	28.75 \pm 4.41	29.67 \pm 2.17	28.49 \pm 0.48	30.44 \pm 0.39	3.57 \pm 0.13	4.03 \pm 0.15	4.47 \pm 0.28
<i>E. pardalis</i>	Enpa	2	19.96 \pm 0.24	11.46 \pm 3.72	12.88 \pm 0.42	31.90 \pm 0.19	30.42 \pm 1.81	30.43 \pm 2.44	32.37 \pm 0.61	3.30 \pm 0.41	3.73 \pm 0.47	3.75 \pm 0.21
		2	18.92 \pm 0.19	11.78 \pm 0.37	13.56 \pm 0.81	31.58 \pm 0.18	28.58 \pm 0.30	26.53 \pm 1.75	30.64 \pm 0.70	3.03 \pm 0.14	3.42 \pm 0.16	3.33 \pm 0.30
<i>S. possi</i>	Scpo	3	19.96 \pm 1.30	13.56 \pm 3.49	10.91 \pm 2.39	26.06 \pm 2.34	29.26 \pm 1.09	31.23 \pm 2.04	30.59 \pm 1.02	2.79 \pm 0.33	3.14 \pm 0.38	3.44 \pm 0.28
		3	17.57 \pm 0.29	10.90 \pm 2.25	10.14 \pm 1.26	28.18 \pm 3.66	27.30 \pm 1.68	28.86 \pm 1.96	28.45 \pm 1.46	2.86 \pm 0.18	3.22 \pm 0.21	3.46 \pm 0.25
<i>C. argus</i>	Cear	3	20.64 \pm 0.12	14.71 \pm 1.02	8.67 \pm 0.72	33.08 \pm 0.78	35.20 \pm 1.05	32.35 \pm 1.40	35.53 \pm 0.47	3.29 \pm 0.13	3.71 \pm 0.15	4.11 \pm 0.11
		3	20.08 \pm 0.36	12.46 \pm 1.97	7.62 \pm 1.52	34.51 \pm 1.50	34.72 \pm 0.79	30.85 \pm 0.86	35.03 \pm 0.24	3.52 \pm 0.23	3.98 \pm 0.26	4.60 \pm 0.13
<i>E. fasciatus</i>	Epfa	3	20.29 \pm 0.73	12.85 \pm 2.14	11.62 \pm 3.00	31.11 \pm 2.11	33.13 \pm 0.90	31.53 \pm 0.82	33.58 \pm 0.57	3.28 \pm 0.22	3.70 \pm 0.26	3.73 \pm 0.21
		3	18.98 \pm 0.61	10.92 \pm 1.43	10.25 \pm 1.14	31.08 \pm 2.17	31.17 \pm 0.54	30.15 \pm 0.80	31.92 \pm 0.43	3.32 \pm 0.21	3.74 \pm 0.24	4.02 \pm 0.10



Annexe V.4. Relation entre la taille (en mm) et les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) de *Ctenochaetus marginatus* (A) et *Ctenochaetus flavicauda* (B). Droites de régression linéaires (bleue) avec intervalles de confiance à 95 % (gris), coefficients de corrélation de Pearson (R) et *p*-value.

Annexe V.5. Analyse quantitative du régime alimentaire de neuf espèces de poissons. Pour chaque taxon, le nombre d'estomacs (N_{estomacs}) et le pourcentage numérique de chaque proie (Cn, en %) sont indiqués.

Espèces	N_{estomacs}	Crustacés					Mollusques		Echinodermes	Poissons
		Brachyours	Crevettes	Pagures	Stomatopodes	Copépodes	Gastéropodes	Mollusques	Ophiures	
<i>Apogon lativittatus</i>	1	-	-	-	100	-	-	-	-	-
<i>Myripristis berndti</i>	7	14	-	-	-	71	-	14	-	-
<i>Sargocentron tiere</i>	5	20	-	-	-	-	20	-	20	40
<i>Lutjanus kasmira</i>	1	-	-	100	-	-	-	-	-	-
<i>Lutjanus gibbus</i>	3	-	-	-	-	-	-	25	-	75
<i>Epinephelus fasciatus</i>	11	9	9	-	-	-	-	-	-	82
<i>Cephalopholis argus</i>	6	17	17	-	-	-	-	-	-	67
<i>Pterois antennata</i>	2	33	-	-	-	-	-	-	-	67
<i>Scorpaenopsis possi</i>	6	-	-	-	-	-	-	-	-	100

Résumé

L'archipel des Marquises se distingue de l'ensemble polynésien par de nombreuses particularités environnementales et écologiques. En effet, ses eaux riches en éléments nutritifs semblent favorables au maintien d'une **production primaire phytoplanctonique** élevée toute l'année. La **structuration corallienne atypique** des îles marquisiennes, dont les bio-constructions récifales sont peu nombreuses, associée à cette production primaire élevée laissent présager des relations trophiques particulières.

Pour mieux comprendre le fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers des îles Marquises, il est nécessaire de (1) caractériser les sources de matière organique (MO) disponibles dans le système, (2) d'identifier les sources principalement utilisées par les consommateurs et (3) de suivre leur transfert et leur implication dans la structuration des réseaux trophiques. Pour répondre à ces questions, trois approches méthodologiques permettant l'étude des relations trophiques ont été couplées. L'analyse isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) a été complétée par la caractérisation des acides gras marqueurs trophiques et l'analyse isotopiques de composés spécifiques (ici $\delta^{15}\text{N}$ des acides aminés).

Dans le système, le **phytoplancton** représente une source de matière organique importante, supportée par le macrophytobenthos. Les sources de MO d'origine terrestre n'ayant que peu d'influence. Malgré la dominance du phytoplancton dans les réservoirs de MO (MOP et MOS), les **macroalgues** semblent contribuer majoritairement au fonctionnement du réseau trophique, avec le soutien du phytoplancton, suggérant un couplage benthique-pélagique dans l'apport de MO dans le réseau trophique. Les producteurs primaires marins de cette étude présentent des **signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$** nettement supérieures à celles d'autres régions du Pacifique Sud. Ces valeurs isotopiques élevées, identifiées également chez les consommateurs, présentent des variabilités saisonnières traduisant probablement des variations dans les apports en éléments nutritifs. Ces variations pourraient être le reflet de l'intensification des processus hydrodynamiques en saison fraîche, favorisant une remontée d'éléments nutritifs dans les eaux de surface. Toutefois, bien que les réseaux trophiques marquisiens présentent des signatures isotopiques en azote élevées et des contributions importantes du phytoplancton, la **structure et le fonctionnement** des communautés restent similaires à ce qui est observés pour d'autres écosystèmes coralliens.

Mots clés : Îles Marquises, réseaux trophiques, isotopes stables, acides gras marqueurs trophiques, analyses isotopiques de composés spécifiques - acides aminés

Abstract

The Marquesas archipelago is distinguished from the Polynesian group by many environmental and ecological peculiarities. The hydrodynamic conditions seem to generate local nutrient enrichment process, which contrast with oligotrophic conditions usually encountered around the coral ecosystems. These rich waters seem to favor a high phytoplankton primary production all year long. The Marquesas Islands atypical coral structure, almost devoid of reef bio-constructions, associated with high primary production, suggests particular trophic relationships.

To better understand the coastal ecosystems trophic functioning in the Marquesas Islands, it is necessary to (1) characterize the organic matter (OM) sources available in the system, (2) identify which sources are mainly used by consumers, allowing to define the food web “baseline” and (3) to follow their transfer and their involvement in the food web structuring. These issues were assessed by three coupled methodological approaches allowing the trophic relationships study, bringing a multi-tracer approach. Stable isotopes (SI) of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) are the main tool of this study. In addition, the characterization of fatty acids trophic markers (FATM) and the amino acids compounds-specific isotope analysis (AA-CSIA) of nitrogen were carried out.

In the system, phytoplankton is an important organic matter source, with high nutritional quality, supported by macrophytobenthos. Terrestrial OM sources have only a little influence. Despite the dominance of phytoplankton in OM pools (POM and SOM), macroalgae seem to contribute mainly to the food web functioning, with the support of phytoplankton, especially during phytoplankton bloom (cold season). These observations suggest a benthic-pelagic coupling in OM supply in the food web. The marine primary producers have significantly higher $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures than in other parts of the South Pacific. These high isotopic values are also identified for consumers and show seasonal variability, probably reflecting variations in nutrient intakes available to primary producers. These variations would reflect the hydrodynamic processes intensification during the cold season, highlighted in other studies, allowing a rise in nutrients in surface water.

However, although Marquesan food webs have high nitrogen isotopic signatures and significant contributions from phytoplankton, the structure and functioning of communities remains similar for other coral ecosystems observed.

Keywords: Marquesas Islands, trophic networks, stable isotope analyses, fatty acids trophic markers, compound-specific isotopes analyses