

UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

FACULTE DE SCIENCES EXACTES ET NATURELLES

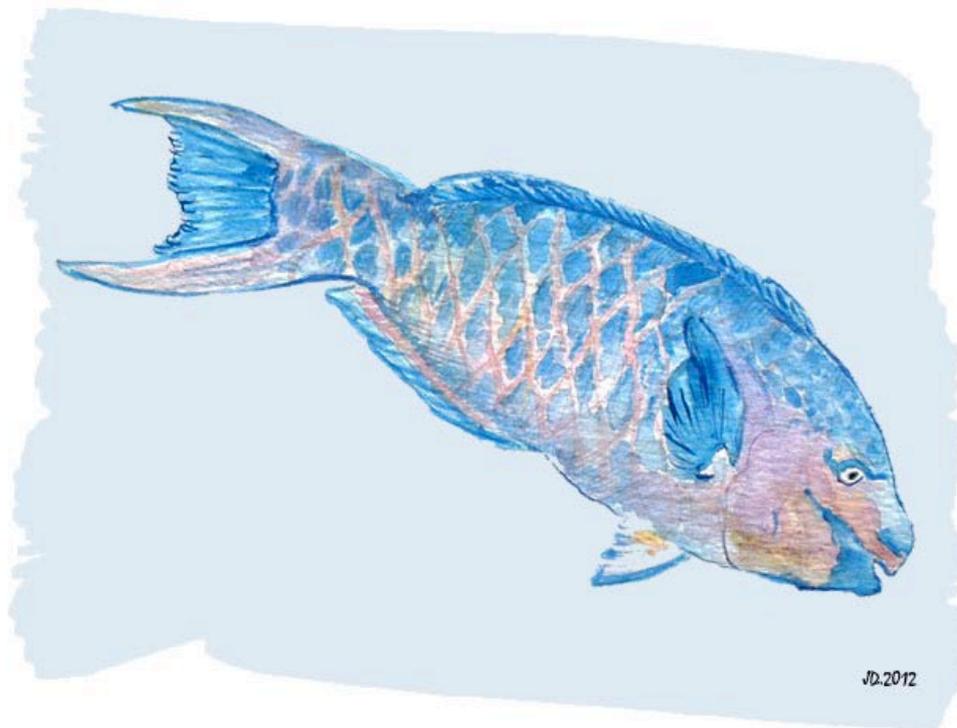
THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Physiologie et biologie des organismes

Présentée par

Charlotte R. DROMARD

**NICHES TROPHIQUES DES POISSONS
HERBIVORES DES ANTILLES : APPORTS DES
ISOTOPES STABLES**



Soutenue le 5 mars 2013 à Pointe-à-Pitre devant le jury :

Mr Claude BOUCHON, professeur, Université des Antilles et de la Guyane (directeur)
Mme Mireille HARMELIN-VIVIEN, directeur de recherche, Université Aix-Marseille (directeur)
Mme Catherine ALIAUME, professeur, Université de Montpellier II (rapporteur)
Mr Pierre RICHARD, directeur de recherche, Université de la Rochelle (rapporteur)
Mme Jacqueline ABAUL, professeur, Université des Antilles et de la Guyane (présidente)



Université des Antilles et de la Guyane
Faculté de Sciences

École doctorale pluridisciplinaire :
Santé, Environnement et Sociétés dans les Amériques

Thèse pour le doctorat en Physiologie et biologie des organismes

DROMARD Charlotte

*Niches trophiques des poissons herbivores des
Antilles : apports des isotopes stables*

Sous la direction de Claude BOUCHON

Soutenue le 5 mars 2013 à Pointe-à-Pitre
N : 2013AGUY0597

Jury :

Jacqueline ABAUL, Professeur, Université des Antilles et de la Guyane, Présidente

Catherine ALIAUME, Professeur, Université de Montpellier II, Rapporteur

Pierre RICHARD, Directeur de recherche CNRS, Université de la Rochelle, Rapporteur

Claude BOUCHON, Professeur, Université des Antilles et de la Guyane, Directeur

Mireille HARMELIN-VIVIEN, Directeur de recherche CNRS, Université Aix-Marseille, Directeur

Remerciements

Une thèse de doctorat représente un aboutissement personnel. Cependant, ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide précieuse de nombreuses personnes.

Ainsi, avant de commencer l'exposé de mes recherches, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce projet.

Je remercie tout d'abord Mme Jacqueline Abaul, directrice de l'école doctorale à l'université des Antilles et de la Guyane, d'avoir accepté d'examiner ce travail et de présider le jury de thèse. Je la remercie particulièrement pour son engagement auprès des doctorants et de son aide dans la valorisation de nos recherches.

Je tiens à remercier les deux rapporteurs de cette thèse, Mme Catherine Aliaume, professeur à l'université de Montpellier II et M. Pierre Richard, directeur de recherche CNRS à l'université de La Rochelle, d'avoir accepté de lire et d'évaluer ce travail. Je les remercie de leurs remarques et questions constructives dans les rapports de thèse et lors de la soutenance.

Je remercie très chaleureusement mes deux directeurs de thèse, M. Claude Bouchon, professeur à l'université des Antilles et de la Guyane, et Mme Mireille Harmelin-Vivien, directeur de recherche CNRS à l'université Aix-Marseille, qui ont été à mes côtés depuis le début de cette thèse. Je les remercie vivement pour leur confiance, leurs encouragements et leurs conseils tout au long de cette « aventure ». Je ne saurais comment vous remercier de m'avoir transmis autant de connaissances, qu'elles portent sur l'écologie récifale ou les méthodes isotopiques.

Je remercie très sincèrement Mme Yolande Bouchon-Navaro, ingénieur de recherche à l'université des Antilles et de la Guyane, pour son rôle crucial dans le bon déroulement de cette thèse. Merci pour son aide sur le terrain, ses conseils avisés, ses connaissances en matière de poissons récifaux, ses photos et vidéos, ses corrections approfondies des articles et du manuscrit de thèse, sans oublier son délicieux café ! En quelques mots, merci pour tout !

Ce travail n'aurait pu aboutir sans l'implication de nombreuses personnes sur le terrain et lors des manipulations de laboratoire.

Un immense « Merci » à Marie-France Fontaine, technicienne à l'université Aix-Marseille, avec qui j'ai eu la chance de travailler lors de mes deux missions à Marseille. Merci de m'avoir initié aux analyses biochimiques, de m'avoir donné autant de conseils et d'astuces pour que tout se passe au mieux et de m'avoir fait découvrir le charme des gants bleus et violets. Je me souviendrais longtemps de ce duo « chic et choc » du bâtiment 4 !

Sous l'eau et sur la paillasse, un grand « Merci » à Sébastien Cordonnier, technicien à l'université des Antilles et la Guyane, qui a montré un enthousiasme démesuré pour la chasse aux poissons herbivores ! Comment aurais-je fait sans

toi ?! Merci pour tes inventions extraordinaires (la « planche-glacière ») et ta bonne humeur !

Je remercie également M. Max Louis, pour son aide sous l'eau mais surtout pour ses images de qualité lors de l'étude sur les Stegastes !

Je remercie M. Marc Verlaque, chargé de recherche à l'université Aix-Marseille, pour son aide dans l'identification des espèces du gazon algal et ses remarques constructives sur les corrections d'article.

Je remercie le parc national de la Guadeloupe pour ses autorisations de prélèvements sur les sites de réserve.

Enfin, ces trois ans se sont déroulés au laboratoire de biologie marine et « l'ambiance » du lieu de travail est un critère majeur de réussite ! Je tiens ainsi à remercier tous mes collègues « thésards ». Un immense « Merci » à Léa, pour son soutien omniprésent, lors des prélèvements, des congrès, des sorties détente en plongée, durant les « hauts » mais surtout durant les « bas » ! J'espère que tu connaîtras très bientôt la même fin heureuse que moi, courage ! Merci à Éléonore, Maitena, Felix, Audrey, Pedro, Nathalie, Jean-Marie, Amandine, Françoise, Nadège...j'en oublie sûrement. J'ai passé avec vous de très bons moments (je pense notamment au concours de desserts !!!). De la même façon, merci à tous mes collègues « titulaires » du laboratoire de biologie marine pour leur soutien et leur gentillesse !

Je salue et remercie haut et fort mon « petit » Pierre pour ses réponses réactives à toutes mes questions existentielles, et pour la montagne de bibliographie qu'il m'a fait partagée. On a encore beaucoup de choses à écrire ensemble, alors à bientôt !

Merci aux « potes » : Florian, Quentin Lapin, THE Touf, vous êtes loin mais vous êtes toujours là quand j'ai besoin de vous ! Merci pour les sessions « rapides mais intenses » durant les vacances pour me changer les idées ! Jah Bless !

Une ligne spéciale dédicace au Docteur Claudel, qui a été déclaré docteur bien avant moi ! Ca y est, on est pareil !!

Une pensée pleine de tendresse pour mes parents et mes deux petites sœurs qui m'ont toujours soutenu et qui font tout pour que mes projets se réalisent dans les meilleures conditions ! Merci à toute la famille ! Je pense à vous bien fort !

Et pour finir, merci à ceux qui vivent avec moi et qui ont « subi » au quotidien ce travail et cela contre leur gré. Merci à Jon qui s'est occupé de TOUT durant les longs mois de rédaction. J'ai été la thésarde la plus choyée du monde ! Une caresse à Kaya et à Mako, qui ne comprennent pas grand chose à tout cela mais ça, c'est un détail !

Introduction	1
<hr/>	
Chapitre 1 : Le milieu et les espèces étudiés	13
<hr/>	
I. Présentation générale de la Guadeloupe.....	13
A. Localisation.....	13
B. Climat.....	15
C. Conditions hydrologiques.....	16
D. Présentation des écosystèmes.....	17
II. Présentation des espèces étudiées	19
A. Les Pomacentridae	19
B. Les Acanthuridae	20
C. Les Scaridae.....	21
III. Présentation des sites d'étude	23
A. Sites choisis pour la récolte des macrophytes.....	23
B. Sites d'étude des <i>Stegastes</i>	24
1. Les îlets Pigeon (S1)	25
2. La passe à Colas (S2).....	26
C. Sites d'étude des Acanthuridae et des Scaridae	27
1. Sur un récif (S3).....	27
2. Dans un herbier à Magnoliophytes marins (S4).....	28
Chapitre 2 : Matériel et méthodes	29
<hr/>	
I. Calendrier des prélèvements et des analyses.....	29
II. Délimitation des sites d'étude.....	30
A. Les territoires de <i>Stegastes</i>	30
B. Les autres sites d'étude.....	32
III. Les échantillons : description et méthodes de prélèvement	32
A. La matière organique particulaire	32
B. Le zooplancton	33
C. Le biofilm	34
D. Les macroalgues et les « détritrus » associés.....	35
E. Le gazon algal et les Invertébrés associés.....	36
F. Les Magnoliophytes marins	37
G. Les coraux.....	38
H. Les poissons.....	38
IV. Dosages biochimiques	41
A. Préparation des échantillons	41
B. Dosage des protéines	41
C. Dosage des lipides	42
D. Dosage des glucides.....	43

E. Teneur en cendres	44
V. Analyses des contenus stomacaux et intestinaux	45
A. Méthode des poids secs.....	46
B. Méthode des points-intercepts.....	47
VI. Analyses isotopiques.....	48
A. Principe et théorie	48
1. Les isotopes stables	48
2. Les signatures isotopiques.....	50
3. Le fractionnement isotopique	50
4. Les analyses isotopiques dans l'étude des niches écologiques	54
B. Préparations des échantillons.....	56
1. Quantités nécessaires et variabilité des échantillons	56
2. Conservation des échantillons	57
3. Broyage	57
4. Décarbonatation	58
5. Mise en capsule.....	59
6. Mesures des rapports isotopiques	59
C. Modélisation des résultats isotopiques	60
VII. Analyses statistiques des données	63
A. Méthodes d'ordination et de groupement.....	63
1. Analyse en composantes principales (ACP)	64
2. Analyse canonique des redondances (ACR)	64
3. Méthodes de groupement	65
B. Tests de comparaisons.....	65
1. Tests de comparaisons paramétriques	65
2. Tests de comparaisons non paramétriques.....	66
 Chapitre 3 : Qualité nutritionnelle des macrophytes	 69
I. Introduction.....	69
II. Concentrations en macronutriments.....	70
III. Descripteurs influençant les concentrations en macronutriments...	78
A. Recherche des descripteurs explicatifs.....	78
B. Variations des concentrations selon les phyla	80
C. Variations des concentrations entre les catégories de la classification C1	82
D. Variations des concentrations entre les catégories de la classification C2	84
IV. Variabilité spatiale des concentrations en macronutriments	86
V. Conclusions.....	88

Chapitre 4 : Niches trophiques des *Stegastes* 93

I. Introduction.....	93
II. Caractéristiques des territoires	93
III. Régimes alimentaires des <i>Stegastes</i>	99
IV. Rapports isotopiques des sources et des consommateurs	103
V. Modèles de mélange et contributions des sources	110
VI. Relation entre les valeurs nutritionnelles et la contribution des sources.....	112
VII. Conclusions.....	112

Chapitre 5 : Niches trophiques des Acanthuridae et des Scaridae sur un récif 119

I. Introduction.....	119
II. Régimes alimentaires.....	120
III. Niches isotopiques	125
IV. Modèles de mélange et contributions des sources.....	129
V. Relations entre les proportions de ressources ingérées et assimilées	134
VI. Qualité nutritionnelle des sources sur le récif.....	138
VII. Conclusions.....	142

Chapitre 6 : Niches trophiques des Scaridae dans un herbier 147

I. Introduction.....	147
II. Régimes alimentaires.....	148
III. Niches isotopiques	152
IV. Modèles de mélange et contributions des sources.....	154
V. Qualité nutritionnelle des sources dans l'herbier.....	157
VI. Conclusions	159

Chapitre 7 : Synthèse et discussion 163

I. Comparaisons des structures isotopiques entre les quatre sites étudiés	163
A. Variations des structures isotopiques selon le type de système étudié	163
B. Variations spatiales des structures isotopiques	168
C. Organisation générale des structures isotopiques au sein de chaque site d'étude	172

II. Niches trophiques des poissons herbivores	179
A. Niches trophiques des <i>Stegastes</i>	180
1. Régimes alimentaires des <i>Stegastes</i>	180
2. Choix des ressources alimentaires par les <i>Stegastes</i>	183
3. Partage des ressources entre <i>Stegastes planifrons</i> et <i>S. adustus</i>	185
B. Niches trophiques des Acanthuridae et des Scaridae sur un récif	187
1. Régimes alimentaires des Acanthuridae	187
2. Partage des ressources entre les espèces d'Acanthuridae.....	190
3. Régimes alimentaires des Scaridae sur un récif.....	192
4. Choix des sources alimentaires par les poissons herbivores sur un récif	196
5. Diversité fonctionnelle des poissons herbivores sur un récif	200
C. Niches trophiques des Scaridae dans un herbier	202
1. Régimes alimentaires des Scaridae dans un herbier	202
2. Choix des ressources alimentaires et rôle des herbiers	204
3. Variations ontogéniques du régime alimentaire de <i>Scarus iseri</i>	207
III. Rôle écologique des poissons herbivores	208
Conclusions	211
<hr/>	
Références bibliographiques	221
<hr/>	
Annexes	257
<hr/>	

Introduction



Dans les mers et les océans du monde entier, près de 500 espèces de Téléostéens marins sont regroupées communément sous les termes « poissons herbivores » (Fishbase, Froese et Pauly, 2011). Cette guildes rassemble les espèces de consommateurs situées à la base des réseaux trophiques, s'alimentant directement de producteurs primaires présents dans leur milieu de vie. Les poissons herbivores « stricts » sont définis comme étant les espèces qui ingèrent exclusivement les macrophytes et (ou) le « gazon algal », c'est-à-dire de la pelouse rase constituée de microphytes et de jeunes pousses de macrophytes qui colonisent les substrats durs (Choat *et al.*, 2002, 2004). Cependant, du fait des avancées en matière de connaissances scientifiques et face à la complexité des régimes alimentaires, une définition plus large est maintenant acceptée. Les termes « poissons herbivores » désignent les espèces qui s'alimentent à la fois de macrophytes et de gazon algal, mais aussi de matière organique détritique et sédimentaire, bien que la matière algale reste la principale ressource (Floeter *et al.*, 2005). De nombreux auteurs ont démontré l'importance des « détritiques » dans le régime alimentaire des poissons herbivores (Crossman *et al.*, 2001 ; Wilson, 2002 ; Crossman *et al.*, 2005 ; Ferreira et Goncalves, 2006). Parallèlement, l'ingestion de petits Invertébrés benthiques a souvent été envisagée comme un moyen de compléter l'alimentation (Lobel, 1980 ; Horn, 1989 ; Jennings *et al.*, 1997), en réponse aux faibles apports caloriques et protéiques apportés par le régime herbivore (Mattson, 1980 ; Sterner et Hessen, 1994 ; Bowen *et al.*, 1995 ; Harmelin-Vivien, 2002). Cette hypothèse est particulièrement valable pour les jeunes poissons herbivores dont la croissance nécessite une alimentation riche en protéines (Lobel, 1980 ; White, 1985 ; Bellwood, 1988 ; Bruggemann *et al.*, 1994c). De la même manière, la plupart des larves et post-larves de poissons herbivores sont zooplanctivores. Elles deviennent progressivement omnivores durant leur phase juvénile pour enfin devenir herbivores à maturité (Benavides *et al.*, 1994). Ce changement d'alimentation animale à végétale est lié aux modifications anatomiques et physiologiques des individus, qui leur permettent à l'âge adulte de digérer et d'assimiler les cellules végétales (Horn, 1989 ; Benavides *et al.*, 1994 ; Choat et Clements, 1998).

Les poissons herbivores possèdent effectivement des adaptations remarquables pour puiser l'énergie dont ils ont besoin dans la matière algale qu'ils ingèrent. Cette matière algale est riche en cellulose et en fibres, ce qui la rend particulièrement difficile à dégrader et à assimiler (Choat et Clements, 1998). La présence d'enzymes digestives spécifiques dans le tube digestif des poissons herbivores, telles que les carbohydrases qui décomposent les glucides structuraux des cellules végétales (Kappor *et al.*, 1975 ; Moran et Clements, 2002), permet de pallier la faible digestibilité de ces sources alimentaires. Cependant, la digestion des algues nécessite au préalable une rupture des cellules végétales (Lobel, 1981). La rupture mécanique est permise par la présence de plusieurs organes spécialisés. La denture peut être spatulée ou soudée en forme de bec dans ses formes les plus extrêmes d'adaptation (Ogden et Lobel, 1978). Certaines espèces possèdent également des dents pharyngiennes qui agissent comme des meules à broyer. Lorsque les espèces herbivores possèdent un estomac, ce dernier peut être soit élastique, soit très épais avec une importante musculature qui leur permet de broyer les parois pecto-cellulosiques des algues grâce à des sédiments ingérés (Ogden et Lobel, 1978). Le tube digestif et les taux d'assimilation des aliments sont généralement plus longs que ceux des autres poissons. La rupture chimique des parois cellulaires intervient grâce à la sécrétion d'acide qui entraîne un pH particulièrement faible dans le tube digestif des poissons herbivores (Lobel, 1981 ; Horn et Messer, 1992). Enfin, la production d'acides gras à chaînes courtes mesurée dans leur tube digestif a permis de mettre en évidence l'existence d'une flore microbienne gastro-intestinale capable de digérer les structures pecto-cellulosiques, comme cela avait été démontré pour les herbivores terrestres (Choat *et al.*, 2002 ; Mountfort *et al.*, 2002 ; Moran *et al.*, 2005 ; Clements *et al.*, 2009). Cependant, ces mécanismes de symbioses intestinales sont encore mal connus. Pour les animaux ectothermes tels que les poissons, ces adaptations physiologiques sont étroitement liées à la température ambiante qui favorise les mécanismes digestifs (Horn, 1989 ; Harmelin-Vivien, 2002 ; Floeter *et al.*, 2005). Par conséquent, ce paramètre pourrait représenter un facteur important de la distribution géographique des poissons herbivores (Tolentino-Pablico *et al.*, 2008).

La diversité et l'abondance des poissons herbivores est particulièrement importante dans la zone intertropicale (Bakus, 1966 ; Gaines et Lubchenco, 1982 ; Meekan et Choat, 1997 ; Harmelin-Vivien, 2002). Ainsi, parmi le nombre total d'espèces recensées au monde, 89 % des poissons herbivores se situent dans la zone tropicale (Tolentino-Pablico *et al.*, 2008). Dans ces basses latitudes, ils sont principalement inféodés aux récifs coralliens où ils dominent en termes d'abondance et de biomasse (Horn, 1989). Le deuxième habitat préférentiel des poissons herbivores en milieu tropical est l'herbier à Magnoliophytes marins¹. Dans ces écosystèmes côtiers, les cinq familles les plus représentatives de la guildes des poissons herbivores sont : les Blenniidae (196 espèces), les Scaridae (92 espèces), les Acanthuridae (49 espèces), les Pomacentridae (46 espèces) et les Kyphosidae (26 espèces) (Choat, 1991 ; Tolentino-Pablico *et al.*, 2008 ; Froese et Pauly, 2011). La diversité de ces poissons est étroitement liée à leur degré de spéciation, plus ou moins développé selon les régions du globe. Ainsi, les espèces herbivores sont particulièrement diversifiées dans la région Indo-Pacifique alors que leur diversité est plus réduite en région Caraïbe. À titre d'exemple, sur le nombre total d'espèces recensées précédemment, 15 espèces de Scaridae, 3 espèces d'Acanthuridae et 2 espèces de Kyphosidae seulement sont présentes dans la Caraïbe (McAffee et Morgan, 1996 ; Humann et Deloach, 2003).

La distribution et l'abondance des poissons herbivores ont été largement étudiées. Ils colonisent principalement les fonds jusqu'à 30 mètres et une diminution des effectifs est observée avec l'augmentation de la profondeur (Morrison, 1988 ; Kopp, 2007). La distribution bathymétrique des Scaridae est plus étendue que celle des Acanthuridae qui se cantonnent aux parties sommitales des récifs (Randall, 1963 ; Barlow, 1975 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Kopp, 2007). Une zonation similaire a été observée en Mer rouge (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981) et dans le Pacifique (Bradbury et Goeden, 1974 ; Jones et Chase, 1975 ; Bouchon-Navaro, 1983). La distribution spatiale est cependant complexe et peut être différente entre les espèces d'un même genre.

¹ Bien que les mots se terminant par « phyte » soient souvent accordés au féminin, ils sont pourtant de genre masculin (M. Verlaque, comm. pers). Dans ce travail, tous les mots se terminant par « phyte » seront accordés au masculin.

C'est le cas de *Stegastes planifrons* connu pour coloniser des fonds plus profonds que son homologue *Stegastes adustus* (Emery, 1973 ; Waldner et Robertson, 1980 ; Gutiérrez, 1998). Dans la présente étude, ces deux espèces ont également été observées à la même profondeur, lorsque leur distribution était contrainte par la topographie du site ou par la dégradation d'un habitat. Les poissons herbivores semblent être sensibles à la topographie des fonds et beaucoup d'espèces préfèrent s'installer sur des récifs à structure complexe (Risk, 1972 ; Luckhurst et Luckhurst, 1978 ; Hay, 1981a, 1981b ; Lewis et Wainwright, 1985). Cependant, certaines espèces herbivores se retrouvent également dans les herbiers à Magnoliophytes marins, offrant moins d'abris. D'autres hypothèses ont été avancées pour expliquer la distribution spatiale des herbivores, telles que la présence de prédateurs et la qualité des habitats incluant la disponibilité des ressources (Hay, 1981b ; Lewis, 1986 ; Bouchon-Navaro, 1997 ; Mumby *et al.*, 2006).

Les espèces herbivores ont surtout été étudiées pour leur impact direct sur les communautés algales. La pression de broutage exercée par les poissons, mais aussi par les Invertébrés benthiques, dont les oursins, favorise la régulation des communautés algales en les maintenant à un faible niveau de développement (Ogden et Lobel, 1978 ; Hatcher, 1983 ; Sammarco, 1983 ; Carpenter, 1986 ; Lewis, 1986 ; Kopp, 2007 ; Brugneaux, 2012). Cette régulation est indispensable à la croissance des communautés coralliennes qui sont en compétition pour l'espace et l'éclairement avec les populations algales (Miller et Hay, 1998 ; McCook *et al.*, 2001 ; Kuffner *et al.*, 2006). L'« herbivorie » apparaît ainsi comme le processus biologique majeur de la structuration des communautés récifales (Gaines et Lubchenco, 1982 ; Carpenter, 1986 ; Horn, 1989 ; Hay, 1991 ; Burkepile et Hay, 2006 ; Mumby *et al.*, 2006). Le phénomène de « coral-algal phase shift » est apparu au début des années 80 sur l'ensemble des récifs de la Caraïbe, entraînant le remplacement des communautés benthiques dominées par les coraux par d'autres dominées par des algues (Littler et Littler, 1984 ; Lapointe, 1989 ; Done, 1992 ; Hughes, 1994, Miller et Hay, 1998). Alors que les causes de ces changements sont largement débattues (réchauffement climatique global, pollutions organiques et chimiques, surpêche, ouragans), l'apparition de

ce phénomène coïncide également avec le déclin de l'oursin *Diadema antillarum* Philippi, par épizootie (Lessios *et al.*, 1984, 2005). L'oursin diadème a longtemps été considéré comme étant le principal acteur de la régulation algale dans la Caraïbe (Ogden et Lobel, 1978 ; Hatcher, 1983 ; Carpenter, 1986). Avec la persistance de son déclin (Kramer, 2003), le rôle des poissons herbivores est devenu à présent beaucoup plus important (Mumby *et al.*, 2006).

Au déclin de l'oursin diadème a succédé une rapide augmentation de l'abondance des macroalgues (Hay et Taylor, 1985 ; Carpenter, 1990 ; Robertson, 1991). Depuis, les macroalgues continuent de proliférer indiquant que le broutage des poissons ne permet pas de compenser la perte de l'oursin diadème (Carpenter, 1990 ; Robertson 1991 ; Kopp, 2007 ; Brugneaux, 2012).

En terme de biologie alimentaire, les poissons herbivores ont souvent été considérés comme un groupe relativement homogène (Hatcher, 1981 ; Steneck, 1988), bien que les différenciations entre « brouteurs » et « racleurs » aient été décrites auparavant (Hiatt et Strasburg, 1960 ; Jones, 1968a). Dans ce contexte, les poissons ont été l'objet de nombreuses interrogations concernant leur rôle écologique spécifique dans les récifs, avec la préoccupation majeure de répondre à la question : les poissons herbivores sont-ils tous équivalents en terme d'impact sur les communautés algales ? La classification des espèces en groupes fonctionnels, c'est-à-dire en groupes d'espèces exécutant les mêmes fonctions indépendamment de leurs affinités taxinomiques (Steneck et Dethier, 1994), a permis de répondre négativement (Bellwood et Choat, 1990 ; Purcell et Bellwood, 1993 ; Bellwood *et al.*, 2004). Trois groupes fonctionnels ont été décrits parmi les poissons herbivores (Bellwood et Choat, 1990 ; Bellwood *et al.*, 2004) en considérant des critères morphologiques (par exemple la forme de la denture) et comportementaux (basés par exemple sur des observations *in situ* par les comptages des bouchées ou « bites » en anglais). Les « racleurs » grattent le substrat pour en arracher les algues, pouvant ainsi entraîner une érosion de la topographie récifale (bioérodeurs) (Bellwood et Choat, 1990, Bellwood *et al.*, 2003). Les plus grands d'entre eux, munis de mâchoires puissantes sont parfois appelés « excavateurs ». Les racleurs mettent à nu la matrice corallienne, ce qui

peut faciliter le recrutement des larves de coraux (Harrington *et al.*, 2004). Il existe deux catégories de « brouteurs » : ceux qui prélèvent les espèces constitutives du gazon algal (ou « turf »), en ingérant avec elles une partie des sédiments piégés dans le feutrage algal et ceux, plus sélectifs, qui ne consomment que les algues. La place laissée vacante sur le substrat et l'ingestion de sédiment par les brouteurs pourraient également faciliter l'installation et le développement des jeunes coraux (Steneck, 1988 ; Bellwood et Choat, 1990 ; Hunte et Wittenberg, 1992). Parmi les Scaridae de la Caraïbe, *Sparisoma viride* et *Scarus vetula* sont considérés comme des excavateurs (Cardoso *et al.*, 2009). *Scarus taeniopterus* et *S. iseri* sont classés en tant que racleurs alors que *Sparisoma chrysopteron*, *S. rubripinne* et *S. aurofrenatum* sont des brouteurs (Cardoso *et al.*, 2009). Au sein de la famille des Acanthuridae, seul *Acanthurus coeruleus* est considéré comme un brouteur, *A. bahianus* et *A. chirurgus* sont classés parmi les racleurs (Ferreira et Goncalves, 2006). Enfin, d'après la définition précédente des trois groupes fonctionnels, les *Stegastes* (Pomacentridae) territoriaux peuvent être assimilés à des brouteurs.

Une approche plus fine du partitionnement des ressources entre les différentes espèces herbivores est permise par la description des niches trophiques. Cette approche a été motivée par le fait que certaines espèces appartenant au même groupe fonctionnel peuvent présenter des régimes alimentaires différents (Choat *et al.*, 2002 ; Mantyka et Bellwood, 2007 ; Hoey et Bellwood, 2009). À titre d'exemple, Bruggemann *et al.* (1994a, 1996) ont montré les différences de régimes alimentaires entre *Scarus vetula* et *Sparisoma viride*, alors que ces deux espèces appartiennent au même groupe fonctionnel. De la même manière, Burkepile et Hay (2011) ont étudié les similarités entre les régimes alimentaires des différentes espèces herbivores de la Caraïbe. Ils ont démontré que les regroupements d'espèces similaires, quant à leur alimentation, se font indépendamment du genre et du groupe fonctionnel.

La « niche écologique » d'une espèce est définie comme la somme des interactions (entre autres d'ordre trophique) qui lie cette espèce aux autres espèces de l'écosystème, ainsi qu'à son habitat (Elton, 1927 ; Hutchinson, 1957).

Hutchison (1978) fait une distinction intéressante entre l'axe qui se réfère à l'utilisation des ressources (c'est-à-dire la niche trophique) et l'axe qui se réfère à l'environnement dans lequel évolue une espèce (c'est-à-dire l'habitat). L'étude des niches trophiques revêt une importance considérable notamment pour évaluer les redondances et les complémentarités entre les espèces concernant leur alimentation (Burkepile et Hay, 2008, 2011). Une forte complémentarité alimentaire entre les espèces permet une régulation efficace des populations algales. Parallèlement, une faible redondance peut entraîner la perte de certaines fonctions écologiques, notamment lorsque les espèces considérées sont largement exploitées (Hughes, 1994 ; Jackson, 1997 ; Pauly *et al.*, 1998 ; Jackson *et al.*, 2001 ; Bellwood *et al.*, 2003 ; Pandoli *et al.*, 2003 ; Micheli et Halpern, 2005). L'étude des niches trophiques entre les espèces herbivores permet également de comprendre comment ces espèces coexistent dans un même récif. Selon les théories fondamentales de l'écologie, la coexistence des espèces ainsi que les faibles interactions compétitives observées entre elles (McAfee et Morgan, 1996) peuvent laisser supposer qu'elles occupent des niches différentes (Schoener, 1974).

Les niches trophiques se définissent généralement par une évaluation directe du régime alimentaire, soit par l'analyse du contenu du tractus digestif (Randall, 1967 ; Robertson, 1984 ; Ferreira et Gonçalves, 2006), soit par observation directe de l'alimentation sur le terrain comme le comptage des « bites » (McAfee et Morgan, 1996 ; Bruggemann *et al.*, 1994a ; Bonaldo *et al.*, 2006 ; Kopp, 2007, Kopp *et al.*, 2010a). Cependant, ces méthodes directes présentent des limites. Premièrement, l'identification des éléments ingérés est souvent difficile à déterminer *in situ*, et les proportions d'ingestion peuvent être sur- ou sous-estimées (Gannon, 1976 ; Hyslop, 1980). Deuxièmement, l'analyse du contenu du tractus digestif est un aperçu du régime alimentaire étudié sur des individus à un moment précis. Ce type d'analyse apporte en réalité des informations sur la composition du dernier repas ingéré. Enfin, l'analyse des contenus stomacaux et intestinaux ne prend pas en compte l'assimilation des aliments sur le long terme. Ces différentes limites sont écartées lorsque l'approche isotopique est abordée pour déterminer les niches trophiques

(Peterson et Fry, 1987 ; Bearhop *et al.*, 2004 ; Layman *et al.*, 2007 ; Newsome *et al.*, 2007). L'utilisation des isotopes stables (et plus particulièrement les isotopes du carbone et de l'azote) est basée sur l'hypothèse que les rapports entre isotopes lourds et isotopes légers ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) mesurés dans les tissus du consommateur sont étroitement liés à ceux mesurés dans les tissus des sources qu'il consomme (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Peterson et Fry, 1987 ; Michener et Schell, 1994). Ainsi, la signature isotopique du consommateur « intègre » les signatures de ces sources, avec un enrichissement relativement constant d'un niveau trophique à un autre. Des enrichissements, ou fractionnements isotopiques, de + 1 ‰ pour le carbone et de + 3,4 ‰ pour l'azote sont généralement utilisés pour tracer le cheminement de la matière organique au sein des chaînes trophiques (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Fry et Sherr, 1984 ; Minagawa et Wada, 1984). Les poissons herbivores qui possèdent des caractéristiques digestives différentes des autres guildes de poissons, présentent des fractionnements plus importants (Mill *et al.*, 2007 ; Wyatt *et al.*, 2010). La méthode isotopique permet d'identifier les sources assimilées par un consommateur sur une période plus ou moins longue, qui correspond au temps de renouvellement de ses tissus (Pinnegar et Polunin, 1999). Newsome *et al.* (2007) ont introduit le terme de « niche isotopique » pour englober l'ensemble des signatures isotopiques consommateur-sources, visualisable dans un diagramme ($\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$). Cette niche isotopique intègre à la fois une dimension relative à l'alimentation et une dimension relative à l'habitat puisque les signatures des sources varient en fonction du milieu. Ainsi, de nombreux travaux utilisent les mesures de la niche isotopique pour refléter la niche trophique, bien que ces concepts ne doivent pas être confondus (Jackson *et al.*, 2011 ; Layman *et al.*, 2011). Différents modèles de mélange ont été proposés pour calculer la contribution des sources dans le régime alimentaire des consommateurs, en considérant leurs signatures isotopiques, celles des sources et le facteur de fractionnement (Koch et Phillips, 2002 ; Phillips et Koch, 2002 ; Phillips et Greg, 2003 ; Phillips *et al.*, 2005 ; Parnell *et al.*, 2010). L'association entre les méthodes d'analyse directes (contenus du tractus digestif) et la méthode isotopique

représente ainsi une combinaison puissante pour qualifier avec précision la niche trophique d'une espèce.

Parallèlement, Choat et Clements (1998) ont souligné le fait que la composition des aliments sélectionnés par les herbivores reste peu abordée alors qu'elle revêt une importance majeure en écologie nutritionnelle. L'identification des sources ingérées et assimilées permet de décrire les niches trophiques, tandis que la composition nutritionnelle des sources permet de comprendre les choix alimentaires des consommateurs (Neighbors et Horn, 1991). Alors que de nombreux travaux se sont intéressés aux choix négatifs des macrophytes en raison de leurs propriétés répulsives (Lewis, 1985 ; Targett *et al.*, 1986 ; Padilla, 1989 ; Hay, 1991 ; Duffy et Paul, 1992 ; Hay, 1992 ; Targett et Arnold, 2001 ; Mantyka et Bellwood, 2007 ; Baumgartner *et al.*, 2009), peu d'études se sont intéressées à la valeur nutritionnelle des algues en général (Montgomery et Gerking, 1980 ; Dawes, 1986 ; Wahbeh, 1997) ou aux relations entre les valeurs nutritionnelles et les préférences alimentaires des poissons (Montgomery et Gerking, 1980 ; Cruz-Rivera et Hay, 2000). La qualité nutritionnelle des aliments s'évalue généralement en mesurant les concentrations en macronutriments (protéines, glucides, lipides). Une source riche en protéines, en glucides solubles et en lipides est considérée comme un réservoir d'énergie et possède une forte valeur nutritionnelle. A l'inverse, les sources riches en glucides insolubles sont peu digestes (cellulose, fibres) et sont qualifiées de sources à faible valeur nutritionnelle. Dans un environnement changeant où la composition benthique algale évolue, la relation entre les choix alimentaires et la qualité nutritionnelle des ressources représente une importance majeure.

L'objectif principal de cette étude est de déterminer les niches trophiques des espèces de poissons herbivores les plus abondantes en Guadeloupe, par l'étude des contenus digestifs et par une approche isotopique, afin de mieux comprendre leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers de cette île. L'analyse des niches va permettre 1) d'identifier les sources ingérées, 2) de calculer la contribution des sources au régime alimentaire de chaque espèce, 3) de comparer les niches trophiques entre les espèces et de regrouper

éventuellement les espèces de niche similaire, 4) de comprendre le choix des sources par la mesure de la qualité nutritionnelle de ces dernières. Lors de ces travaux, plusieurs types de comparaisons de niches ont pu être abordés : des comparaisons intra-genre (entre deux espèces de *Stegastes*), des comparaisons inter-genres (entre les espèces des genres *Sparisoma*, *Scarus* et *Acanthurus*), des comparaisons spatiales (entre deux sites pour les *Stegastes*) et temporelles (entre les individus *Scarus iseri* adultes et juvéniles).

Le premier chapitre décrit le milieu dans lequel s'inscrivent ces travaux. Les différentes études ont été menées dans des récifs coralliens et un herbier à Magnoliophytes marins de Guadeloupe. Ce chapitre décrit également les différentes espèces qui ont été étudiées tandis que le deuxième chapitre détaille les méthodes de prélèvements et d'analyses qui ont été employées.

Le troisième chapitre expose les résultats de l'analyse nutritionnelle réalisée sur les macrophytes. Les concentrations en macronutriments mesurées dans chacune des espèces prélevées ont permis d'exposer la diversité nutritionnelle de ces ressources et de cibler les facteurs qui influencent leur qualité.

Le quatrième chapitre présente l'étude menée sur deux espèces territoriales : *Stegastes planifrons* et *S. adustus* dans deux communautés récifales différentes. Les niches trophiques des deux espèces ont été détaillées et comparées entre les espèces et entre les sites.

Les niches trophiques de dix espèces de poissons herbivores, appartenant aux familles des Scaridae et des Acanthuridae sont décrites dans le cinquième chapitre. Ces espèces ont été étudiées sur un seul récif et les comparaisons de niches ont ainsi permis de comprendre leur coexistence au sein de ce site.

Le sixième chapitre rapporte les résultats obtenus pour les trois espèces de Scaridae vivant dans un herbier à Magnoliophytes marins, dont les individus ont été échantillonnés au stade juvénile. Les résultats comparent les niches de trois espèces et illustrent le partage des ressources dans cette zone de « nourrissage ».

Le septième chapitre de ce manuscrit consiste en une discussion des résultats obtenus et de ceux issus de la littérature. Enfin, une conclusion résume les avancées apportées par cette étude et expose les perspectives envisagées.

Chapitre 1 :

Le milieu et les espèces étudiés



I. Présentation générale de la Guadeloupe

A. Localisation

La Guadeloupe est un département français d'outre mer localisé dans la Caraïbe, entre 16°30 de latitude nord et 61°30 de longitude ouest. Bordée au nord par les îles d'Antigua et Barbuda, et au sud par l'île de la Dominique, la Guadeloupe fait partie intégrante de l'arc des Petites Antilles (Figure I.1).



Figure I.1 : Localisation de la Guadeloupe dans la région Caraïbe (carte Y. Bouchon-Navaro).

La Guadeloupe est un archipel constitué de deux îles principales : la Grande-Terre et la Basse-Terre, et de dépendances insulaires plus petites : l'archipel des Saintes, la Désirade, Marie-Galante et Petite Terre (Figure I.2). L'ensemble des terres couvre 1635 km², dont 1435 km² sans les dépendances. Bordées à l'est par l'océan Atlantique et à l'ouest par la mer des Caraïbes, les

deux îles principales sont caractérisées par des âges et des origines très différents.

La Grande-Terre, d'une superficie de 570 km², repose sur un plateau volcanique ancien recouvert d'une épaisse couche de dépôts calcaires résultant des formations coralliennes accumulées depuis 55 millions d'années. Le relief de la Grande-Terre est peu développé avec une altitude maximale de 120 mètres au lieu dit « Deshauteurs » (Pagney, 1966).

Séparée de la Grande-Terre par un étroit bras de mer appelé « Rivière Salée », la Basse-Terre (944 km²), entièrement volcanique, a émergé il y a « seulement » 5 millions d'années, forgeant de cette manière un paysage montagneux, escarpé, dominé par le sommet du volcan de la Soufrière à 1467 mètres (Pagney, 1966).

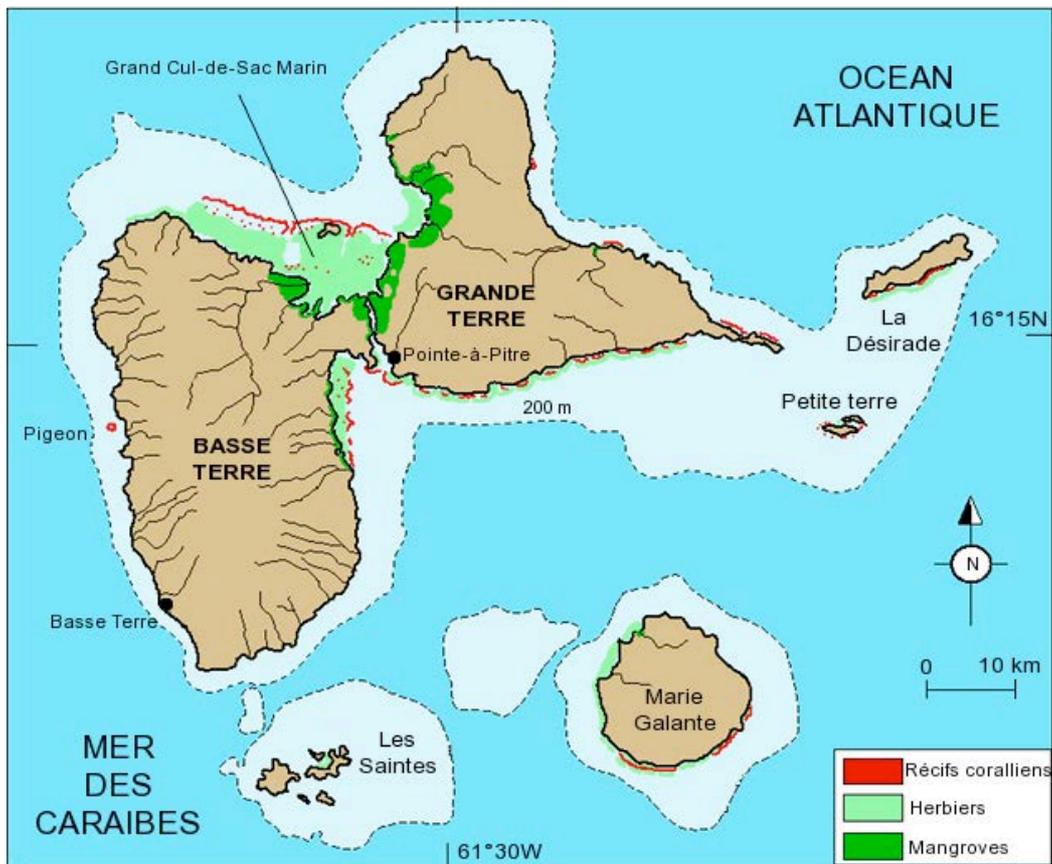


Figure I.2 : Carte de la Guadeloupe et localisation des récifs coralliens, des herbiers à Magnoliophytes marins et des mangroves (d'après Bouchon et Bouchon-Navaro, 1998).

La disposition des deux îles a permis le développement d'un lagon au nord, dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin, délimité par une barrière de corail (29 km de long), ainsi que l'installation de vastes herbiers à Magnoliophytes marins dans le lagon (Figure I.2). Les rivages de cette baie sont occupés par des mangroves qui couvrent environ 5 000 hectares¹ (Figure I.2).

B. Climat

La Guadeloupe est située dans la bande intertropicale qui sépare l'équateur du tropique du Cancer. Cette position lui confère un climat chaud et humide, de type tropical insulaire (Lasserre, 1961). Le climat de la Guadeloupe présente une régularité des températures atmosphériques qui varient peu au cours de l'année, avec une amplitude moyenne annuelle de 3 °C (Lasserre, 1961). Sous le régime des alizés, la Guadeloupe est balayée par des vents dominants de secteur est qui dérivent des cellules de haute pression de l'anticyclone des Açores (Chaperon *et al.*, 1983). On nomme ainsi « côte sous-le-vent » (CSV), la côte ouest de la Basse-Terre, située en bordure de la mer des Caraïbes, à l'abri des vents. Par opposition, on nomme « côte au-vent » (CAV), les côtes sud et est de la Grande-Terre, en bordure de l'océan Atlantique, fréquemment exposées aux vents. L'humidité de l'air qui résulte de l'arrivée continue de masses d'air d'origine océanique sur l'archipel, est élevée toute l'année, avec une moyenne annuelle à Pointe-à-Pitre de 81,2 %.

Contrairement à la température, aux vents et à l'humidité, la pluviométrie est variable. La pluviométrie de l'île présente tout d'abord une variabilité spatiale importante du fait des différences topographiques entre la Grande-Terre (1600 mm.an⁻¹) et la Basse-Terre (3000 mm.an⁻¹) (Hoepffner *et al.*, 1985 ; Bleuse et Mandar, 1993). Il existe également une variabilité temporelle de ces précipitations, qui permet de définir deux saisons principales.

La période de « carême » est définie comme la saison sèche, allant de décembre à mai, au cours de laquelle l'île reçoit le quart des précipitations

¹ www.guadeloupe-parcnational.fr

annuelles. Cette saison présente des températures moyennes inférieures à 25 °C et une humidité moyenne de l'air de 73,5 %. Les alizés y sont bien établis.

La période « d'hivernage » est définie comme la saison humide ou saison des pluies qui s'étend de juin à novembre. Durant cette saison, la pluviométrie est importante (supérieure à 120 mm par mois), la température moyenne de l'air est alors voisine de 30 °C tandis que l'humidité de l'air atteint 84,0 %. Les vents s'établissent au nord-est, l'alizé est irrégulier et des ondes et dépressions tropicales sont susceptibles d'apparaître durant cette saison, pouvant entraîner la formation d'ouragans.

C. Conditions hydrologiques

Les marées sont de type mixte semi-diurne, caractérisées par deux marées hautes et deux marées basses quotidiennes d'amplitudes inégales. L'onde de marée est orientée d'ouest en est et aborde la Guadeloupe par le sud. Le marnage maximal dans la baie de Pointe-à-Pitre est de l'ordre de 50 à 60 cm (Assor, 1988).

La houle est liée aux alizés qui soufflent des secteurs nord-est à est et plus rarement d'est à sud-est, ainsi qu'aux dépressions tropicales durant l'hivernage. La houle d'alizé est généralement comprise entre 1 m et 2,5 m avec une amplitude maximale pouvant atteindre 4 m. Celle générée par les ouragans peut atteindre 10 m de hauteur.

La température de l'eau est liée à la température atmosphérique et varie entre 25 °C en saison sèche et 29 °C en saison humide. Au cours de l'année 2005, la température des eaux marines de l'ensemble du bassin caribéen a dépassé 29 °C de mai à novembre (Bouchon *et al.*, 2008a). Cette année est considérée comme la plus chaude pour la région depuis l'ouverture des registres en 1880. Ces conditions exceptionnelles ont engendré un phénomène de blanchissement de 50 % des communautés coralliennes, entraînant une mortalité de 40 % de ces communautés un an plus tard (Bouchon *et al.*, 2008c).

D. Présentation des écosystèmes

Il existe une grande dissymétrie entre les reliefs des fonds marins côtiers à l'est et à l'ouest de l'île. Alors que le plateau insulaire est bien développé à l'est de la Grande-Terre et entre la Grande-Terre et le nord de la Basse-Terre, la profondeur du plateau augmente rapidement en façade Caraïbe, avec des fonds de 100 m de profondeur se trouvant à 1 km du rivage (Augris *et al.*, 2003).

Sur ces fonds marins, les herbiers à Magnoliophytes marins et les formations coralliennes représentent les écosystèmes marins les plus riches de la Guadeloupe en termes de productivité et de diversité (Figure I.3).

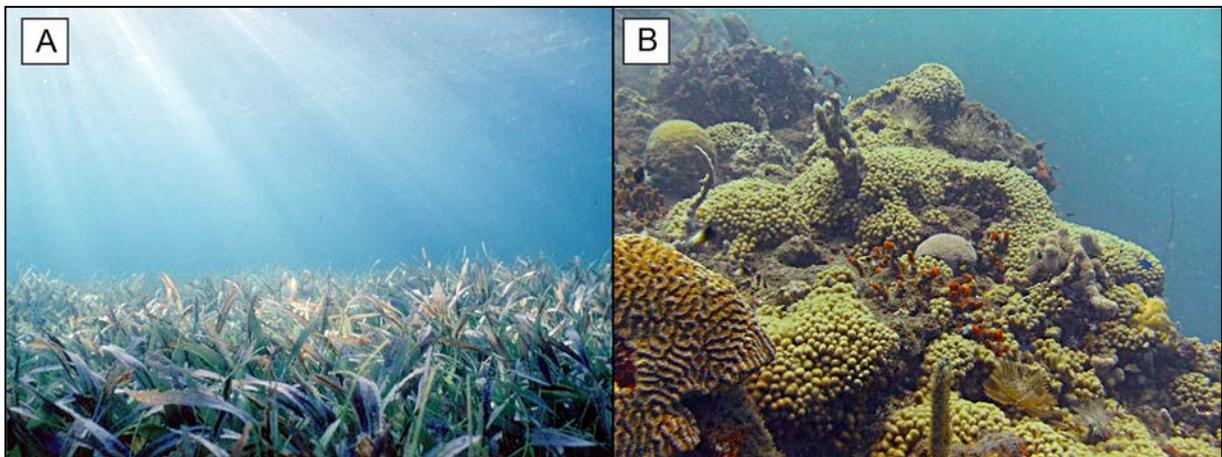


Figure I.3 : Illustrations A) d'un herbier à Magnoliophytes marins et B) d'un récif corallien (Photos : C. Bouchon à gauche et C. Dromard à droite).

Les herbiers à Magnoliophytes marins se développent généralement dans des zones sédimentaires de l'étage infralittoral et abritées de l'action des vagues. Les herbiers constituent un faciès des peuplements de fonds meubles. Certains sont connus pour abriter une importante diversité et abondance d'organismes, du fait de leur rôle de « nourricerie », de lieu de grossissement et d'abri pour de nombreuses espèces de poissons et d'Invertébrés benthiques. Ces herbiers sont constitués d'espèces pionnières capables de coloniser tout type de sédiments, comme l'espèce *Syringodium filiforme* (Kützing, 1860), ainsi que d'espèces climaciques formant des prairies sous-marines stables comme *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805). En Guadeloupe, les herbiers à Magnoliophytes marins sont principalement développés dans les baies des Petit

et Grand Cul-de-Sac Marin. Dans cette dernière baie, ils couvrent 5550 hectares dont 870 hectares à l'intérieur du parc National (Chauvaud *et al.*, 2001). Les deux espèces les plus abondantes, *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme* peuvent cohabiter et former des herbiers mixtes. *Thalassia testudinum* occupe les fonds sédimentaires situés entre la surface et 10 mètres de profondeur tandis que, en mer ouverte, *Syringodium filiforme* peut atteindre 30 mètres de profondeur, en formant des pelouses clairsemées (Bouchon, 1990).

Les récifs coralliens sont des formations vivantes complexes qui augmentent l'hétérogénéité de l'habitat, créant micro-habitats et refuges contre les prédateurs pour de nombreuses espèces végétales et animales. Les Scléactinaires, encore appelés « vrais coraux », sont constitués de colonies de polypes qui sécrètent un squelette calcaire externe, à l'origine de la formation des récifs coralliens. Bien que leur rôle et leur productivité soient indispensables au monde marin tropical, cet écosystème est menacé depuis plusieurs décennies par l'augmentation des pollutions organiques et chimiques, l'hyper sédimentation des côtes, la surpêche et d'autres causes physiques telles que l'augmentation de la température de l'eau et l'accroissement de la fréquence des ouragans (Bouchon *et al.*, 1991, 2004, 2008a, 2008b). Les récifs les plus développés en Guadeloupe se trouvent dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin. Une barrière récifale de 29 km de long enferme un lagon qui mesure 10 km dans sa plus grande largeur. Cette formation récifale n'est pas de construction récente, mais résulte d'un ancien récif corallien datant probablement du Pléistocène, qui a émergé durant la dernière glaciation. La recolonisation par les coraux de l'actuelle barrière récifale ne date que d'environ 10 000 ans (Bouchon et Laborel, 1990).

La côte sous-le-vent de la Guadeloupe ne possède pas de récifs coralliens au sens propre, mais des fonds coralliens non bio-construits qui s'étendent entre la surface et 45 m de profondeur. Les substrats durs y supportent néanmoins des communautés coralliennes bien développées et considérées comme les plus diversifiées de l'archipel. La côte méridionale de la Grande-Terre (de Pointe-à-Pitre à la Pointe des Châteaux) ainsi que la côte au-vent de la Basse-Terre, sont bordées d'une ligne discontinue de récifs frangeants plus ou moins développés.

II. Présentation des espèces étudiées

Les animaux considérés dans cette étude sont tous des Téléostéens. Cependant pour des raisons de clarté, ils seront nommés « poissons » dans ce manuscrit, malgré le fait que cette appellation n'ait plus aucune signification en terme de classification.

Les poissons herbivores représentent une guildes très importante en termes de diversité et quant à leur rôle écologique sur les récifs de la planète. Dans la Caraïbe, deux grandes familles de poissons herbivores dominent les récifs : les Acanthuridae et les Scaridae. Les deux espèces de Kyphosidae présentes sont également herbivores mais restent cependant peu abondantes. Enfin, il existe des familles qui comprennent des espèces herbivores de taille plus petite et de comportement territorial : il s'agit des Pomacentridae du genre *Stegastes* et des Blenniidae. Pour cette étude, trois familles ont été choisies : les Pomacentridae du genre *Stegastes*, les Acanthuridae et les Scaridae.

A. Les Pomacentridae

Dans la famille des Pomacentridae (famille des « demoiselles »), deux espèces territoriales appartenant au genre *Stegastes* ont été étudiées : *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) et *Stegastes adustus* (Troschel, 1865). Il s'agit des deux espèces de *Stegastes* les plus abondantes sur les récifs de Guadeloupe (Figure I.4). Les *Stegastes* ont la particularité d'entretenir et de maintenir leurs ressources à l'intérieur de leur territoire en éliminant les macrophytes non désirables et en cultivant de cette manière un gazon algal (Ceccarelli *et al.*, 2001). Ce territoire est ensuite agressivement défendu des autres espèces présentes sur le récif. Cette activité particulière leur a valu le nom de « jardiniers » (« farmer » en anglais). Leur alimentation est décrite comme étant herbivore généraliste, voire omnivore selon les espèces (Hiatt et Strasburg, 1960). Les *Stegastes* possèdent de petites dents qui leur permettent de brouter ou de déplacer les éléments gênants au sein de leur territoire (oursins, macrophytes) (Emery, 1973). Leur tube digestif est long et pourvu d'un estomac distinct (Figure II.5).

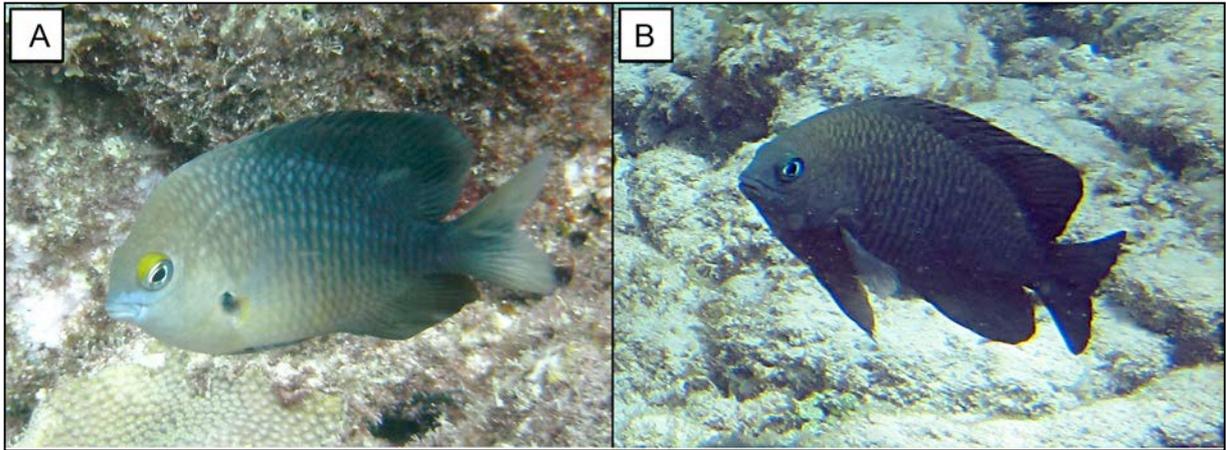


Figure I.4: A) *Stegastes planifrons* (Photo : L. Urvoix) ; B) *Stegastes adustus* (Photo : Y. Bouchon-Navaro).

B. Les Acanthuridae

Parmi la famille des Acanthuridae (famille des « poissons-chirurgiens »), trois espèces communes dans la Caraïbe ont été choisies, appartenant toutes au genre *Acanthurus* : *Acanthurus bahianus* (Castelnau, 1855), *Acanthurus coeruleus* (Bloch et Schneider, 1801) et *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787) (Figure I.5).

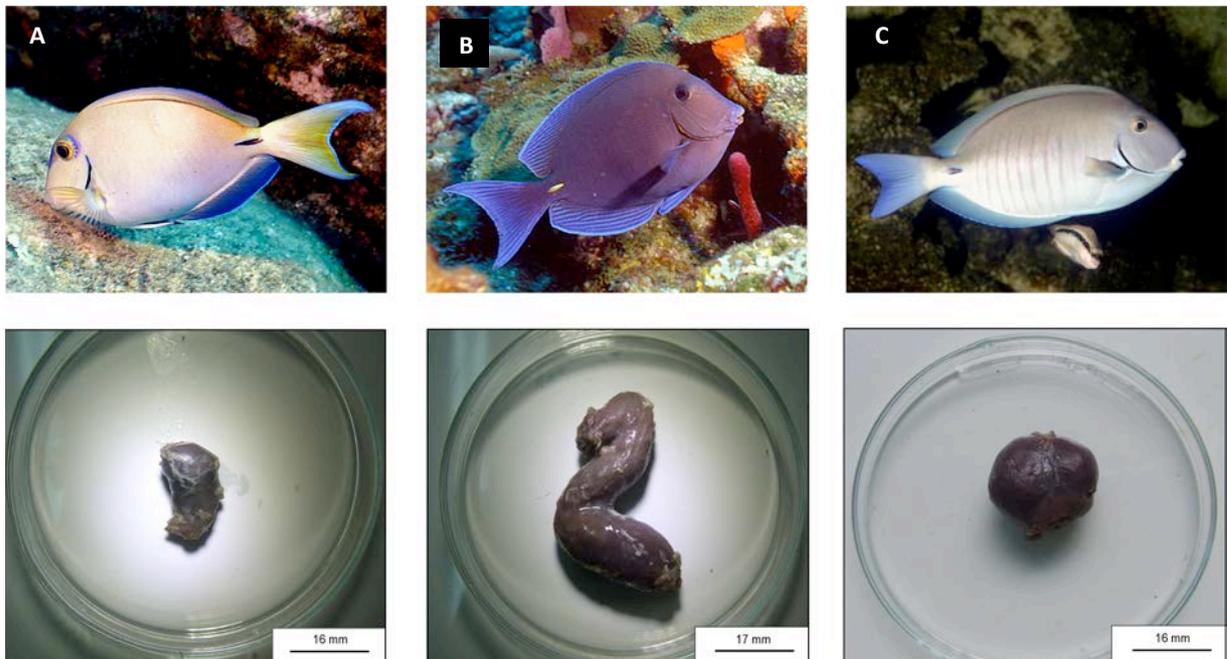


Figure I.5 : Famille des Acanthuridae. A) *Acanthurus bahianus*, B) *Acanthurus coeruleus*, C) *Acanthurus chirurgus*, et leur estomac respectif (Photos : C. Bouchon en haut et C. Dromard en bas).

Ces espèces sont strictement herbivores et broutent les algues grâce à leurs dents spatulées. Les Acanthuridae possèdent un long tube digestif caractéristique des poissons herbivores. *A. bahianus* et *A. chirurgus* ont des estomacs à paroi épaisse, ce qui leur permet une ingestion importante de matière inorganique (sédiment) indispensable au broyage des parois cellulaires des algues, tandis que *A. coeruleus* possède un estomac à paroi fine et ingère peu de matière inorganique (Ogden et Lobel, 1978 ; Ferreira et Gonçalves, 2006 ; Tilghman *et al.*, 2001).

C. Les Scaridae

Parmi la famille des Scaridae, communément appelée famille des « poissons-perroquets », neuf espèces appartenant à trois genres différents ont été choisies : *Scarus vetula* (Bloch et Schneider, 1801), *Scarus iseri* (Bloch, 1789), *Scarus taeniopterus* (Lesson, 1829), *Sparisoma aurofrenatum* (Valentiennes, 1829), *Sparisoma chrysopterus* (Bloch et Schneider, 1801), *Sparisoma rubripinne* (Valentiennes, 1840), *Sparisoma viride* (Bonnaterre, 1788), *Sparisoma radians* (Valentiennes, 1840) et *Cryptotomus roseus* (Cope, 1871), ces deux dernières espèces étant principalement inféodées aux herbiers (Figure I.6). Les Scaridae sont décrits comme des herbivores stricts qui passent 30 à 40 % de leur période active à manger (Bakus, 1967). Ils broutent généralement le gazon algal qui recouvre coraux morts et blocs rocheux. On peut distinguer deux groupes de brouteurs qui résultent des particularités de leur denture (Bellwood et Choat, 1990). Les « excavateurs » ont des mâchoires puissantes et creusent le substrat en laissant des traces distinctes. Les dents des deux mâchoires sont soudées en plaques osseuses (deux supérieures et deux inférieures). Les dents restent cependant toujours visibles sur les plaques qui prennent la forme de denticules aux bords coupants, ondulés voire finement découpés. Quand la bouche est close, la plaque inférieure dépasse la plaque supérieure (Figure I.6K). Les « racleurs » ont des mâchoires moins puissantes et laissent plus rarement des cicatrices sur le récif. Les dents des deux mâchoires se soudent en plaques osseuses lisses, semblables à un bec de perroquet aux bords coupants. Quand leur bouche est fermée, la plaque supérieure dépasse l'inférieure (Figure I.6L).

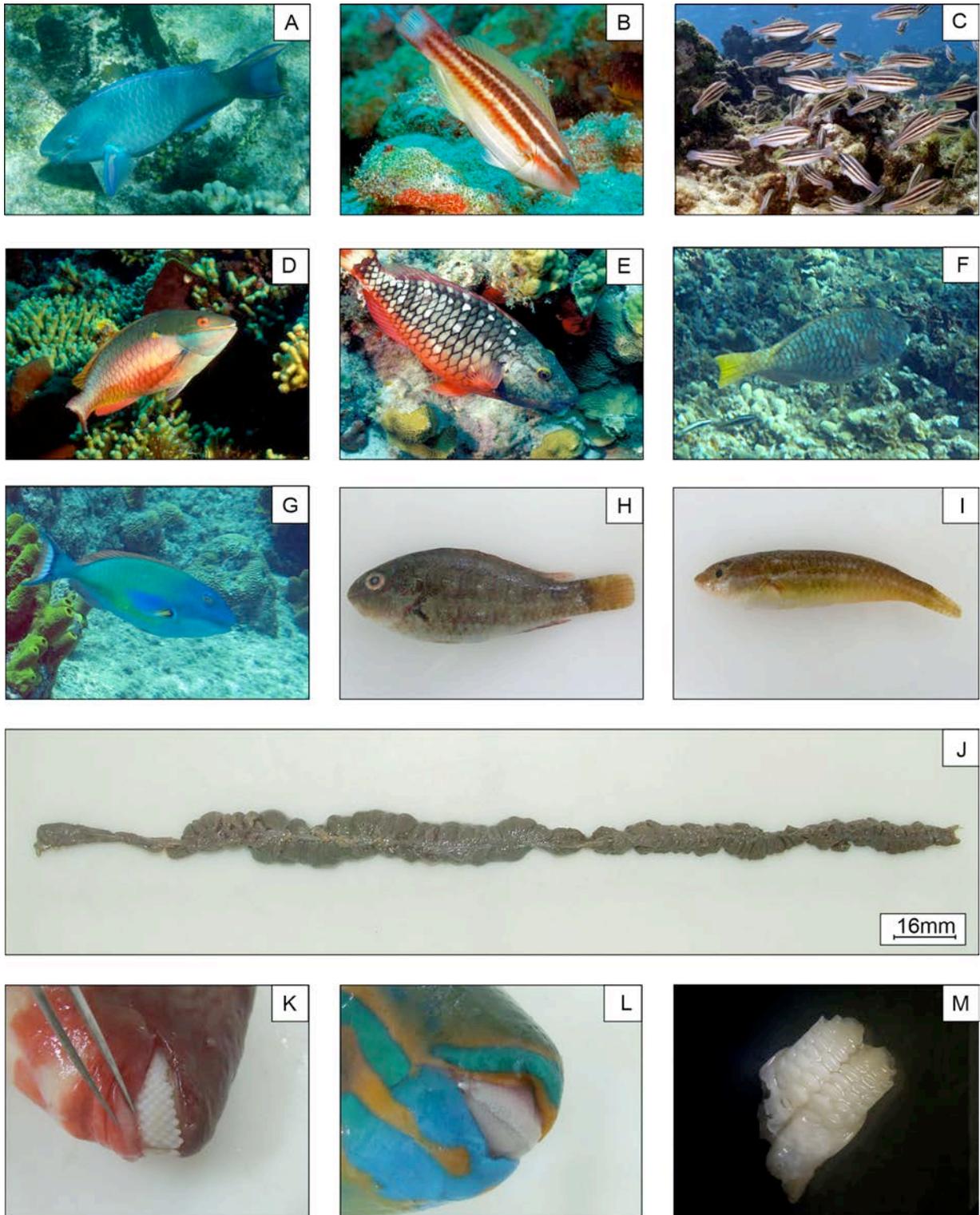


Figure I.6 : Famille des Scaridae : espèces étudiées et système digestif. A) *Scarus vetula*, B) *Scarus taeniopterus*, C) *Scarus iseri*, D) *Sparisoma aurofrenatum*, E) *Sparisoma viride*, F) *Sparisoma rubripine*, G) *Sparisoma chrysopterus*, H) *Sparisoma radians*, I) *Cryptotomus roseus*, J) Tube digestif de *Scarus iserti*, K) Denture de *Sparisoma sp*, L) Denture de *Scarus sp* et M) Dents pharyngiennes (Photos : C. Bouchon et C. Dromard).

Les Scaridae possèdent un long tube digestif dépourvu d'estomac (Figure I.6J). Le bol alimentaire, constitué de matière inorganique et de matière algale difficilement digestible, est broyé par deux séries de dents pharyngiennes (une supérieure et une inférieure) qui agissent comme des meules à broyer (Figure I.6M).

III. Présentation des sites d'étude

Au cours de cette étude, sept sites ont été choisis afin d'obtenir un échantillonnage de macrophytes autour de la Guadeloupe. Quatre sites supplémentaires ont été choisis pour l'étude des niches trophiques des poissons herbivores : les îlets Pigeon (S1), la passe à Colas (S2), la pointe à Léopard (S3) et les îlets de Carénage (S4) (Figure I.7).

A. Sites choisis pour la récolte des macrophytes

Une collecte, non exhaustive, de macrophytes a été réalisée tout autour de la Guadeloupe. Sept sites d'étude ainsi que les quatre sites supplémentaires consacrés à l'étude des niches trophiques des poissons (S1, S2, S3 et S4) ont été choisis afin de collecter les macroalgues les plus communes et les plus répandues de l'île (Figure I.7).

De ce fait, les sites choisis sont localisés sur les différentes côtes de l'île :

- quatre sites le long de la côte sous-le-vent : les îlets Pigeon (S1), la pointe à Léopard (S3), l'anse Caraïbe et l'anse à Thomas ;
- six sites dans le Grand Cul-de-Sac Marin : la passe à Colas (S2), les îlets de Carénage (S4), la pointe Lambis, l'embouchure de la Grande rivière à Goyave et un site proche de la barrière récifale ;
- un site sur la côte Atlantique : l'anse Salabouelle (Le Moule) ;
- et un site sur la côte sud de la Grande-Terre : la plage de Saint-Félix (Le Gosier).

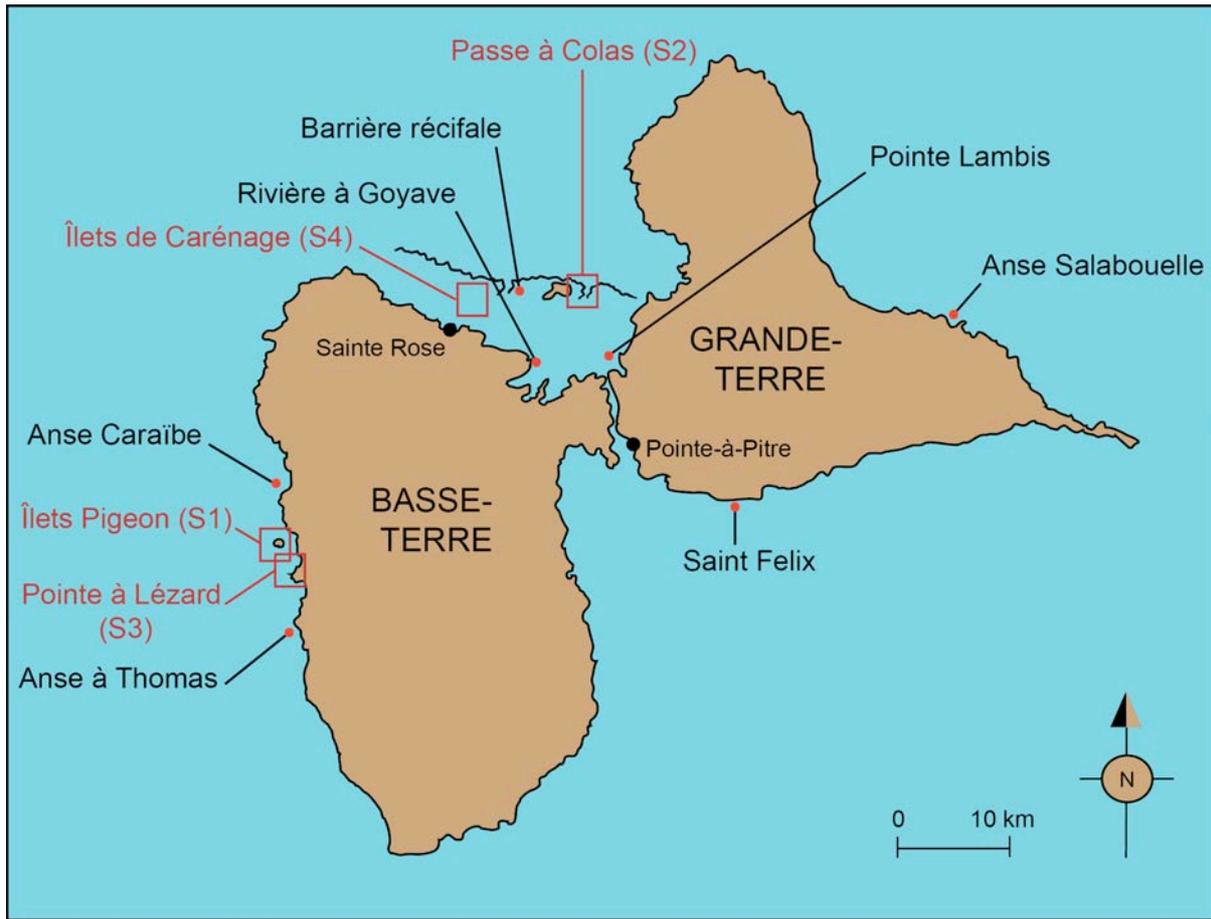


Figure I.7 : Localisation des sites choisis pour la récolte de macrophytes et pour l'étude des niches trophiques.

B. Sites d'étude des *Stegastes*

Deux sites récifaux, c'est-à-dire dominés par des formations coralliennes, ont été choisis pour l'étude des deux espèces territoriales appartenant au genre *Stegastes*. Ces deux sites ont été choisis pour leur localisation très différente : un site sur la côte sous-le-vent, aux niveaux des îlets Pigeon, noté S1, et un site localisé dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin, au niveau de la passe à Colas, noté S2.

Par ailleurs, ces deux sites ont été choisis parce que les deux espèces présentent des habitats différents d'un site à l'autre. Au niveau des îlets Pigeon, les deux espèces vivent à des profondeurs différentes, tandis que dans la passe à Colas, les deux espèces vivent à la même profondeur, côte à côte.

1. Les îlets Pigeon (S1)

Les îlets Pigeon sont situés sur la côte Caraïbe et appartiennent à la commune de Bouillante. Les îlets sont situés à 1 km de la côte environ et sont constitués de deux îlets (le Grand et le Petit îlet) séparés par un étroit canal (Figure I.8). Les îlets Pigeon, classés en ZNIEFF (Zone Naturelle d'Intérêt Floristique et Faunistique), font à présent partie intégrante du Parc National de la Guadeloupe et ont été décrétés en « cœur de parc » en 2009.

La station d'étude est située au niveau de la Pointe Barracuda, sur la face sud-ouest du Grand Îlet (N : 16°10,000' ; W : 61°47,507'). Le fond d'origine volcanique descend en pente raide depuis le littoral du Grand Îlet jusqu'à un fond sableux situé vers 45 m de profondeur. Les fonds rocheux sont recouverts par des communautés coralliennes non constructrices. La couverture corallienne est estimée aux environs de 30% (Bouchon *et al.*, 2008c).

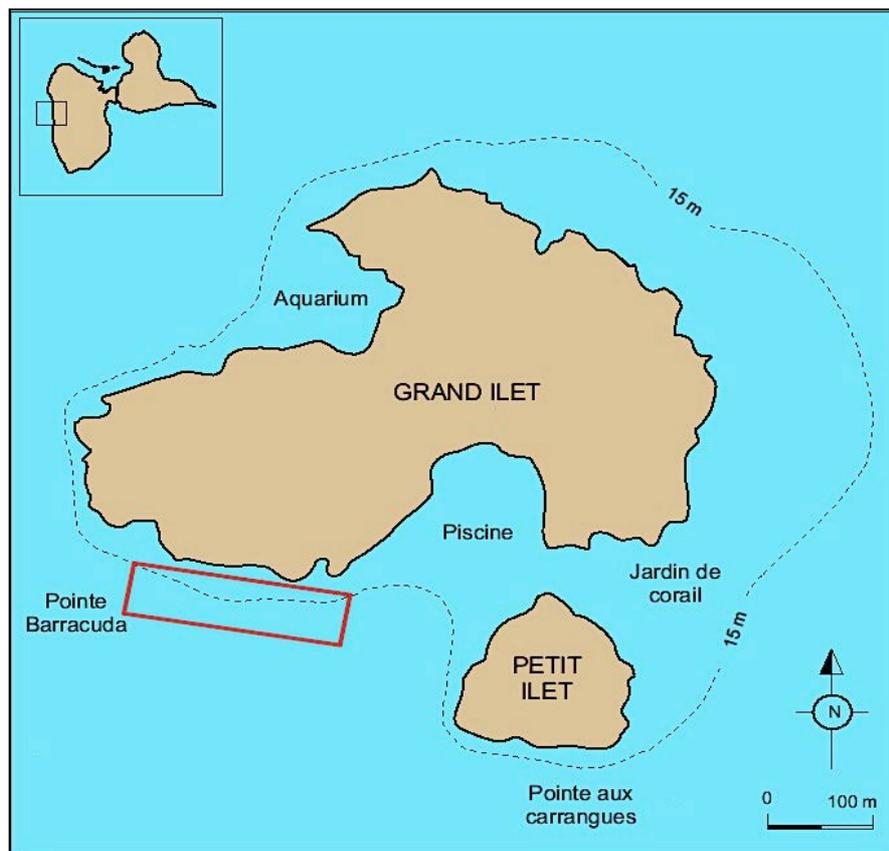


Figure I.8 : Localisation du site d'étude S1 (en rouge) au niveau des îlets Pigeon (d'après Y. Bouchon-Navaro, 1997).

Les territoires de *Stegastes planifrons* sont situés entre 15 et 20 m de profondeur tandis que les territoires de *S. adustus* sont cantonnés dans une bande moins profonde, entre 5 et 8 m de profondeur.

Le système de courants autour des îlets Pigeon, et plus largement en côte sous-le-vent, alterne, parallèlement à la côte, du sud ou du nord selon la direction des alizés. Les Îlets pigeon sont soumis aux influences terrigènes en provenance de la côte et de la ville de Bouillante.

2. La passe à Colas (S2)

Le deuxième site est situé dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin, le long de la barrière de corail. Il s'agit d'une passe, appelée passe à Colas, qui coupe transversalement la barrière de corail. Cette passe sinueuse est large au plus de 250 m et profonde de 35 m. Ses flancs sont formés de pentes rocheuses abruptes provenant de l'érosion de l'ancien récif pléistocène au cours des dernières glaciations (Bouchon et Laborel, 1990). La station d'étude est située sur la rive ouest de la passe, au sommet du tombant, entre 10 et 12 m de profondeur (Figure I.9) (N : 16°21,275' ; W : 61°34,165').

Les courants dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin sont caractérisés par une circulation générale sous la dépendance d'un courant généré par la Dérive Nord Equatorial provenant de la pointe de la Grande Vigie et qui longe l'extérieur de la barrière récifale. Des ramifications de ce courant pénètrent dans le lagon par les différentes passes, comme celle de la passe à Colas (Castaing *et al.*, 1984 ; Assor, 1988). Les vents dominants, de secteur est, génèrent des courants de surface portant à l'ouest dans le lagon qui sont évacués par la passe de la Grande Coulée (Assor, 1988). À marée montante, l'eau océanique gagne le lagon par les passes et par dessus la barrière à la faveur de la houle. Les eaux du lagon se déversent vers le large par les passes à marée descendante. De ce fait, lors du jusant, la passe à Colas est exposée à des influences anthropiques terrigènes (originaires des mangroves côtières, de la Rivière Salée et de la Grande rivière à Goyave (Bouchon et Bouchon-Navaro, 1998).

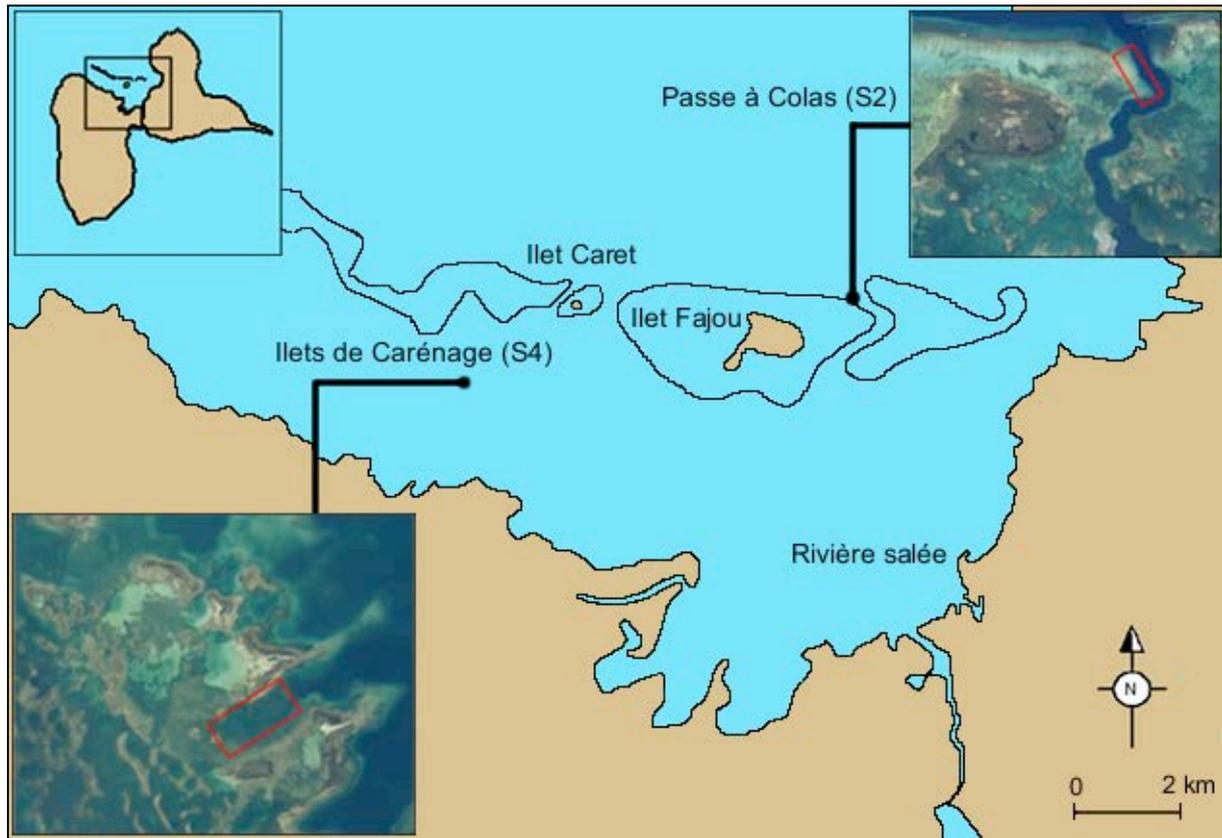


Figure I.9 : Carte du Grand Cul-de-Sac Marin et localisation des sites d'études : S2 (passe à Colas) et S4 (îlets de Carénage).

Les deux espèces étudiées, *Stegastes adustus* et *S. planifrons* sont des espèces territoriales, comme la plupart des espèces appartenant au genre *Stegastes*. Dès leur installation au sein de leur territoire, les *Stegastes* entretiennent leurs ressources et les protègent agressivement des autres espèces. Ainsi, au niveau de chacun des deux sites choisis pour l'étude de ces poissons (S1 et S2), les zones de prélèvements des sources alimentaires ont été limitées aux territoires des *Stegastes*.

C. Sites d'étude des Acanthuridae et des Scaridae

1. Sur un récif (S3)

Le choix du site pour l'étude des Scaridae et des Acanthuridae s'est orienté vers une crique peu fréquentée de la côte sous-le-vent, à la limite du Parc National. Ce site consiste en une large crique délimitée par deux pointes : la pointe à Sel au nord et la pointe à Lézard au sud (Figure I.10). Le site a été

nommé simplement pointe à Lézard (ou S3) dans cette étude (N : 16° 8,657' ; W : 61° 46,685'). La crique est peu profonde (environ 10 m) et délimitée au large par un tombant qui descend à 25 m de profondeur. Le fond rocheux est constitué de blocs volcaniques colonisés par des communautés coralliennes. Les prélèvements ont été menés dans l'enceinte de la crique afin d'éviter toute variabilité spatiale du matériel biologique.

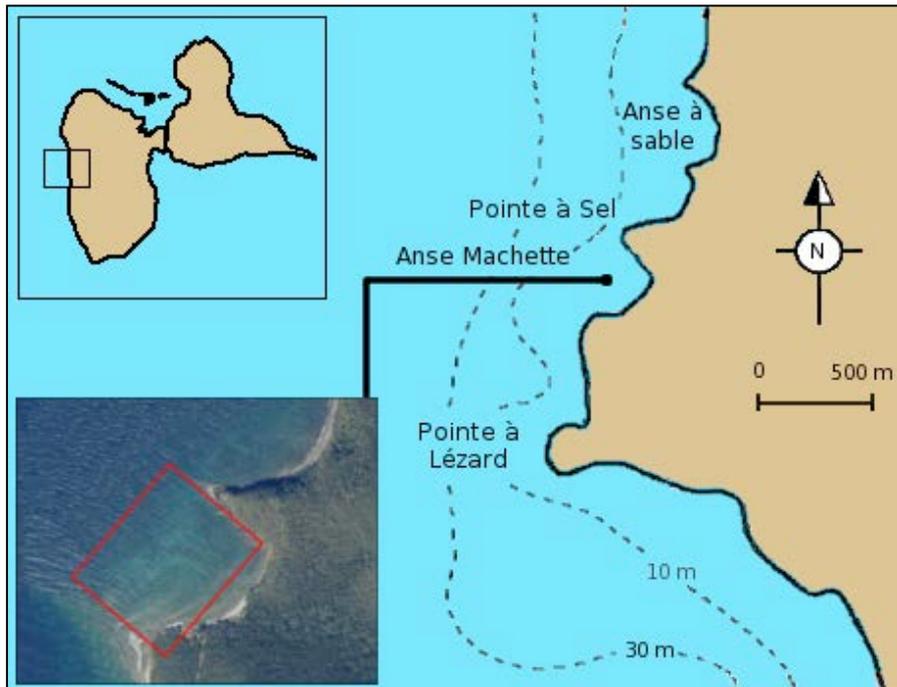


Figure I.10 : Localisation du site d'étude de la Pointe à Lézard (S3) (Carte C. Dromard).

2. Dans un herbier à Magnoliophytes marins (S4)

Trois espèces de poissons herbivores appartenant à la famille des Scaridae ont été étudiées dans un herbier à Magnoliophytes marins. Le site choisi est situé dans le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin, au niveau des îlets de Carénage (Figure I.9) (N : 16° 20,445' ; W : 61° 39,133'). Ces îlets sont situés à égale distance de la côte et de la barrière récifale (environ 2,5 km).

Le site choisi est situé entre les îlets de Carénage et l'îlet la Biche, sur un fond d'un mètre de profondeur. Le fond est constitué d'un herbier à Magnoliophytes marins dominé par l'espèce *Thalassia testudinum*, mêlée à quelques plants de *Syringodium filiforme*.

Chapitre 2 :

Matériel et méthodes



I. Calendrier des prélèvements et des analyses

Durant cette étude, trois campagnes de prélèvement ont été effectuées.

La première campagne a été axée sur la récolte d'échantillons des principales espèces de macrophytes, des récifs et des herbiers de la Guadeloupe. Onze sites ont été considérés (voir chapitre 1), tout autour de l'île afin d'obtenir un échantillonnage conséquent des espèces les plus représentatives. Cette campagne s'est étendue de septembre 2009 à juin 2010. Cette récolte de macrophytes a été effectuée dans le but d'évaluer leur valeur nutritionnelle respective (en mesurant leurs concentrations en protéines, glucides et lipides) et d'obtenir leur signatures isotopiques en azote et en carbone.

La deuxième campagne de prélèvement s'est intéressée aux poissons herbivores territoriaux, c'est-à-dire aux espèces du genre *Stegastes*. Cette campagne a été menée du 15 février au 23 avril 2010, au niveau des sites S1 (îlets Pigeon) et S2 (passe à Colas). Les échantillons prélevés durant cette période ont été analysés dans le but d'obtenir les signatures isotopiques de ces poissons ainsi que celles des composants biologiques de leur territoire. Une mission complémentaire en juillet 2010 a permis d'échantillonner ces mêmes espèces en vue des analyses de leurs contenus stomacaux.

Enfin, une troisième campagne a été organisée dans le but de prélever les poissons herbivores appartenant aux familles de Scaridae et d'Acanthuridae, ainsi que de collecter leurs sources potentielles de nourriture. Cette campagne a été menée de septembre à novembre 2010, au niveau des sites S3 (pointe à Lézard) et S4 (îlets de Carénage). Le choix de la saison de prélèvement a été motivé par l'abondance plus importante des espèces étudiées à cette période de l'année (Kopp, 2007 ; Bouchon-Navaro, 1997). Les échantillons récoltés ont été utilisés à la fois pour l'étude des contenus du tractus digestif, pour l'analyse isotopique des consommateurs, ainsi que pour celle des sources potentielles présentes sur les sites étudiés.

La préparation des échantillons pour les analyses isotopiques ainsi que les

dosages biochimiques se sont déroulés lors de deux missions à la Station Marine d'Endoume (Institut Méditerranéen d'Océanologie) : de janvier à mars 2011 et durant le mois de juillet 2011.

II. Délimitation des sites d'étude

A. Les territoires de *Stegastes*

La plupart des espèces appartenant au genre *Stegastes* sont des espèces territoriales. L'ensemble des prélèvements nécessaires à l'étude de leur niche trophique s'est donc effectué dans l'enceinte même de ces territoires, au niveau des sites S1 et S2.

La taille des territoires dépend de l'espèce considérée mais aussi de la taille des individus qui le défendent (Letourneur, 2000). Les individus étudiés avaient approximativement la même taille (taille à maturité). Cependant, une estimation individuelle des tailles de territoire a été réalisée sur le terrain. Il existe différentes méthodes pour estimer la taille des territoires : l'observation directe, la mesure directe ou l'estimation expérimentale.

Les méthodes d'observation directes consistent à estimer la taille du territoire uniquement en observant les mouvements de l'individu, tout en essayant d'interférer le moins possible dans son comportement. Pour cela, il est préconisé d'observer le poisson en étant stabilisé à une distance de 2 à 3 m. Les mouvements continuels du poisson ainsi que ses réactions face aux poissons voisins sont scrupuleusement observés pendant 20 minutes afin de définir les limites de son territoire (Norman et Jones, 1984).

Les méthodes de mesures directes s'appliquent à l'aide de clous colorés (Crosby et Reese, 1996) ou de cordes colorées lestées (Ferreira *et al.*, 1998). Ces supports visuels permettent, entre autre, une meilleure appréciation du territoire du fait de la possibilité de le cartographier. Chaque clou ou morceau de corde est déposé sur le fond à l'endroit où le poisson marque un changement de direction autour de son territoire. Lorsque l'ensemble des supports a été déposé, les limites du territoire peuvent être mesurées en suivant les contours colorés.

Enfin, les méthodes expérimentales prévoient l'introduction d'un individu étranger, enfermé dans une bouteille percée transparente, au sein du territoire. Les signes d'agressivité sont observés au fur et à mesure que l'intrus est approché volontairement du centre du territoire (Jan et *al.*, 2003 ; Myrberg et Thresher, 1974). Cette méthode a l'avantage d'être très précise mais reste cependant lourde à mettre en œuvre.

Les deux premières méthodes ont été utilisées dans le cadre de cette étude. Chaque territoire a été observé durant 10 à 15 minutes, tout en disposant, au fur et à mesure des déplacements du poisson, des plombs attachés à un ruban coloré, aux limites estimées du territoire (Figure II.1).

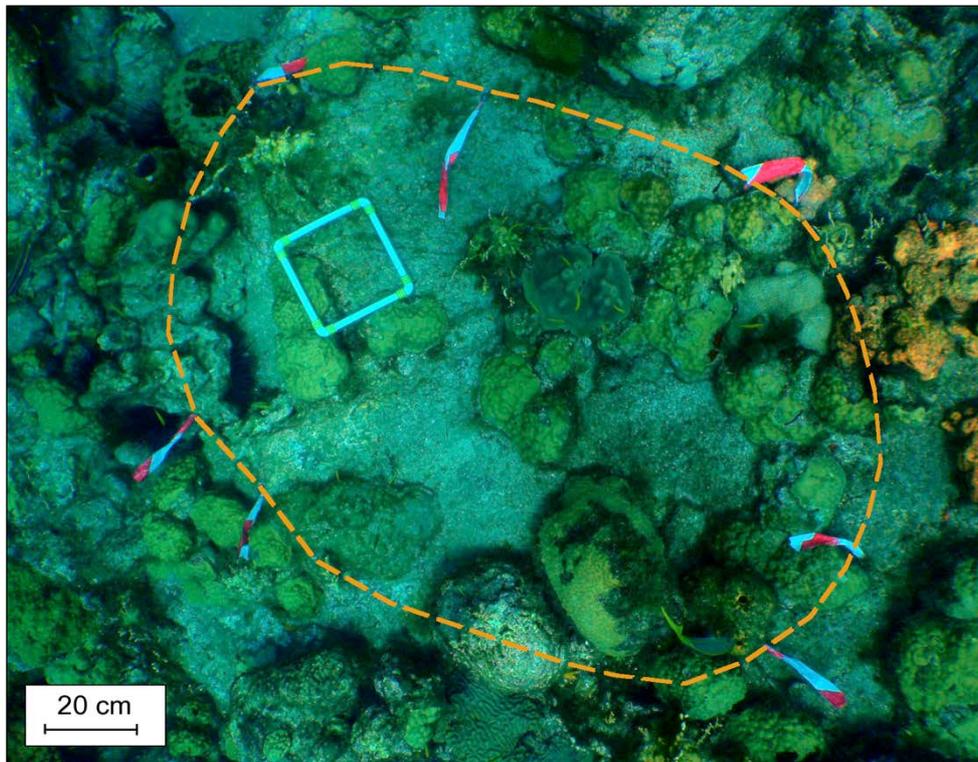


Figure II.1 : Photographie d'un territoire de *Stegastes adustus* et méthode de délimitation du territoire (Photo : M. Louis).

Les limites ont été définies comme la position où l'individu fait demi-tour et arrête sa course lors de la chasse d'un intrus hors de son territoire. Un quadrat de 20 x 20 cm a ensuite été déposé au centre du territoire ainsi délimité afin d'avoir un repère de taille. Enfin, le territoire a été photographié (Figure II.1), ce qui a permis la mesure de la superficie du territoire (en m²), par traitement d'image grâce au logiciel GIMP (version 2.6.11). La méthode originale, décrite par

Odum et Kuenzler (1955), était destinée à cartographier les mouvements d'oiseaux afin de relier les points les plus excentrés entre eux et d'en tirer une estimation de la surface territoriale maximale. Cette méthode a été adaptée au milieu marin par Norman et Jones (1984).

B. Les autres sites d'étude

Les autres espèces étudiées (appartenant aux familles des Acanthuridae et des Scaridae) ne sont pas clairement définies comme territoriales mais comme résidentes d'une zone plus ou moins grande du récif selon l'espèce (Kopp, 2007). L'ensemble des prélèvements nécessaires à l'étude de leur niche trophique a été mené sur des sites d'environ 1 km² (S3 et S4).

III. Les échantillons : description et méthodes de prélèvement

A. La matière organique particulaire (MOP)

Dans les écosystèmes marins, la matière organique particulaire (MOP) résulte d'un mélange de matières d'origines différentes (végétaux supérieurs, bactéries, phytoplancton, micro-zooplancton, algues), mortes ou vivantes, en suspension dans l'eau. Ce compartiment biologique a été pris en considération car il est situé à la base des réseaux trophiques et constitue un relais entre les divers producteurs primaires et les consommateurs primaires. L'exploitation de cette MOP par les consommateurs primaires influence le fonctionnement des écosystèmes en conditionnant leur transfert au sein des réseaux trophiques (Martineau *et al.*, 2004 ; David *et al.*, 2006).

Au niveau de chacun des sites étudiés (S1, S2, S3 et S4), 40 litres d'eau de mer ont été prélevés en surface à l'aide de bidons et ont ensuite été pré-filtrés sur un tamis (de maille 250 µm) afin d'écarter les plus grosses particules. Les échantillons d'eau de mer ont été conservés à l'abri de la lumière et traités le jour même selon la méthode de Aminot et Chaussepied (1983).

Au laboratoire, six filtres Whatman GF/F de maille 0,7 µm ont été utilisés pour filtrer chacun des échantillons. Ces filtres ont été préalablement calcinés

sur une feuille d'aluminium (1h dans un four à 500 °C), rincés avec de l'eau distillée, séchés à l'étuve puis pesés, afin d'obtenir le poids du filtre vierge (P_0). La MOP a été récupérée par filtration de l'eau de mer à travers ces filtres Whatman. Avant chaque filtration, les bidons d'eau de mer ont été agités de façon à remettre la matière en suspension dans l'eau échantillonnée. Sur la rampe de filtration, chacun des filtres a été traversé par un volume d'eau de mer, noté V , allant de 5 à 6,5 l. Une fois les filtrations terminées, les filtres ont été séchés à l'étuve puis pesés, afin d'obtenir le poids sec des filtres chargés en MOP (P_1). A la suite de cette manipulation, il a été possible de déduire la quantité de matière en suspension (MES) au niveau de chaque site étudié :

$$P_{MES} = (P_1 - P_0) / V$$

où P_{MES} est la quantité de matière en suspension mesurée en $mg.l^{-1}$; P_1 et P_0 , la masse des filtres en mg et V , le volume d'eau filtré en litres.

B. Le zooplancton

Le zooplancton regroupe la partie « animale » du plancton, organismes unicellulaires et pluricellulaires, dont les tailles varient de 0,2 μm à plusieurs centimètres. Ces animaux flottent et dérivent en pleine eau. Le zooplancton occupe une position clé dans les réseaux trophiques car il représente, avec le phytoplancton, un des premiers maillons des chaînes alimentaires. En Guadeloupe, les communautés zooplanctoniques ont été décrites dans le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin par Avois-Jacquet (2002).

Un échantillon de zooplancton a été prélevé au niveau des sites S1 et S2, c'est-à-dire au niveau des sites d'étude des *Stegastes*. Ce compartiment n'a pas été échantillonné sur le site d'herbier (S4). Sur le site S3, les poissons étudiés (Scaridae et Acanthuridae) ne sont pas connus pour puiser dans cette ressource alimentaire. Il n'a donc pas été échantillonné sur le site 3.

Le zooplancton a été collecté à l'aide d'un filet à plancton de maille de 500 μm tracté derrière une embarcation à environ 2 nœuds, jusqu'à obtention de l'équivalent d'une cuillère à café de matière fraîche. Les échantillons de

zooplancton ont été conservés dans de la glace et traités le jour même.

Au laboratoire, les échantillons de zooplancton ont été étalés dans une boîte de Pétri et triés sous une loupe binoculaire. Les particules détritiques et débris végétaux ont été enlevés. Dans la boîte de Pétri, 10 points d'observation ont été choisis aléatoirement, pour déterminer la proportion relative de chaque grand groupe phylogénétique représenté (Copépodes, Appendiculaires, larves d'Invertébrés, œufs de poissons, etc). Les échantillons ont ensuite été séchés à l'étuve dans un pilulier en verre puis conservés au sec dans des tubes hermétiquement fermés.

C. Le biofilm

La couche superficielle, que nous avons appelée « biofilm » dans cette étude, est constituée de plusieurs compartiments biologiques : le microphytobenthos, les bactéries, les petits Invertébrés benthiques mais aussi les matières détritiques telles que les fécès et les débris végétaux (Crossman *et al.*, 2001). Malgré le peu d'études sur la nature et la dynamique de ce compartiment, il est considéré depuis plusieurs années comme une ressource importante pour les poissons herbivores (Wilson et Bellwood, 1997 ; Crossman *et al.*, 2001 ; Wilson, 2002). Du fait de l'activité biologique qui s'opère au sein de ce compartiment et sur le récif (accumulation des déjections des organismes diurnes), le biofilm est particulièrement bien développé en fin de journée.

Au niveau de chaque site, cinq réplicats de biofilm ont été récoltés en fin d'après-midi. Le premier centimètre du sédiment a été récupéré à l'aide d'une écope rattachée à une poche en plastique. Les poches en plastique ont ensuite été fermées, conservées au froid et traitées le jour même.

Au laboratoire, les poches en plastiques ont été vidées de leur contenu dans des récipients en verre. Le contenu a ensuite été remué à l'aide d'une spatule durant quelques minutes. L'agitation dans le récipient en verre a permis une sédimentation rapide des grosses particules au fond du récipient (soit les particules de sédiments), et parallèlement une sédimentation plus lente des fines

particules qui se sont ainsi déposées à la surface du sédiment. La partie fine superficielle a été récupérée à l'aide d'une pipette puis observée sous la loupe binoculaire. Les débris végétaux et les petits Invertébrés observables ont été retirés de l'échantillon. Les échantillons ont ensuite été séchés à l'étuve et conservés au sec dans des tubes hermétiques.

D. Les macroalgues et les « détritits » associés

Les macroalgues ont été définies comme des algues de grande taille à un stade adulte (Steneck et Dethier, 1994). Ces macroalgues représentent un groupe très important en terme de richesse spécifique. Lors de cette étude, il n'a pas été possible d'effectuer une collection exhaustive des macroalgues, du fait de leur diversité (565 espèces caraïbes selon Littler et Littler, 2000). Cependant, les espèces les plus répandues ont été prélevées autour de la Guadeloupe. De même, les principales espèces de macroalgues présentes sur les sites étudiés (S1 à S4) ont été récoltées.

Dans chacun des sites, le même mode de prélèvement a été adopté : les espèces de macroalgues présentes ont été récoltées à la main, stockées dans des poches en plastique, conservées dans de la glace et conditionnées le jour même.

Au laboratoire, les macroalgues récoltées ont été triées soit par espèce, soit par genre lorsque l'espèce était difficilement identifiable. Ces algues ont été rincées et frottées dans des bacs de tri afin d'en détacher les « détritits » déposés. Ces fines particules de détritits, qui se sont déposées sur les macroalgues dans leur milieu naturel, sont principalement issues des fécès produits par les animaux necto-benthiques. Ces particules de détritits d'origine fécale ont été conservées comme étant un compartiment biologique supplémentaire à étudier, du fait de leur importance dans l'alimentation des herbivores (Robertson, 1982 ; Wilson et Bellwood, 1997 ; Wilson, 2002 ; Crossman *et al.*, 2001). Les macroalgues et les détritits associés ont été séchés à l'étuve, puis conservés au sec dans des tubes hermétiques.

E. Le gazon algal et les Invertébrés associés

Le gazon algal ou « turf » est défini comme un assemblage multi-spécifique de Cyanobactéries, d'algues de petite taille (diatomées) et de macrophytes à un stade juvénile (Hay, 1981c). Cette pelouse algale est entretenue par le broutage effectué par les espèces herbivores (Invertébrés benthiques, poissons et oursins), qui maintiennent ainsi les macrophytes au stade de « gazon ».

Le gazon est aussi entretenu par les espèces du genre *Stegastes* qui éliminent les macrophytes non appétants au sein de leur territoire. La tonte régulière de ces macrophytes permet le développement d'une pelouse algale, constituée d'algues maintenues à un stade juvénile et défendue par les *Stegastes* des autres espèces herbivores. Ce gazon existe également sur les substrats libres (hors territoires) tels que les coraux morts ou les roches, régulièrement broutés par les autres herbivores (Scaridae, Acanthuridae et Invertébrés benthiques).

Au niveau de chacun des sites S1 et S2, dix échantillons de gazon algal ont été prélevés dans les territoires des *Stegastes*, soit cinq échantillons de gazon par espèce et par site. Au niveau du site S3, cinq répliqués de gazon ont été prélevés aléatoirement le long du récif. Le gazon n'a pas été échantillonné sur le site S4 (herbier), puisque l'absence de substrat dur n'a pas permis son développement. Le gazon a été récupéré à l'aide d'un aspirateur sous-marin, « suceuse », constitué d'un tube en PVC relié à un filet de maille 500 μm . Une arrivée d'air, fournie par une bouteille d'air comprimé, est fixée au début du tube en PVC, générant ainsi une aspiration ascendante dans le tube (Figure II.2). L'extrémité de la « suceuse » est placée à faible distance du fond puis le gazon est décroché du substrat en grattant à l'aide d'une petite cuillère sur une surface d'environ 15 cm^2 .

Au laboratoire, chaque échantillon de gazon a été soigneusement rincé et observé sous une loupe binoculaire. Les gros fragments de macrophytes et les particules de sédiment ont été éliminés de l'échantillon. Les petits Invertébrés (Copépodes, Amphipodes, Polychètes, Mollusques), résidant dans ce compartiment, ont été isolés afin de constituer un compartiment biologique supplémentaire à étudier. Après identification et comptage, les Invertébrés d'un

même échantillon ont été regroupés, car la faible quantité récoltée ne permettait pas la séparation de ces animaux par phylum pour les analyses isotopiques. Les échantillons de gazon et d’Invertébrés benthiques ont ensuite été séchés à l’étuve et conservés au sec.

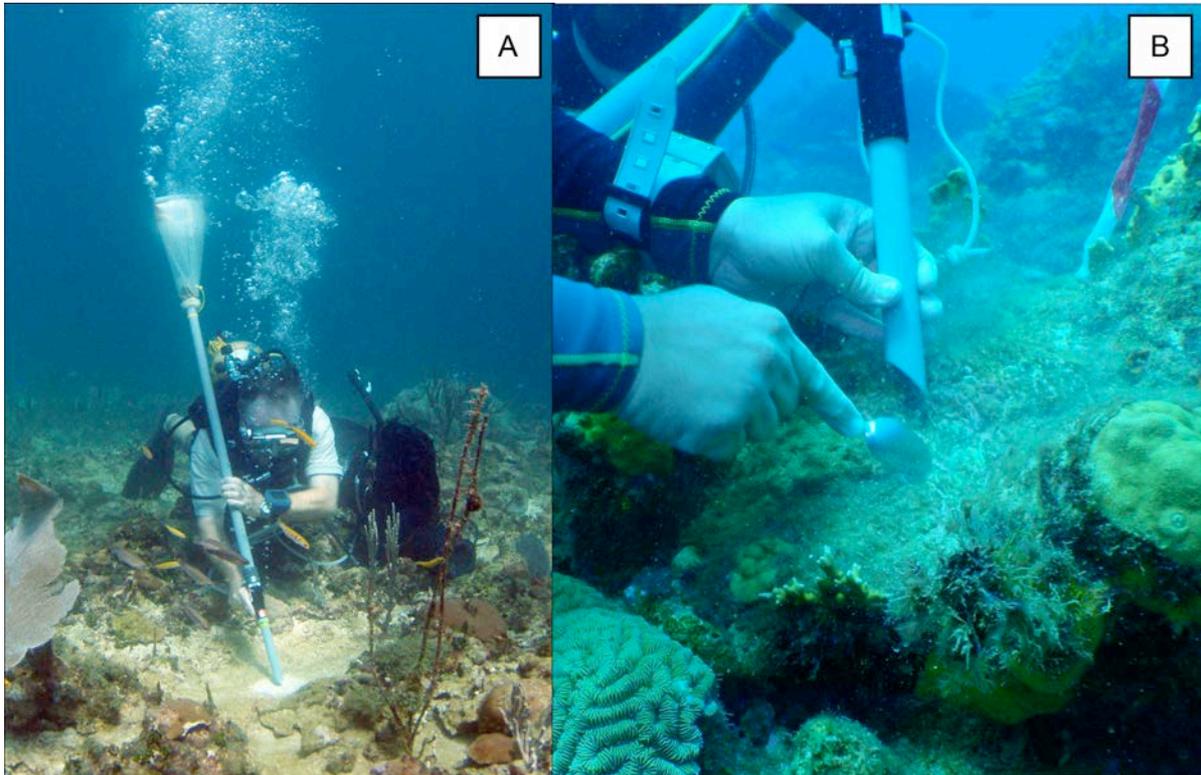


Figure II.2 : A) Illustration de la « suceuse » (Photo : Y. Bouchon-Navaro) ; B) Méthode de prélèvement du gazon (Photo : M. Louis).

F. Les Magnoliophytes marins

Les Magnoliophytes marins, anciennement appelés « Phanérogames marines », sont des Angiospermes, ou plantes à fleurs et à fruits, colonisant le milieu marin. Ces plantes se développent sur des fonds sédimentaires, créant ainsi des « herbiers à Magnoliophytes marins ». En Guadeloupe, ces herbiers sont essentiellement constitués de deux espèces : *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*.

Les deux espèces de Magnoliophytes marins ont été échantillonnées sur le site d’herbier (site S4). Aléatoirement sur le site, cinq échantillons de chaque espèce ont été prélevés. Dix autres échantillons ont été ajoutés pour *Thalassia*

testudinum : soit cinq échantillons de feuilles portant des organismes épiphytes et cinq échantillons de feuilles mortes (sans épiphytes) prises dans la litière. Chaque échantillon a été placé dans une poche en plastique et conservé dans de la glace jusqu'au retour au laboratoire, où les feuilles ont été triées, lavées, séchées et conditionnées.

G. Les coraux

Les coraux représentent les organismes bio-constructeurs des récifs. Ils fournissent un habitat à de nombreuses espèces et participent ainsi à l'élaboration d'un des écosystèmes les plus riches en biodiversité et en production primaire au monde. De nombreuses études ont rapporté que les Scaridae se nourrissent partiellement de coraux vivants (Hiatt et Strasburg, 1960 ; Frydl, 1979 ; Mumby, 2009) et leurs auteurs s'interrogent sur les relations d'ordre trophique existant entre cette famille de poissons et les communautés coralliennes (Rotjan et Lewis, 2005, 2006, 2008 ; Mumby, 2009 ; Pratchett *et al.*, 2001 ; Roff *et al.*, 2011).

Des échantillons de coraux vivants ont été prélevés au niveau du site S3. De manière aléatoire, cinq morceaux de corail vivant, appartenant à l'espèce *Montastraea annularis*, ont été prélevés. Cette espèce a été choisie du fait de son abondance élevée sur le site et également par le fait qu'elle serait particulièrement sujette à la prédation par les Scaridae (Rotjan et Lewis, 2006). Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un burin et d'un marteau. Les cinq fragments ont été stockés dans des poches hermétiques, conservés dans de la glace et traités le même jour.

Au laboratoire, les fragments de coraux ont été grattés à l'aide d'un couteau afin d'extraire la chair de leur squelette calcaire. Le mucus et les tissus récoltés ont ensuite été séchés à l'étuve et conservés à l'abri de l'humidité.

H. Les poissons

Les deux espèces de *Stegastes* choisies, *Stegastes planifrons* et *Stegastes adustus*, sont abondantes sur les récifs de Guadeloupe et leur comportement

défensif à l'égard de leur territoire les rend peu farouches. Cependant, le prélèvement s'est avéré difficile du fait de leur petite taille, puisque le contenu digestif et le muscle dorsal devaient être préservés pour les analyses. Les individus ont été prélevés avec une flèche en inox de 3 mm de diamètre et d'une longueur de 1 mètre, propulsée à l'aide d'un élastique (Figure II.3). Cette technique a permis de viser aisément la tête de l'animal et de conserver intacts les organes destinés aux analyses.



Figure II.3 : Méthode de prélèvement des individus appartenant au genre *Stegastes* (Photo : C. Bouchon).

Au niveau de chaque site, cinq *Stegastes planifrons* et cinq *S. adustus* ont été échantillonnés dans leur territoire respectif. Lors d'une deuxième campagne de prélèvement, dix individus supplémentaires de chaque espèce ont été prélevés afin de compléter la collection d'individus en vue des analyses de contenus stomacaux. La régularité de leur régime alimentaire, démontrée par Cleveland et Montgomery (2003) et Ferreira *et al.* (1998), en partie liée à leur territorialité, permet d'exclure une variation temporelle importante des sources ingérées. Les individus ont été conservés dans la glace jusqu'au laboratoire.

À la pointe à Lézard (S3), trois espèces d'Acanthuridae et sept espèces de Scaridae, ont été échantillonnées (Voir Chapitre 1). Il s'agit des espèces les plus

courantes et les plus abondantes en Guadeloupe. Dix individus de chaque espèce ont été prélevés en plongée libre à l'aide d'un fusil sous-marin. Les individus ont immédiatement été conservés dans de la glace dans une glacière, flottant en surface. Ce système a permis de préserver les contenus digestifs en stoppant les réactions enzymatiques en cours.

Dans le site d'herbier, trois espèces de Scaridae ont été étudiées. Parmi ces espèces, tous les individus ont été collectés au stade juvénile. Les poissons ont été prélevés à l'aide d'une senne (Figure II.4). Le filet a été déroulé pour former un cercle. Les deux extrémités ont ensuite été rapprochées l'une de l'autre afin de fermer le piège. Le contenu de la senne a été trié sur place, les individus des espèces recherchées ont été immédiatement placés dans de la glace, tandis que les autres poissons ont été relâchés. Cette opération a été répétée jusqu'à l'obtention de 10 individus par espèce de poisson recherchée.



Figure II.4 : Méthode de pêche à la senne (Photos : C. Bouchon).

Au laboratoire, les individus ont été pesés et mesurés, puis disséqués. L'ensemble du tube digestif a été prélevé et conservé dans un pilulier contenant une solution de formaldéhyde diluée à 10 %. Un morceau de muscle dorsal a été découpé, à l'aide de pinces et d'un scalpel préalablement nettoyé à l'acide chlorhydrique (10 %). Cette partie du poisson présente l'avantage d'avoir moins de variations isotopiques que le reste du corps (Pinnegar et Polunin, 1999). Le morceau de muscle a ensuite été séché à l'étuve et conservé dans un tube hermétique.

IV. Dosages biochimiques

Les analyses biochimiques ont été menées sur différents compartiments biologiques collectés : les macrophytes, le gazon, les Invertébrés, le biofilm et les détritits collectés dans les territoires de *Stegastes*. Lors de ces analyses, les concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et glucides insolubles ont été déterminées. Les teneurs en matière inorganique (cendres) ont également été mesurées. Ces données apportent des informations sur la qualité nutritionnelle des éléments étudiés.

A. Préparation des échantillons

Trois à cinq réplicats de chaque échantillon ont été utilisés afin d'obtenir une concentration moyenne en protéines, lipides et glucides. Les échantillons utilisés pour ces analyses ont tous été séchés à l'étuve, congelés à -20 °C, lyophilisés, broyés à l'aide d'un mortier puis conservés dans des tubes hermétiques à l'abri de l'humidité.

B. Dosage des protéines

Les concentrations en protéines ont été déterminées par une adaptation de la méthode de Lowry *et al.* (1951). Pour les échantillons de macrophytes et de détritits, 2 mg de matière sèche ont été pesés dans un tube en verre, à l'aide d'une balance précise au centième de milligramme. Pour les échantillons de biofilm, 10 mg de matière sèche ont été nécessaires.

Une solution A est préalablement préparée. Cette solution est obtenue en mélangeant 100 ml de carbonate de sodium anhydre à 2 % dans une solution de soude à 0,1 N ; 1 ml de sulfate de cuivre à 0,5 % et 1 ml de tartrate de sodium ou de potassium à 1 %. Dans chacun des tubes en verre, 5 ml de la solution A et 1 ml d'eau distillée sont ajoutés à l'échantillon. Cette préparation est ensuite gardée à l'abri de la lumière durant 45 minutes, afin de permettre la création d'un complexe entre le cuivre et les liaisons peptidiques des protéines. Avant d'être homogénéisé avec un agitateur « vortex », 0,5 ml de Réactif de Folin est ajouté dans chaque tube. Une coloration bleue est produite lors de la réduction du

réactif de Folin par le complexe cuivre-liaisons peptidiques. La solution est déposée dans une cuve à spectromètre de 1 cm de large à l'aide d'une pipette. La coloration dégagée absorbe les ondes lumineuses émises à 700 nm. La valeur de densité optique (DO) de chaque échantillon, obtenue par le biais d'un spectromètre, est ensuite rapportée à celles obtenues par une gamme étalon réalisée avec de l'albumine bovine. La concentration en protéines de chaque échantillon est alors calculée par la formule suivante :

$$[\text{Pro}] = (\text{DO} - b) / (a \times Q)$$

où [Pro] est la concentration en protéines en mg.g⁻¹, DO est la densité optique mesurée à 700 nm, a et b sont les coefficients de la droite étalon et Q est la quantité de matière sèche analysée (en g).

C. Dosages des lipides

Les lipides ont été extraits et dosés selon la méthode de Bligh et Dyer (1959), légèrement modifiée par Mayzaud et Martin (1975). L'extraction est basée sur le caractère hydrophobe des lipides et se déroule en deux étapes. Dans un premier temps, l'échantillon est disposé dans un tube en verre et mélangé à 1,2 ml d'eau distillée, 1,5 ml de chloroforme et 3 ml de méthanol. Le tube est agité au « vortex », placé 15 minutes au réfrigérateur (à 5 °C) puis centrifugé. Le surnageant est retiré et placé dans un nouveau tube. On ajoute à ce surnageant 1,5 ml d'eau distillée et 1,5 ml de méthanol. Le tube est agité et centrifugé. A la suite de ces manipulations, deux phases se distinguent dans le tube, la phase supérieure est éliminée et le tube est ensuite placé à l'étuve (50 °C) jusqu'à évaporation complète de la solution. Afin de préparer l'échantillon au dosage, le culot séché est oxydé avec 2 ml d'acide sulfurique concentré et maintenu à une température de 200 °C dans un « bain sec » durant 15 minutes. Après refroidissement du tube dans un bac d'eau froide et l'ajout de 3 ml d'eau distillée, le contenu du tube est homogénéisé à l'aide d'un « vortex ». La solution est placée dans une cuve de 1 cm de large et analysée au spectromètre, réglé sur une longueur d'onde de 360 nm. La gamme étalon avec laquelle les concentrations en lipides sont déterminées est réalisée grâce à des solutions d'acide tripalmitique.

La concentration en lipides contenue dans l'échantillon est calculée par la formule suivante :

$$[\text{Lip}] = (\text{DO} - b) / (a \times Q)$$

où [Lip] est la concentration en lipides en mg.g^{-1} , DO est la densité optique mesurée à 360 nm, a et b sont les coefficients de la droite étalon et Q est la quantité de matière sèche analysée (en g).

D. Dosage des glucides

Le dosage des glucides suit la méthode de Dubois *et al.* (1956). Chaque échantillon est pesé avec une balance précise au centième de milligramme, déposé dans un tube en verre puis mélangé à 5 ml d'eau distillée. Afin de séparer la fraction soluble de l'insoluble, les tubes sont chauffés dans un bain-marie à 100 °C durant 20 minutes. On prélève 1 ml de la solution pour le dosage des glucides solubles (Gls), le reste de la solution est retiré du tube à l'aide d'une pipette afin de favoriser l'évaporation et la récupération du culot pour le dosage des glucides insolubles (Gli). Les tubes contenant le culot sont mis à l'étuve à 50°C jusqu'à évaporation complète de la solution.

Pour les glucides solubles, la solution prélevée (soit 1 ml) est mélangée à 1 ml de phénol et 5 ml d'acide sulfurique. Une fois leur contenu homogénéisé au « vortex », les tubes sont placés à l'obscurité durant 2 h afin de favoriser la stabilisation de la coloration. La solution est versée dans une cuve pour spectrométrie de 5 cm de large et le dosage s'effectue à une longueur d'onde de 490 nm. Une gamme étalon est préalablement réalisée grâce à une solution de glucose diluée suivant un gradient de concentration. Les mesures obtenues permettent alors le calcul de la concentration en glucides solubles présente dans l'échantillon, grâce à la formule suivante:

$$[\text{Gls}] = (D (\text{DO} - b) / (\text{TO} \times a \times Q)$$

où [Gls] est la concentration en glucides solubles en mg.g^{-1} , D est le facteur de dilution (soit 5), DO est la densité optique mesurée à 490 nm, a et b sont les

coefficients de la droite étalon, TO est le trajet optique à travers la cuve (5 cm) et Q est la quantité de matière sèche analysée (en g).

Pour les glucides insolubles, le culot est mis en suspension dans 1 ml d'eau distillée. Le protocole est ensuite similaire à celui des glucides solubles : la solution est mélangée à 1 ml de phénol et 5 ml d'acide sulfurique, avant d'être homogénéisée. Après un repos de 2 h à l'obscurité, la solution est dosée au spectromètre dans une cuve de 0,2 cm de large. Les concentrations en glucides insolubles contenues dans l'échantillon sont calculées de la façon suivante :

$$[\text{Gli}] = (\text{DO} - b) / (\text{TO} \times a \times \text{Q})$$

où [Gli] est la concentration en glucides insolubles en mg.g^{-1} , DO est la densité optique mesurée à 490 nm, a et b sont les coefficients de la droite étalon, TO est le trajet optique à travers la cuve (0,2 cm) et Q est la quantité de matière sèche analysée (en g).

E. Teneur en cendres

La teneur en cendres (ou la proportion de matière inorganique) contenue dans les sources a été mesurée selon la méthode de Montgomery et Gerking (1980). Pour chaque échantillon, une coupelle en aluminium vide est pesée (P_0) à l'aide d'une balance précise au centième de milligramme. Dans cette coupelle, 0,5 g de matière sèche est ajoutée. La coupelle et son contenu sont placés dans un four à moufle à 500 °C durant 5h. Après refroidissement, le poids de la coupelle est relevé en mg (P_1). La teneur en cendres de chaque échantillon est ensuite calculée par la formule suivant :

$$[\text{Cendres}] = (P_1 - P_0) \times 2$$

où [Cendres] est la teneur en cendres en mg.g^{-1} .

La proportion de cendres contenues dans tous les échantillons est importante. Ainsi, pour faciliter la lecture des graphiques et des résultats, les concentrations de protéines, lipides, glucides solubles et insolubles ont été exprimées en pourcentages de matière organique sèche analysée, comme proposé

par Wilson et Bellwood (1997). Les concentrations présentées dans les chapitres suivants ne représentent donc pas les concentrations absolues en macronutriments contenus dans les sources. Il s'agit de concentrations relatives mesurées dans la matière organique des échantillons.

V. Analyses des contenus stomacaux et intestinaux

L'analyse des contenus digestifs (stomacaux et (ou) intestinaux) est une méthode fréquemment utilisée pour déterminer l'alimentation des poissons. Cette approche a longtemps été préconisée pour déterminer le régime alimentaire d'une espèce avec l'utilisation de quatre méthodes principales : la fréquence par occurrence, le nombre relatif, le poids relatif et le volume des « proies » issues des contenus du tractus digestif (Hynes, 1950 ; Hyslop, 1980 ; Bowen, 1983). Tandis que ces méthodes sont facilement applicables pour certaines espèces (telles que les espèces appartenant au genre *Stegastes*), elles sont beaucoup plus difficiles à utiliser pour d'autres espèces, notamment celles appartenant aux familles des Scaridae et des Acanthuridae.

Les espèces de poissons herbivores appartenant à la famille des Scaridae ne possèdent pas d'estomac. En revanche, ils possèdent des dents pharyngiennes puissantes qui broient les aliments dès leur ingestion (Figure I.6). Ce mécanisme facilite la dégradation et la digestion de la cellulose, molécule constitutive des cellules algales. De ce fait, les constituants du broyat présent dans le tube digestif sont difficilement identifiables.

Les espèces de poissons appartenant à la famille des Acanthuridae possèdent un estomac et ne possèdent pas de dents pharyngiennes. Lors de l'ingestion, certains « broutent » uniquement les algues et d'autres ingèrent également le sédiment piégé dans le gazon algal. Ces derniers Acanthuridae (excepté *A. coeruleus* qui n'ingère que des algues) possèdent un estomac aux parois épaisses et musculeuses qui jouent un rôle de gésier (Figure I.6). Les aliments sont rapidement dissociés par les mécanismes de trituration. Ces deux modes d'alimentation apportent une difficulté à l'observation directe du bol alimentaire, car les contenus digestifs sont réduits en fines particules

difficilement identifiables. Par conséquent, deux méthodes ont été utilisées pour estimer l'alimentation des différentes espèces de poissons herbivores étudiés.

A. Méthode des poids secs

La méthode des poids secs a été utilisée pour les espèces *Stegastes planifrons* et *S. adustus*, dont les contenus stomacaux présentaient des proies identifiables. L'analyse a porté sur dix individus de chaque espèce et sur chaque site. Sur l'ensemble du tube digestif, seul l'estomac a été ouvert (Figure II.5A). Le premier et le dernier tiers du tube digestif ont simplement été observés pour identifier les éléments digérés ou non par l'individu.



Figure II.5 : Méthode d'analyse des contenus stomacaux pour les espèces du genre *Stegastes*. A) Tube digestif (Est : estomac), B) Observation du contenu stomacal à la loupe binoculaire, C) Séparation des catégories alimentaires et D) Séchage des coupelles à l'étuve (Photos : C. Dromard).

Pour chaque individu, le contenu stomacal est étalé dans une boîte de Pétri et placé sous une loupe binoculaire (Figure II.5B). Les différentes catégories alimentaires présentes sont séparées et rangées dans des coupelles en aluminium pré-pesées (P_0): les Invertébrés, les macrophytes, le gazon algal et les sédiments (Figure II.5C). Les coupelles sont ensuite disposées dans une étuve réglée à

50 °C, durant 48 h (Figure II.5D).

Après cette phase de séchage, les coupelles sont pesées (P_1). Le poids des coupelles vides est soustrait au poids des coupelles après leur passage à l'étuve ($P_0 - P_1$), de façon à obtenir le poids sec de chaque catégorie alimentaire. Les poids secs de chaque catégorie alimentaire par estomac ont été rapportés à la masse totale, afin d'obtenir le pourcentage en poids sec de chaque catégorie.

B. Méthode des points-intercepts

Cette méthode a été proposée par Jones (1968b) pour quantifier le contenu intestinal des poissons herbivores. Cette méthode est particulièrement adaptée pour les espèces dont le contenu intestinal est difficilement différenciable tels que les individus de la famille des Scaridae. Ainsi, dans cette étude, dix individus par espèce ont été analysés. L'ensemble du tube digestif de certains individus s'est avéré être trop volumineux pour être étudié dans son ensemble. De même, le bol alimentaire observé dans la partie terminale de l'intestin a montré une digestion avancée du contenu. Ainsi, seul le premier tiers du tube digestif a été étudié.

Pour chaque individu, le contenu intestinal est étalé dans une boîte de Pétri, recouvert d'une lame en verre puis placé sous une loupe binoculaire (au grossissement $\times 10$). Dix vues du contenu intestinal ont été choisies aléatoirement et photographiées. Les photographies ont été traitées par voie informatique à l'aide du logiciel GIMP (version 2.6.11). Une grille a été superposée sur chaque cliché, de façon à obtenir 100 points-intercepts par image (Figure II.6). De cette façon, 1 000 points ont été observés par individu, soit 10 000 par espèce étudiée. Lors de l'observation des images, la nature de chaque élément du bol alimentaire présent au niveau du point-intercept a été notée. Les principaux éléments alimentaires identifiés sont : les macrophytes filamenteux, les macrophytes de type foliacé, les macrophytes calcifiés, les Invertébrés benthiques, le sédiment et la matière organique non identifiée. L'ensemble des points observés a permis de calculer le pourcentage moyen de chaque catégorie alimentaire par espèce.



Figure II.6 : Méthode des points-intercepts : photographie du contenu intestinal avec une grille superposée (Photo : C. Dromard).

VI. Analyses isotopiques

A. Principe et théorie

1. Les isotopes stables

Tous les organismes vivants, animaux ou végétaux, sont constitués de molécules organiques (principalement acides nucléiques, protéines, glucides, lipides) qui structurent ces organismes et qui jouent également un rôle fonctionnel. Ces molécules organiques sont constituées d'atomes qui sont identiques chez tous les êtres vivants. Il s'agit du carbone (C), de l'azote (N), de l'oxygène (O) et de l'hydrogène (H). Ces atomes possèdent tous une structure commune. Ils possèdent un noyau formé de protons et de neutrons, lui même entouré d'électrons en rotation. Bien que la structure générale des atomes soit identique, il existe plusieurs variantes au sein d'une même famille d'atomes. Si l'on considère l'exemple du carbone, le noyau possède systématiquement six protons. Cependant, certains atomes de carbone possèdent six neutrons tandis que d'autres en possèdent sept. Ces deux atomes de carbone sont caractérisés par le même nombre atomique (c'est-à-dire le même nombre de protons) mais diffèrent par leur masse atomique (c'est-à-dire leur nombre de neutrons) ; ils sont

ainsi appelés « isotopes du carbone » (Figure II.7). Nous les appellerons « isotopes stables » en opposition aux variantes radioactives, tel que le Carbone 14.

L'atome de carbone qui détient le plus de neutrons, c'est-à-dire sept neutrons, est appelé « carbone 13 » (^{13}C) et représente l'isotope lourd du carbone. L'atome qui détient le moins de neutrons, c'est-à-dire six neutrons, est appelé « carbone 12 » (^{12}C) et représente l'isotope léger du carbone.

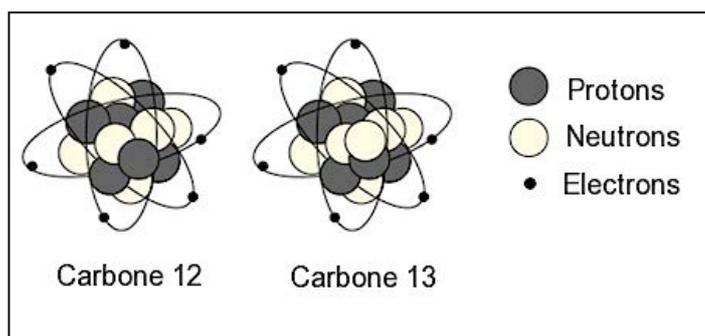


Figure II.7 : Exemple des isotopes du carbone.

Les autres atomes qui constituent la matière organique (N, H, O) possèdent également un ou plusieurs isotopes (Tableau II.1). La distribution des isotopes lourds et légers est clairement différente dans la matière vivante, les isotopes légers étant majoritaires. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux isotopes du carbone (^{12}C et ^{13}C) et de l'azote (^{14}N et ^{15}N).

Tableau II.1 : Liste des principaux atomes constitutifs de la matière vivante, isotopes stables et leurs proportions dans la nature (d'après Criss, 1999).

Atomes	Isotopes	Proportions
Carbone	Carbone 12 (^{12}C)	98,9 %
	Carbone 13 (^{13}C)	1,1 %
Azote	Azote 14 (^{14}N)	99,63 %
	Azote 15 (^{15}N)	0,37 %
Hydrogène	Hydrogène 1 (^1H)	99,99 %
	Hydrogène 2 (^2H)	0,01 %
Oxygène	Oxygène 16 (^{16}O)	99,76 %
	Oxygène 17 (^{17}O)	0,04 %
	Oxygène 18 (^{18}O)	0,20 %

2. Les signatures isotopiques

Dans la nature, les isotopes dits légers sont largement majoritaires face aux isotopes dits lourds (Tableau II.1). Cette particularité confère aux rapports isotopiques un excellent rôle de traceurs. La petitesse des rapports isotopiques et de leurs variations conduit à utiliser une notation appropriée. Le rapport entre les proportions d'isotopes lourds et d'isotopes légers au sein d'un compartiment est comparé à celui d'un standard international et se définit comme le rapport isotopique (R). La notation utilisée est dite *notation delta* (δ) et s'exprime en pour mille (‰). Ainsi, pour l'exemple du carbone, on calcule le $\delta^{13}\text{C}$ d'un échantillon selon la formule suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} = ((R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1) \times 1000$$

où R est le rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'échantillon et du standard.

Les standards internationaux pour les mesures isotopiques du carbone et de l'azote sont respectivement, le PDB (Pee Dee Belemnite, qui est un fossile calcaire de rostre de Bélémite) et l'azote atmosphérique (N_2). Le δ indique donc un appauvrissement (valeurs négatives) ou un enrichissement (valeurs positives) en isotopes lourds de l'échantillon par rapport à la référence. Une valeur $\delta^{13}\text{C}$ égale à -20 ‰ signifie que le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'échantillon est de 2 % plus petit que le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de la référence : l'échantillon est appauvri de 2 % en ^{13}C par rapport à la référence standard. Les rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ d'un échantillon lui sont propres et représentent sa signature isotopique en carbone et en azote. Ces rapports isotopiques se mesurent à l'aide d'un spectromètre de masse à flux continu, couplé à un analyseur élémentaire.

3. Le fractionnement isotopique

Les isotopes lourds et légers se répartissent différemment dans la matière vivante. Un producteur primaire (ou source) est généralement immobile, il puise les ressources dont il a besoin (c'est-à-dire les éléments minéraux nutritifs) dans le milieu qui l'environne. Le producteur primaire va donc puiser un certain nombre d'isotopes lourds et légers. Les cycles biochimiques propres au producteur

primaire (photosynthèse) vont permettre aux isotopes lourds et légers d'être assimilés et utilisés dans ses tissus, de manière plus ou moins importante selon l'isotope considéré. La signature isotopique de la source dépend donc de la composition isotopique des nutriments inorganiques du milieu d'origine et du métabolisme de la source lors de la synthèse de matière organique. La signature en carbone des sources est variable (Tableau II.2) et permet de retracer l'origine de la matière organique au sein d'une chaîne trophique (Gu *et al.*, 1996).

Tableau II.2 : Exemple de signatures isotopiques en carbone et en azote de différentes sources (d'après Ostrom et Fry, 1993).

Producteurs primaires	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Plantes C3 (terrestres)	- 30 à - 23	- 7 à - 6
Phytoplancton marin	-24 à -18	- 2 à 12
Macrophytes benthiques	- 27 à -10	- 1 à 10
Magnoliophytes marins	- 16 à - 4	0 à 6

La signature en azote donne des indications sur le niveau trophique des organismes (Vander Zanden et Rasmussen, 1999 ; Hobson *et al.*, 2002). Celles des sources (producteurs primaires) sont généralement faibles car elles sont situées à la base des réseaux trophiques (Fry et Sherr, 1984 ; Minagawa et Wada, 1984). Ainsi, l'utilisation croisée de plusieurs isotopes (comme l'azote et le carbone) permet une caractérisation et une discrimination des producteurs primaires de manière relativement précise.

Lorsqu'un consommateur primaire s'alimente sur un producteur primaire, les molécules organiques qui sont ingérées sont celles qui étaient initialement présentes dans les tissus de ce producteur primaire. Lors de la digestion, les molécules organiques ingérées sont dissociées au stade de molécules. Certaines molécules vont être plus facilement éliminées via les mécanismes naturels tels que l'excrétion et la respiration. Il s'agira préférentiellement des molécules contenant des isotopes légers : le carbone 12 dans le CO₂ respiré (carbone inorganique dissous pour les producteurs primaires aquatiques) et l'azote 14

dans les processus de transamination et de désamination des protéines (DeNiro et Epstein, 1978 ; Rau *et al.*, 1983 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Vander Zanden et Rasmussen, 2001). D'autres molécules, plus difficilement utilisables dans les réactions métaboliques, vont être absorbées et assimilées dans la chair du consommateur ; il s'agira préférentiellement des molécules contenant des isotopes lourds. La chair du consommateur possède également des signatures en carbone et en azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) qui lui sont propres et qui sont naturellement enrichies en azote 15 et en carbone 13 par rapport au producteur primaire, du fait de l'assimilation préférentielle des molécules contenant des isotopes lourds (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Hesslein *et al.*, 1993 ; Vander Zanden *et al.*, 1997). Il existe ainsi une relation étroite entre la signature d'un consommateur et la signature de la source qu'il ingère (Figure II.8) (Michener et Schell, 1994 ; Hecky et Hesslein, 1995).

L'enrichissement entre la source et le consommateur est appelé le « fractionnement isotopique » et noté « $\Delta^{13}\text{C}$ » pour le carbone et « $\Delta^{15}\text{N}$ » pour l'azote. Ce fractionnement a été estimé à + 1 ‰ en moyenne pour le carbone et à + 3,4 ‰ en moyenne pour l'azote, d'un niveau trophique à un autre (DeNiro et Epstein, 1978 ; Minagawa et Wada, 1984) (Figure II.8). Cependant, ces fractionnements sont variables selon l'âge du consommateur, sa taille, le type de tissu prélevé, la qualité nutritionnelle du producteur ingéré, le stress, les taux d'ingestion et d'excrétion (Pinnegar et Polunin, 1999 ; Ponsard et Averbuch, 1999 ; Overman et Parrish, 2001 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; McCutchan *et al.*, 2003 ; Sweeting *et al.*, 2007a). De même, les fractionnements peuvent varier entre les espèces d'un même genre ou entre les même espèces échantillonnées sur des sites différents (Wyatt *et al.*, 2010). Ainsi, Mill *et al.* (2007) ont démontré que les poissons herbivores présentent des fractionnements plus importants que les carnivores. Ils observent pour les poissons herbivores un fractionnement moyen de + 4,78 ‰ pour l'azote avec des valeurs comprises entre + 4,41 ‰ et + 5,68‰ (Figure II.8). Cette différence de fractionnement pourrait être due à une qualité différente des aliments ingérés (en terme de ratio C/N) et à des mécanismes d'excrétion différents (Adam et Sterner, 2000 ; Olive *et al.*, 2003). Les herbivores présentent des tubes digestifs plus longs (Elliott et

Bellwood, 2003), des taux d'ingestion plus importants et des aliments souvent plus difficiles à digérer, tels que les algues constituées en partie de glucides insolubles (cellulose) (Mill *et al.*, 2007). D'autres études ont confirmé un fractionnement plus important entre les signatures des poissons herbivores et celles de leurs sources alimentaires (Pinnegar et Polunin, 2000 ; Wyatt *et al.*, 2010 ; Hata et Umezawa, 2011 ; Lamb *et al.*, 2012).

Ce fractionnement peut être mesuré expérimentalement en conditions contrôlées sur des individus nourris d'un seul type d'aliment. Cependant, cette méthode a été controversée par Perga et Grey (2010) et reste lourde à mettre en place. Ce fractionnement peut également être mesuré par la différence entre la signature isotopique du contenu stomacal et celle du consommateur (Mill *et al.*, 2007). Cette méthode reste la plus précise mais peut cependant biaiser le fractionnement obtenu, notamment parce que certains éléments ingérés ne sont pas digérés et assimilés dans le muscle mais directement éliminés. Une autre façon d'obtenir la valeur du fractionnement est de soustraire la signature de chaque source potentielle à celle de la chair du consommateur. La moyenne des différences permet d'obtenir une estimation du fractionnement moyen entre un consommateur et ses ressources alimentaires (Peterson et Fry, 1987). Pour être précise, cette méthode requiert cependant l'établissement d'une liste exhaustive des sources alimentaires, ce qui reste difficile à obtenir. Dans la présente étude, les fractionnements ont d'abord été calculés par l'algorithme proposé par Caut *et al.* (2009). Cet algorithme définit les facteurs de fractionnement ($\Delta^{13}\text{C}$ et $\Delta^{15}\text{N}$) relatifs aux poissons selon les signatures isotopiques de la source alimentaire utilisée :

$$\Delta^{13}\text{C} = - 0,248 \times \delta^{13}\text{C} - 3,4770$$

$$\Delta^{15}\text{N} = - 0,281 \times \delta^{15}\text{N} + 5,879$$

où $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont les signatures isotopiques de la source alimentaire potentielle. Lorsque plusieurs sources alimentaires sont utilisées, le facteur de fractionnement moyen est obtenu par la moyenne des facteurs calculés pour chaque source alimentaire.

Les fractionnements obtenus par ces algorithmes ont ensuite été confrontés aux fractionnements issus de la littérature et utilisés pour des espèces proches de celles étudiées dans ce manuscrit (Mill *et al.*, 2007 ; Sweeting *et al.*, 2007b ; Hata et Umezawa, 2011 ; Wyatt *et al.*, 2010 ; Lamb *et al.*, 2012). Les résultats isotopiques sont ainsi des estimations et l'interprétation des niches trophiques doit être couplée aux résultats des contenus stomacaux et intestinaux pour être cohérents.

4. Les analyses isotopiques dans l'étude des niches écologiques

Le principal avantage de l'approche isotopique en écologie réside dans le fait que la signature d'un consommateur reflète son alimentation assimilée sur une longue durée, qui correspond au temps de renouvellement des tissus (environ trois mois pour les muscles de poisson, Hesslein *et al.*, 1993 ; Tieszen *et al.*, 1983). Tandis que les analyses plus conventionnelles de contenus digestifs donnent des indications sur les derniers aliments ingérés, juste avant la capture de l'organisme étudié. Le traçage isotopique s'avère donc être un outil puissant dans l'étude des réseaux trophiques (Peterson et Fry, 1987 ; Dufour et Gerdeaux, 2001 ; Jardine *et al.*, 2003). La projection des signatures isotopiques sur un diagramme, $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ (Figure II.8), et l'application du fractionnement isotopique, permettent ainsi de discriminer les sources de carbone, de situer les consommateurs les uns par rapport aux autres et de définir la structure trophique d'un écosystème (Peterson et Fry, 1987 ; Michener et Schell, 1994 ; Post, 2002).

Alors que l'étude des réseaux trophiques intervient à l'échelle d'un écosystème, qui englobe un certain nombre d'espèces situées à des niveaux trophiques différents, l'étude des niches écologiques se restreint à l'échelle spécifique. Certains auteurs ont ainsi proposé l'approche isotopique pour définir la niche écologique d'une espèce (la niche isotopique), étant donné le fait que la composition biochimique d'un organisme est directement influencée par ce qu'il consomme (niche trophique) et par l'habitat dans lequel il vit (Bearhop *et al.*, 2004 ; Layman *et al.*, 2007 ; Newsome *et al.*, 2007 ; Frédérick *et al.*, 2009).

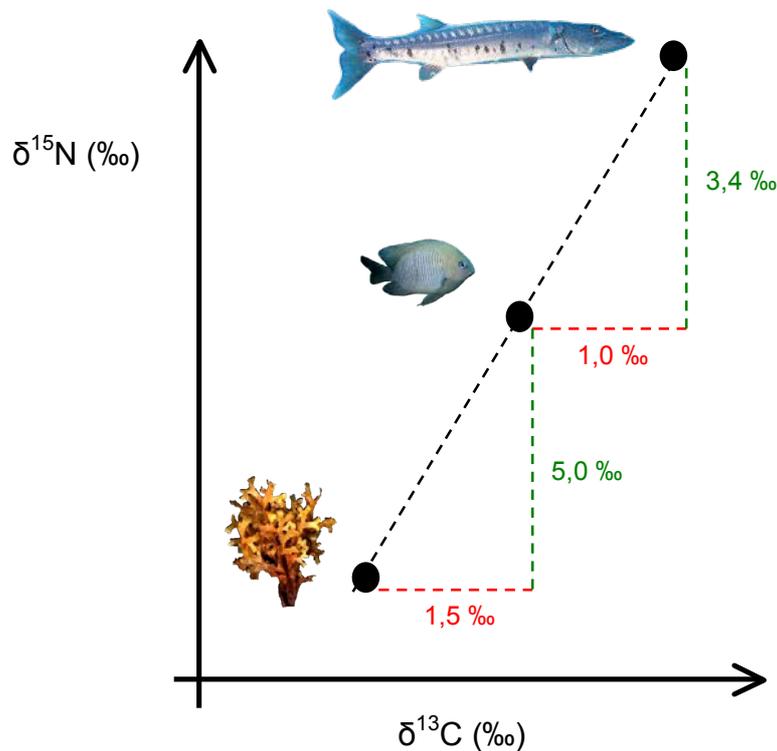


Figure II.8 : Représentation schématique du fractionnement isotopique entre un producteur primaire, un consommateur primaire et un prédateur.

Les analyses isotopiques couplées du carbone et de l'azote donnent ainsi des indications intéressantes sur la niche trophique, notamment avec l'identification des sources et leur contribution relative dans l'alimentation de l'espèce par la modélisation (voir ci-après section VI.C), ainsi que sur les variables de l'environnement (habitat) (Tableau II.3).

La détermination de la « niche isotopique » (ou niche écologique par la méthode isotopique) permet ainsi de comparer les niches intra-spécifiques, ce qui revient à étudier la plasticité et la flexibilité alimentaire d'une espèce. Beaudoin (1999) a par exemple démontré que les individus d'une même espèce, résidant dans un même lac, pouvaient occuper jusqu'à deux niveaux trophiques différents. Cette approche permet également de comparer les niches interspécifiques, ce qui est intéressant pour les espèces ayant un niveau trophique similaire, tels que les poissons herbivores.

Tableau II.3 : Exemples d'indications attendues par le couplage des analyses isotopiques du carbone et de l'azote, sur les paramètres alimentaires et environnementaux des niches écologiques (modifié d'après Newsome *et al.*, 2007). Régime : régime alimentaire.

Gradient	Isotopes	δ élevé	δ faible	Habitat	Régime
Niveau trophique	$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	Niveau élevé	Niveau faible		X
Végétation C_3/C_4	$\delta^{13}\text{C}$	Plantes en C_4	Plantes en C_3		X
Marin - Terrestre	$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	Marin	Terrestre	X	X
Côtier - Au large	$\delta^{13}\text{C}$	Au large	Côtier	X	
Côtier - Au large	$\delta^{15}\text{N}$	Côtier	Au large	X	
Eutrophisation	$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	Pollué	Non pollué	X	
Oxique - Anoxique	$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	Oxique	Anoxique	X	

B. Préparations des échantillons

Les analyses isotopiques nécessitent une importante vigilance lors de la préparation des échantillons pour éviter toute contamination et biais lors de l'interprétation. Ainsi de nombreux travaux se sont intéressés aux méthodes de préparation des échantillons en vue d'analyses isotopiques (Dufour et Gerdeaux, 2001 ; Jacob *et al.*, 2005 ; Feuchtmayr et Grey, 2003 ; Jardine *et al.*, 2003 ; Lorrain *et al.*, 2003 ; Carabel *et al.*, 2006).

1. Quantités nécessaires et variabilité des échantillons

Les quantités utilisées pour les analyses isotopiques sont généralement très petites (de l'ordre du milligramme). Il faut peser 1 mg de matière sèche pour les compartiments organiques (chair de poisson, macrophytes) et 10 mg de matière sèche pour les compartiments pouvant contenir de la matière inorganique tels que le sédiment ou les filtres à MOP. Pour les échantillons de sédiments et de détritiques qui ont subi une décarbonatation, 1 mg de matière sèche a été utilisé. Ces faibles quantités entraînent une forte susceptibilité à la contamination des échantillons. Il faut donc prendre des précautions en manipulant le matériel à analyser, comme l'utilisation de matériel propre stérilisé et des gants.

Pour chaque catégorie d'échantillon, plusieurs mesures ont été effectuées,

afin de prendre en compte la variabilité intra-individuelle parfois élevée (Dufour, 1999, Dufour et Gerdeaux, 2001).

Il existe également une variabilité spatiale et temporelle à l'intérieur d'un écosystème qui peut influencer les signatures et biaiser les interprétations (Cabana et Rasmussen, 1994 ; Wyatt *et al.*, 2010). De cette manière, les échantillons appartenant à la même campagne (sources et consommateurs) ont été prélevés sur une période de trois mois maximum. Cette période correspond au temps de renouvellement isotopique qui s'opère dans les muscles de poissons (renouvellement des tissus) et qui intègre le message alimentaire sur le long terme (Hesslein *et al.*, 1993 ; Tieszen *et al.*, 1983). Les sites ont été limités à une surface de 1 kilomètre carré, de façon à limiter la variabilité spatiale.

2. Conservation des échantillons

Lorsque les analyses isotopiques sont éloignées dans le temps de la période d'échantillonnage, la méthode de conservation est extrêmement importante afin de préserver la nature des échantillons (Bosley et Wainright, 1999). Selon Kaehler et Pakhomov (2001), les différentes méthodes de stockage et de conservation ont un effet significatif sur les signatures isotopiques des organismes marins. Les meilleurs modes de conservation sont la congélation, le séchage à l'étuve ou la lyophilisation, tandis que la conservation dans une solution de formaldéhyde ou d'éthanol influence fortement les valeurs des signatures isotopiques (Arrington et Winemiller, 2002). Ainsi, lors de cette étude, les échantillons ont été séchés à l'étuve à 50 °C pendant 48 h, puis conservés dans des récipients stériles et hermétiques, de type tubes à hémolyse. Avant broyage, ces échantillons ont été congelés à -20 °C durant 24 h, puis lyophilisés.

3. Broyage

Les échantillons lyophilisés sont broyés à l'aide d'un mortier et d'un pilon en agate (Figure II.9). Les échantillons sont disposés sur une grille rigide de 500 µm de maille, elle-même posée sur le mortier. Cette méthode permet l'obtention d'une poudre homogène. Les outils sont nettoyés et rincés à l'acide chlorhydrique

à 10 % entre chaque broyage afin d'éviter toute contamination.



Figure II.9 : Méthode de broyage des échantillons (Photos : C. Dromard).

4. Décarbonatation

Les échantillons contenant des carbonates ont été décarbonatés avant les analyses isotopiques par un processus d'acidification (Dufour et Gerdeaux, 2001). Cette opération permet la mesure de la signature en carbone. Les mesures des signatures en azote ont été mesurées sur les mêmes échantillons non acidifiés. Ce processus concerne les éléments susceptibles de contenir des carbonates, tels que les Invertébrés (présence de coquilles et de carapaces), les fragments de coraux, les sédiments, les détritits, les macrophytes calcifiés, le gazon et les filtres de MOP. Pour certaines espèces prélevées en herbier, la petitesse des individus a rendu impossible le prélèvement de chair uniquement. Les échantillons contenant des os ont également été soumis à la décarbonatation.

La décarbonatation s'opère dans des piluliers en verre avec de l'acide chlorhydrique (HCl) à 1 N. L'acide est versé goutte par goutte dans les piluliers à l'aide d'une pipette, tout en remuant régulièrement l'échantillon à l'aide d'une spatule. L'acide est ajouté jusqu'à arrêt complet de l'effervescence dans les piluliers. Le pH est mesuré en fin de décarbonatation à l'aide de papier pH, afin de vérifier l'élimination complète des carbonates. Les échantillons décarbonatés sont ensuite rincés plusieurs fois à l'eau distillée, afin d'éliminer toute trace d'acide. L'acidité est vérifiée à l'aide de papier pH, tout au long des rinçages successifs. La décarbonatation des filtres (MOP) est effectuée sur une rampe à filtration. Les filtres sont immergés sur la rampe dans de l'acide chlorhydrique à 1 % durant 5 minutes, puis rincés trois fois à l'eau distillée. Après chaque décarbonatation, les échantillons sont séchés à l'étuve, puis broyés une nouvelle

fois sur une grille rigide, afin d'uniformiser la poudre d'échantillon décarbonatée.

5. Mise en capsule

Les échantillons broyés, et éventuellement décarbonatés sont encapsulés. Cette opération se déroule sur une balance précise au centième de milligramme (Mettler Toledo, modèle AG135). Pour les échantillons de type organique, 1 mg de poudre est déposé dans une capsule en étain à l'aide d'une micro-spatule. La capsule est repliée sur elle-même de façon à former une boulette à l'aide d'une pince plate (Figure II.10). Les boulettes sont ensuite disposées sur une microplaquette disposant de 96 puits. Pour les échantillons contenant peu de matière organique (sédiments et filtres MOP non décarbonatés), 10 mg d'échantillons sont déposés dans la capsule. Pour les sédiments et les filtres décarbonatés, 1 mg d'échantillon a été utilisé.



Figure II.10 : Méthode de mise en capsule des échantillons (Photos : C. Dromard).

6. Mesures des rapports isotopiques

Les microplaquettes sont ensuite envoyées à l'Université de la Rochelle (CNRS-UMR LIENSs), où les microplaquettes sont traitées par un spectromètre de masse isotopique à flux continu (Thermo Scientific Delta V Advantage) couplé à un analyseur élémentaire (Thermo Scientific Flash EA 1112).

Le spectromètre de masse isotopique permet la mesure simultanée des rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ à partir du même échantillon. L'analyse élémentaire permet de séparer l'azote et le carbone sous forme gazeuse (N_2 et CO_2) présents dans les échantillons, suite à une combustion, une réduction et à un passage dans une colonne de chromatographie gazeuse. Le spectromètre de masse isotopique

permet de séparer les ions et les molécules chargées (par le bombardement d'électrons) d'un échantillon suivant leur masse. Les gaz séparés par l'analyseur élémentaire entrent dans le spectromètre de masse où les molécules sont ionisées puis séparées dans un champ magnétique (Nier, 1951 ; Ghashghaie *et al.*, 2001). Les molécules lourdes et légères sont détectées séparément et le niveau de ^{15}N et de ^{13}C est calculé selon leur ratio. La calibration du système se fait en utilisant des standards dont on connaît à la fois la quantité d'azote totale et la quantité de ^{15}N (ou en carbone total et la quantité de ^{13}C). Le standard international pour l'azote est le N_2 atmosphérique. Le standard international pour le carbone est un fossile calcaire, un rostre de Bélémnite, issu de la formation calcaire Pee Dee en Caroline du Sud, il est appelé PDB. En réalité, il ne reste plus de standard PDB mais d'autres standards ont été calibrés par rapport au PDB, ce qui permet de continuer à exprimer le $\delta^{13}\text{C}$ d'un produit par rapport au PDB (Ghashghaie *et al.*, 2001).

C. Modélisation des résultats isotopiques

Différents modèles dits « de mélange » ont été mis au point afin de mesurer la part de contribution de chaque source dans l'alimentation d'un consommateur, en terme d'assimilation. Ces modèles se basent sur l'hypothèse que la signature d'un consommateur est égale à la moyenne des signatures des sources incorporées (Phillips, 2001).

Les signatures isotopiques des différentes sources potentielles sont discriminées au préalable par analyse statistique. Les signatures de chaque source doivent être statistiquement différentes les unes des autres pour être considérées indépendamment dans un modèle. Les sources qui présentent des signatures proches sont considérées comme appartenant à un même groupe. Il s'agit souvent de différentes espèces de macrophytes qui présentent des signatures statistiquement proches. Dans ce cas, une seule signature isotopique moyenne de ces différentes espèces est considérée dans le modèle.

Le premier modèle, appelé « modèle de mélange linéaire » calcule la contribution de $n+1$ sources au maximum dans le régime alimentaire d'un

consommateur, lorsque n éléments isotopiques sont étudiés (Phillips, 2001). Dans le cas présent, deux éléments ont été utilisés (carbone et azote), permettant ainsi de considérer trois sources (1, 2 et 3) dans le régime alimentaire du consommateur (cons). Dans le modèle linéaire, les signatures en carbone et en azote du consommateur ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cons}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{cons}}$) sont reliées mathématiquement aux signatures des trois sources ($\delta^{13}\text{C}_1$, $\delta^{13}\text{C}_2$, $\delta^{13}\text{C}_3$, $\delta^{15}\text{N}_1$, $\delta^{15}\text{N}_2$ et $\delta^{15}\text{N}_3$) affectées de leur contribution relative au régime alimentaire du consommateur (p_1 , p_2 et p_3):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{cons}} = p_1 \delta^{13}\text{C}_1 + p_2 \delta^{13}\text{C}_2 + p_3 \delta^{13}\text{C}_3$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{cons}} = p_1 \delta^{15}\text{N}_1 + p_2 \delta^{15}\text{N}_2 + p_3 \delta^{15}\text{N}_3$$

$$1 = p_1 + p_2 + p_3$$

Le modèle calcule alors la fraction unique que constitue chacune des trois sources étudiées (p_1 , p_2 et p_3) dans le régime alimentaire du consommateur. Ce type de modèle a été écarté de l'analyse du fait de la restriction du nombre de sources à considérer. Effectivement, les différents cas étudiés dans le présent travail ont révélé de nombreuses sources potentielles limitant ainsi l'usage de ce modèle linéaire.

Pour pallier ce type de restrictions et améliorer le modèle de mélange linéaire, le programme IsoSource a été élaboré (Phillips et Gregg, 2003). A l'aide de ce programme, il est possible de calculer la contribution d'un plus grand nombre de sources ($> n+1$) dans le régime alimentaire d'un consommateur. Le modèle calcule toutes les contributions possibles pour chaque source étudiée et donne ensuite la contribution moyenne (\pm écart-type) de chacune des sources. Ce type de modèle est préconisé lorsque les sources ont toutes les mêmes caractéristiques, autrement dit, des sources ayant des concentrations similaires en carbone et en azote (Phillips et Koch, 2002). Ce type de modèle est utilisé par exemple lorsque toutes les sources sont d'origine végétale. Dans le cas présent, même si les individus étudiés sont communément qualifiés d'herbivores, les sources se sont avérées être variables en terme de ratios C/N. Certaines proies ingérées étaient d'origine végétale, telles que les macrophytes, et d'autres

d'origine animale, telles que les Invertébrés. Ce type de modèle a donc été écarté pour l'analyse des contributions alimentaires.

Un deuxième type modèle, appelé « modèle de mélange concentration-dépendant » pondère les signatures des sources par leurs concentrations respectives en carbone et en azote (Phillips et Koch, 2002). Ce type de modèle est préconisé lorsque les sources étudiées ont des origines différentes. Il s'agit par exemple de modèle parmi lequel certaines sources sont d'origine végétale et d'autres d'origine animale. Dans ce cas précis, les signatures isotopiques des sources sont pondérées par leurs concentrations élémentaires en carbone et en azote ([C]% et [N]%). Les concentrations élémentaires des sources sont préalablement corrigées selon la digestibilité des sources afin de ne considérer que la partie digeste des sources. Par exemple, les macrophytes qui sont constitués d'une quantité importante de glucides insolubles (de fibres) ne sont pas assimilés de la même façon que les sources animales dépourvues de fibres. Les concentrations élémentaires de ces macrophytes sont alors corrigées grâce à une feuille de calcul élaborée par D. Phillips, afin de ne considérer que la partie digeste de ces macrophytes (D. Phillips, comm. pers.). Les corrections sont appliquées grâce à la concentration en glucides insolubles mesurée dans les macrophytes et le turf (voir section IV.D de ce chapitre).

Pour trois sources alimentaires (1, 2 et 3), deux éléments (carbone et azote dont les concentrations élémentaires sont notées [C] et [N]), le modèle relie les signatures du consommateur ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cons}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{cons}}$) et celles des sources ($\delta^{13}\text{C}_1$, $\delta^{13}\text{C}_2$, $\delta^{13}\text{C}_3$, $\delta^{15}\text{N}_1$, $\delta^{15}\text{N}_2$ et $\delta^{15}\text{N}_3$) de la façon suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{cons}} = (p_1 [\text{C}_1] \delta^{13}\text{C}_1 + p_2 [\text{C}_2] \delta^{13}\text{C}_2 + p_3 [\text{C}_3] \delta^{13}\text{C}_3) / (p_1 [\text{C}_1] + p_2 [\text{C}_2] + p_3 [\text{C}_3])$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{cons}} = (p_1 [\text{N}_1] \delta^{15}\text{N}_1 + p_2 [\text{N}_2] \delta^{15}\text{N}_2 + p_3 [\text{N}_3] \delta^{15}\text{N}_3) / (p_1 [\text{N}_1] + p_2 [\text{N}_2] + p_3 [\text{N}_3])$$

$$1 = p_1 + p_2 + p_3$$

où p_1 , p_2 et p_3 sont les contributions des sources 1, 2 et 3 dans le régime alimentaire du consommateur (cons). Ce modèle peut être appliqué en considérant un plus grand nombre de sources.

Les calculs ont été menés à l'aide du logiciel R (version 2.11), suivant le protocole SIAR (Stable Isotopes Analyses with R) étant donné le nombre important de sources potentielles (Parnell *et al.*, 2010).

VII. Analyses statistiques des données

A. Méthodes d'ordination et de groupement

Les techniques d'ordination permettent de synthétiser graphiquement les informations contenues dans un système multidimensionnel représenté par une matrice de données. Les résultats obtenus sont projetés dans un espace réduit destiné à visualiser les facteurs principaux traduisant au mieux la variabilité des données. Deux grands types de méthodes d'ordination sont couramment utilisés en écologie :

- les analyses factorielles simples [Analyses en Composantes principales (ACP), Analyses des correspondances (AFC), analyses des coordonnées principales...], qui sont des ordinations « sans contraintes » d'un tableau de variables « réponses » à but essentiellement exploratoire. L'ACP (Hotelling, 1933) est plutôt destinée à analyser des données quantitatives continues, alors que l'AFC (Benzécri, 1969) est bien adaptée à celle de tableaux de données qualitatives, semi-quantitatives ou de dénombrement d'espèces ;

- Les analyses canoniques constituent une évolution des analyses factorielles simples. Ce sont des ordinations « sous contraintes » qui analysent la matrice des variables « réponses » en la confrontant à un second tableau contenant des variables « explicatives » (ter Braak, 1988 ; Legendre et Legendre, 2012). Ces dernières sont censées expliquer la variance du tableau des variables « réponses ». Un test statistique par permutations permet de tester la dépendance de la matrice des données réponses par rapport aux variables explicatives et de juger ainsi de leur pertinence. En analyse canonique, l'Analyse des Redondances (ACR) est le pendant de l'ACP et L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) celui de l'AFC, avec les mêmes contraintes d'utilisation.

1. Analyse en composantes principales (ACP)

Trois analyses en composantes principales ont été réalisées dans cette étude, afin d'ordonner :

- les espèces de macroalgues selon leurs concentrations en macronutriments ;
- les espèces de Scaridae et d'Acanthuridae selon les proportions d'aliments qu'ils ingèrent ;
- les espèces de Scaridae et d'Acanthuridae selon les proportions d'aliments qu'ils assimilent.

La première étape de l'ACP consiste à transformer les données brutes en une matrice de covariance, si les données sont dimensionnellement homogènes ou en une matrice de corrélations (coefficient de Pearson) lorsqu'elles ne le sont pas. L'ACP consiste ensuite à transformer les variables quantitatives initiales, toutes plus ou moins corrélées entre elles, en de nouvelles variables quantitatives, non corrélées, appelées « composantes principales » (Philippeau, 1992). L'ACP permet de projeter dans un ou plusieurs plans factoriels les espèces et les variables quantitatives. La représentation du « cercle des corrélations » permet de distinguer les variables qui contribuent le plus à la formation des axes. Une variable est d'autant plus importante dans la formation des axes que son vecteur projeté sera proche de ce cercle.

2. Analyse canonique des redondances (ACR)

L'analyse canonique des redondances ou ACR (RDA en anglais) (Rao, 1964) a été utilisée pour rechercher les influences de variables explicatives (proportions d'aliments ingérés par les poissons) sur des variables « réponses » (pourcentages de contribution des sources alimentaires aux régimes des poissons, obtenues d'après les modèles de mélange). Dans ce type d'analyse, les axes factoriels sont des combinaisons linéaires des variables explicatives (ter Braak et Prentice, 1988). Les variables explicatives ont été introduites et sélectionnées pas-à-pas

dans l'analyse et leur rôle respectif a été éprouvé par un test par permutations. Les résultats de l'analyse ont également été représentés graphiquement en projetant les espèces de poissons et les variables « réponses » significatives dans l'espace des premiers plans factoriels.

3. Méthodes de groupement

Alors que les analyses factorielles ont pour but d'ordonner les objets étudiés sur un petit nombre d'axes, les méthodes de groupement (encore appelées méthodes de classification) servent à extraire des tableaux de données des partitions d'objets homogènes (espèces ou sites) et ainsi à obtenir une représentation synthétique et simplifiée de la matrice de données (Roux, 1985). Deux classifications hiérarchiques ascendantes suivant la méthode de Ward (1963) ont été réalisées :

- pour classer les échantillons de gazons algaux prélevés dans des sites et dans des territoires de poissons différents selon leur composition taxinomique. Cette classification a été réalisée à partir d'une matrice de distances de Bray-Curtis calculée à partir du tableau de données brutes ;

- afin de grouper les espèces de Scaridae et d'Acanthuridae selon les proportions d'aliments qu'ils assimilent. Cette analyse a été réalisée sur une matrice de distances euclidiennes calculée à partir des coordonnées des espèces issues de l'ACP. Cette technique préconisée par Roux (1985) permet de bénéficier d'un filtrage par l'ACP du « bruit de fond » aléatoire contenu dans le tableau des données. Le résultat obtenu est un dendrogramme dont les branches ont une longueur proportionnelle à la ressemblance entre les objets regroupés.

B. Tests de comparaisons

1. Tests de comparaison paramétriques

La normalité des données a été vérifiée par le test Shapiro-Wilk. Lorsque la distribution des données suivait une loi normale et que la taille des échantillons était grande ($n > 30$), les hypothèses statistiques ont été testées à

l'aide de tests paramétriques. L'analyse de variance (ANOVA) s'applique lorsque l'on mesure l'influence d'une ou plusieurs variables explicatives catégorielles (facteurs de variabilité) sur la distribution d'une variable continue à expliquer. De nombreuses ANOVA ont été utilisées dans cette étude, comme par exemple, pour tester les tailles des territoires de *Stegastes* (variable à expliquer) selon le facteur « situation » (variable explicative), comprenant quatre catégories (deux sites et deux espèces de *Stegastes*). L'ANOVA a aussi été utilisée pour vérifier si dans les quatre situations, les tailles des territoires étaient similaires. Dans le cas où l'analyse démontre une différence significative, l'ANOVA ne permet pas de savoir directement quel échantillon diffère des autres. Pour cela, des tests « post-hoc » ou tests de comparaisons multiples ont été réalisés à la suite des ANOVA. Ces tests post-hoc obligent en général à augmenter les risques de l'analyse (en termes de risque statistique). Il s'agit d'une généralisation à k populations du test t de Student de comparaisons de moyennes de deux échantillons avec ajustement de l'erreur. Dans cette étude, les tests post-hoc choisis sont les tests « Honestly Significant Difference » (HSD) de Tukey.

Des analyses de variance multivariées (MANOVA) sont utilisées lorsque plusieurs variables continues sont expliquées simultanément par un ou plusieurs facteurs de variabilité. Des MANOVA ont par exemple été réalisées pour tester la variabilité des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) selon le type de sources alimentaires (macroalgues, gazon, détritus...) ou selon les espèces de poissons.

2. Tests de comparaisons non paramétriques

Lorsque l'effectif des échantillons est faible et (ou) lorsque les données ne suivent pas la loi normale, des tests non paramétriques sont utilisés. Dans cette étude, l'analyse de variance de rangs de Kruskal-Wallis a été choisi. Ce test est réalisé lorsqu'il faut décider si k échantillons indépendants sont issus de la même population. Il est construit à partir des moyennes de rangs des observations dans les différents échantillons. Ce test présente donc des similarités avec l'ANOVA, mais contrairement à cette dernière, ne fait aucune hypothèse sur la forme des distributions sous-jacentes. En cas de différence significative globale mise en évidence entre les échantillons, des tests de comparaisons multiples permettent

de discriminer les échantillons responsables du phénomène. Des tests de Kruskal-wallis ont par exemple été réalisés pour tester l'influence de la localisation des sites de prélèvement (côte au-vent, côte sous-le-vent et Grand Cul-de-Sac Marin) sur la concentration en macronutriments des macroalgues collectées.

Enfin, le test du Chi² est utilisé pour mesurer l'indépendance de deux variables qualitatives différentes (variables X et Y à n_x et n_y modalités respectivement) et dont les observations sont synthétisées sous la forme d'un tableau de contingence. Le test du Chi² a par exemple été utilisé pour tester les contributions des différents types de sources aux régimes alimentaires selon les espèces de poissons.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du langage de programmation R (version 2.11), à l'exception des ACR qui ont été réalisées à l'aide du logiciel Canoco® (ter Braak, 1989).

Chapitre 3 : Qualité nutritionnelle des macrophytes



I. Introduction

Les macrophytes représentent avec le gazon algal, les ressources alimentaires principales des poissons herbivores. L'évaluation de leur qualité nutritionnelle est une étape indispensable dans l'étude des niches trophiques.

Le phénomène de « coral-algal phase-shift » est à l'origine de la modification des communautés benthiques récifales, et notamment de l'augmentation importante de la biomasse algale. La consommation, ou non consommation, des espèces de macrophytes par les espèces herbivores apportent donc des informations sur les choix alimentaires des poissons et par conséquent sur le devenir des récifs.

Les travaux précédents se sont surtout intéressés à la capacité des macrophytes à être consommés selon des critères morphologiques (Littler *et al.*, 1983b ; Hay, 1984 ; Lewis, 1985) ou selon des critères biochimiques (Duffy et Paul, 1992 ; Hay et Fenical, 1988 ; Clements *et al.*, 2009). De nombreuses études ont été effectivement focalisées sur la synthèse de molécules répulsives (métabolites secondaires) par les macrophytes pour prédire les choix alimentaires négatifs des espèces herbivores (Lewis, 1985 ; Duffy et Paul, 1992 ; Targett et Arnold, 1998, 2001 ; Mantyka et Bellwood, 2007 ; Baumgartner *et al.*, 2009). Cependant, l'évaluation de la qualité nutritionnelle, par la composition biochimique (macronutriments), est indispensable pour comprendre les choix alimentaires positifs (Montgomery et Gerking, 1980 ; Neighbors et Horn, 1991).

Dans ce chapitre, la qualité nutritionnelle des espèces de macrophytes les plus communes en Guadeloupe a été évaluée en considérant leurs concentrations en macronutriments : c'est-à-dire leurs concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles. Les molécules de protéines, lipides et glucides solubles sont considérées comme des réservoirs d'énergie car elles sont rapidement assimilables par les poissons (Mattson, 1980 ; Bowen *et al.*, 1995 ; Krogdahl *et al.*, 2005). Ainsi, des concentrations élevées en protéines, lipides et glucides solubles confèrent aux macrophytes une forte qualité nutritionnelle. En

revanche, les glucides insolubles (principaux constituants de la cellulose) sont peu digestes et leur abondance dans les macrophytes leur attribue une faible qualité nutritionnelle (Montgomery et Gerking, 1980 ; Duffy et Paul, 1982 ; Bowen *et al.*, 1995 ; Krogdahl *et al.*, 2005).

Les concentrations en macronutriments ont été comparées de manière à répondre aux questions suivantes :

- 1) Les macrophytes ont-ils tous la même valeur nutritionnelle ?
- 2) Y a-t-il des descripteurs qui expliquent les différences de qualité nutritionnelle entre les espèces de macrophytes ?

Ainsi, dans ce chapitre, les concentrations en macronutriments mesurées ont été comparées selon différents descripteurs qui pourraient expliquer les différences de qualité nutritionnelle entre les espèces, à savoir les affinités taxinomiques, la morphologie ou la zone de prélèvement.

II. Concentrations en macronutriments

Parmi les 45 échantillons de macrophytes récoltés, 29 espèces ont été identifiées. L'identification des espèces n'a pas été possible pour 12 échantillons, qui ont été identifiés au niveau du genre (Tableau III.1). Enfin, parmi les macrophytes étudiés, deux espèces appartiennent à l'Embranchement des Magnoliophytes : *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*. Il s'agit des espèces de macrophytes les plus abondantes observées dans les Antilles (Tableau III.1).

Trois réplicats de chaque échantillon ont été réalisés afin de mesurer les concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles. Les concentrations moyennes absolues ainsi que la teneur en cendres mesurées pour chaque échantillon sont présentées en annexe 1. Les concentrations moyennes utilisées pour les comparaisons sont des concentrations relatives exprimées en pourcentages de matière organique sèche analysée (Tableau III.1). Dans ce tableau, les espèces sont classées par affinités taxinomiques, c'est-à-dire par

phylum (ou embranchement) : Chlorophytes, Rhodophytes, Ochrophytes et Magnoliophytes.

Parallèlement, deux classifications ont été utilisées (notées C1 et C2). La première classification (C1) a été proposée par Steneck (1988). Cette classification est dite « forme-fonctionnelle » dans le sens où elle est indépendante des affinités taxinomiques (Steneck et Dethier, 1994). Elle associe les critères de classifications de Littler et Littler (1980), Littler *et al.* (1983a) et de Steneck et Watling (1982), basés sur les adaptations morphologiques et fonctionnelles des espèces algales face à « l'herbivorie ». Par exemple, la calcification est une adaptation de défense contre les herbivores (Littler *et al.*, 1983b ; Padilla, 1989). Les espèces calcifiées sont ainsi réunies dans un même groupe (groupe F, voir ci-dessous), indépendamment de leur embranchement respectif. Six groupes sont décrits dans cette classification C1 :

- Groupe A : espèces filamenteuses complexes (*Ceramium*, *Gelidiella*)
- Groupe B : espèces foliacées simples (*Ulva*, *Anadyomene*, *Enteromorpha*)
- Groupe C : espèces foliacées complexes (*Dictyota*, *Lobophora*, *Padina*)
- Groupe D : espèces branchues complexes (*Laurencia*, *Caulerpa*, *Acanthophora*)
- Groupe E : espèces coriacées (*Turbinaria*, *Sargassum*, *Euchema*)
- Groupe F : espèces calcifiées (*Halimeda*, *Jania*, *Penicillus*)

Les noms entre parenthèses donnent des exemples de genres appartenant à chaque groupe). Les termes « simples » ou « complexes » réfèrent à la complexité anatomique et au degré de différenciation des tissus cellulaires (Steneck, 1988). Ainsi, les espèces foliacées constituées d'une ou deux couches cellulaires (exemple : *Ulva* sp.) seront classées en tant que « foliacées simples », tandis que l'acquisition de cellules corticales (exemple : *Padina* sp. ; Figure III.1) permet le classement de ces espèces en tant que « foliacées complexes » (Steneck, 1988). Les espèces filamenteuses simples n'ont pas été séparées du gazon algal dont elles sont constitutives. Ainsi, ces espèces n'ont pas été étudiées dans ce chapitre.



Figure III.1 : Exemple d'espèce du genre *Padina*
(Photo : C. Dromard).

Une deuxième classification a été utilisée (C2) en considérant à la fois les affinités taxinomiques (phylum) et la texture des macrophytes (espèces « calcifiées » ou « molles »), sans tenir compte de la forme (foliacées ou branchues) ou de la structure cellulaire (simple ou complexe). Ainsi, les groupes des Chlorophytes et des Rhodophytes sont partagés en espèces « molles » ou « calcifiées ». Les groupes des Ochrophytes et des Magnoliophytes ne possèdent pas d'espèces calcifiées. Ces deux groupes n'ont donc pas été subdivisés :

- Chlorophytes : espèces molles (Cmolles)
- Chlorophytes : espèces calcifiées (Ccalci)
- Rhodophytes : espèces molles (Rmolles)
- Rhodophytes : espèces calcifiées (Rcalci)
- Ochrophytes (Ochro)
- Magnoliophytes marins (Magno)

Ces trois types de classification permettent ainsi de tester les descripteurs qui peuvent expliquer la composition des macrophytes en macronutriments : le phylum d'appartenance, la morphologie (C1), ou la réunion des deux descripteurs précédents (C2). Par ailleurs, ces échantillons ont été récoltés dans plusieurs sites (voir Chapitre 1), localisés sur les différentes côtes de la Guadeloupe. Une

zone de prélèvement a ainsi été attribuée à chaque espèce: la baie du Grand Cul-de-Sac Marin (GCSM), la côte au-vent (CAV) et la côte sous-le-vent (CSV).

Tableau III.1 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines (Pro), glucides solubles (Gls), glucides insolubles (Gli) et lipides (Lip). CHLO : Chlorophytes ; RHOD : Rhodophytes ; OCHR : Ochrophytes ; MAGNO : Magnoliophytes. C1 : classification selon la morphologie selon Steneck (1988) ; C2 : classification par phylum et texture. GCSM : Grand Cul-de-Sac Marin ; CSV : côte sous-le-vent ; CAV : côte au-vent.

Phylum	Espèces de macrophytes étudiées	Code	C1	C2	Zones	Pro	Gls	Gli	Lip
CHLO	<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C.Agardh	Aste	B	Cmolles	GCSM	68,8	11,3	13,4	6,5
CHLO	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forsskal) Børgesen	Dcav	E	Cmolles	GCSM	27,6	15,9	48,8	7,7
CHLO	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	Ufle	B	Cmolles	CSV	9,9	55,7	26	8,5
CHLO	<i>Ulva</i> sp	Ulva	B	Cmolles	GCSM	44,4	31,1	22	2,5
CHLO	<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	Vmac	E	Cmolles	GCSM	43	10,4	37,8	8,8
CHLO	<i>Ventricaria ventricosa</i> (J. Agardh) J.L.Olsen & J.A.West	Vven	E	Cmolles	CSV	19,4	21	40,4	19,3
CHLO	<i>Caulerpa cupressoides</i> (West) C.Agardh	Ccup1	D	Cmolles	CAV	10,7	13,5	54,6	21,1
CHLO	<i>Caulerpa cupressoides</i> (West) C.Agardh	Ccup2	D	Cmolles	GCSM	9,9	12,2	57,4	20,5
CHLO	<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskal) J.Agardh	Crac	D	Cmolles	GCSM	11,8	12,3	58,8	17,1
CHLO	<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G.Gmelin) M.A.Howe	Cser	D	Cmolles	GCSM	9,8	13,7	45,3	31,2
CHLO	<i>Avrainvillea</i> sp	Avr	E	Cmolles	GCSM	47,4	10,8	24,6	17,2
CHLO	<i>Penicillus capitatus</i> Lamarck	Pcap	F	Ccalci	GCSM	20,2	5,0	64,5	10,3
CHLO	<i>Penicillus pyriformis</i> A.Gepp & E.S.Gepp	Ppyr	F	Ccalci	GCSM	19,8	8,3	54,3	17,6
CHLO	<i>Rhipocephalus phoenix</i> (J.Ellis & Solander) Kützing	Rph	F	Ccalci	GCSM	10,8	13,1	60,8	15,4
CHLO	<i>Udotea flabellum</i> (J.Ellis & Solander) M.A.Howe	Ufla	F	Ccalci	GCSM	10,6	13,9	43,3	32,3
CHLO	<i>Udotea</i> sp	Udo	F	Ccalci	CAV	12,9	9,3	67,1	10,7
CHLO	<i>Halimeda cf copiosa</i> Goreau & E.A.Graham	Hcop	F	Ccalci	GCSM	34,0	15,3	38,0	12,7
CHLO	<i>Halimeda incrassata</i> (J.Ellis) J.V.Lamouroux	Hinc	F	Ccalci	GCSM	17,0	10,7	49,0	23,3
CHLO	<i>Halimeda opuntia</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux	Hopu	F	Ccalci	GCSM	25,4	8,7	40,0	25,9
CHLO	<i>Halimeda</i> sp	Hal	F	Ccalci	-	14,6	6,6	50,8	28,0
OCHR	<i>Dictyota cf pinnatifida</i> Kützing	Dpin	C	Ochro	CSV	16,4	12,5	27,9	43,2
OCHR	<i>Dictyota cf pulchella</i> Hörnig & Schnetter	Dpul1	C	Ochro	CSV	24,4	10,9	39,6	25,6
OCHR	<i>Dictyota cf pulchella</i> Hörnig & Schnetter	Dpul2	C	Ochro	GCSM	24,9	10,6	46,4	18,1

Tableau III.1 (suite) : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines (Pro), glucides solubles (Gls), glucides insolubles (Gli) et lipides (Lip). CHLO : Chlorophytes ; RHOD : Rhodophytes ; OCHR : Ochrophytes ; MAGNO : Magnoliophytes. C1 : classification selon la morphologie selon Steneck (1988) ; C2 : classification par phylum et texture. GCSM : Grand Cul-de-Sac Marin ; CSV : côte sous-le-vent ; CAV : côte au-vent.

Phylum	Espèces de macrophytes étudiées	Code	C1	C2	Zones	Pro	Gls	Gli	Lip
OCHR	<i>Dictyota</i> sp	Dict	C	Ochro	CAV	11,6	7,6	29,0	51,7
OCHR	<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux)	Lvar	C	Ochro	GCSM	41,1	13,6	38,3	7,0
OCHR	<i>Padina</i> sp	Pad	C	Ochro	GCSM	29,7	11,3	45,8	13,2
OCHR	<i>Sargassum</i> sp	Sar	E	Ochro	CSV	27,9	12,2	47,5	12,4
OCHR	<i>Sargassum cf hystrix</i> J.Agardh	Shyt	E	Ochro	GCSM	43,7	12,3	29,7	14,3
OCHR	<i>Sargassum cf polyceratum</i> Montagne	Spol	E	Ochro	CAV	7,6	18,1	53,8	20,5
OCHR	<i>Turbinaria turbinata</i> (Linneaus) Kuntze	Ttur	E	Ochro	CSV	49,9	7,8	28,3	14,0
RHOD	<i>Ceramium nitens</i> (C.Agardh) J.Agardh	Cnit1	A	Rmolles	CSV	2,4	54,2	37,7	5,7
RHOD	<i>Ceramium nitens</i> (C.Agardh) J.Agardh	Cnit2	A	Rmolles	GCSM	3,0	59,0	32,4	5,6
RHOD	<i>Ceramium</i> sp	Cer	A	Rmolles	-	16,5	63,1	16,2	4,2
RHOD	<i>Chondria</i> sp	Cho	D	Rmolles	GCSM	8,7	50,1	34,5	6,6
RHOD	<i>Acanthophora spicifera</i> (M.Vahl) Børgesen	Aspi	D	Rmolles	-	14,3	54,8	23,9	7,0
RHOD	<i>Hypnea</i> sp	Hyp	D	Rmolles	CSV	6,3	60,6	30,1	3,0
RHOD	<i>Laurencia</i> sp	Lau	D	Rmolles	GCSM	12,5	38,5	32,3	16,6
RHOD	<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linneaus) J.V.Lamouroux	Afra	F	Rcalci	CSV	6,3	24,3	64,1	5,3
RHOD	<i>Tricleocarpa fragilis</i> (Linneaus) Huisman & R.A.Townsend	Tfra	F	Rcalci	CSV	10,1	27,9	57,5	4,5
RHOD	<i>Galaxaura rugosa</i> (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux	Grug1	F	Rcalci	GCSM	7,9	18,3	69,7	4,1
RHOD	<i>Galaxaura rugosa</i> (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux	Grug2	F	Rcalci	CSV	41,7	20,7	33,9	3,7
RHOD	<i>Galaxaura</i> sp	Gal	F	Rcalci	CSV	11,7	21,4	63,1	3,8
RHOD	<i>Jania capillacea</i> Harvey	Jcap	F	Rcalci	-	12,0	18,0	62,3	8,8
MAGNO	<i>Thalassia testudinum</i> Banks ex König	Ttest	-	Magno	GCSM	47,9	9,8	33,2	9,1
MAGNO	<i>Syringodium filiforme</i> Kützing	Sfil	-	Magno	CAV	14,7	40,0	37,4	8,0

Une analyse en composantes principales a été réalisée afin d'ordonner les espèces et les genres de macrophytes selon leurs concentrations en macronutriments. L'analyse a été effectuée sur les 45 échantillons de macrophytes et selon 4 variables quantitatives : les concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles (Tableau III.1). Les variables quantitatives sont projetées dans un « cercle des corrélations » qui permet de distinguer les descripteurs qui contribuent le plus à la formation des axes (Figure III.2). Les espèces sont projetées sur les graphiques des figures III.3 (axes 1 et 2) et III.4 (axes 1 et 3).

Une classification hiérarchique des différentes espèces a été réalisée à partir des coordonnées des premiers axes significatifs de l'ACP (distance euclidienne, algorithme de Ward). Les groupes d'espèces issus de la classification sont reportés sur les figures III.3 et III.4. Les deux premiers axes expliquent 77,4 % de la variance de l'analyse (axe 1 : 41,0 % et axe 2 : 36,4 %). Le premier axe ordonne les espèces selon leurs concentrations en glucides solubles et insolubles tandis que le deuxième axe sépare les espèces selon leurs concentrations en protéines. Les concentrations en lipides sont corrélées à l'axe 3, qui explique 22,6 % de la variance de l'analyse (Annexe 2).

Selon l'ACP et la classification hiérarchique, quatre groupes de macrophytes ont été identifiés. Le premier groupe (Groupe 1) se distingue par des concentrations élevées en glucides solubles et des concentrations faibles en protéines et en glucides insolubles (Figure III.3). Ce groupe est constitué de 9 échantillons incluant le genre *Ceramium* qui présente la concentration moyenne en glucides solubles la plus importante [moyenne (min – max) = 63 (61,7 – 64,7) %]. Le groupe 2 est constitué de dix espèces de macrophytes, dont les concentrations en protéines sont les plus élevées. Au sein de ce groupe, *Anadyomene stellata* est l'espèce qui présente la concentration en protéines la plus élevée, avec une concentration moyenne (min – max) égale à 68,8 (73,4 – 69,2) %. Le troisième groupe (Groupe 3) réunit les espèces dont les concentrations en glucides insolubles sont élevées et dont les concentrations en glucides solubles sont faibles. Enfin, le groupe 4 est constitué par des espèces riches en lipides.

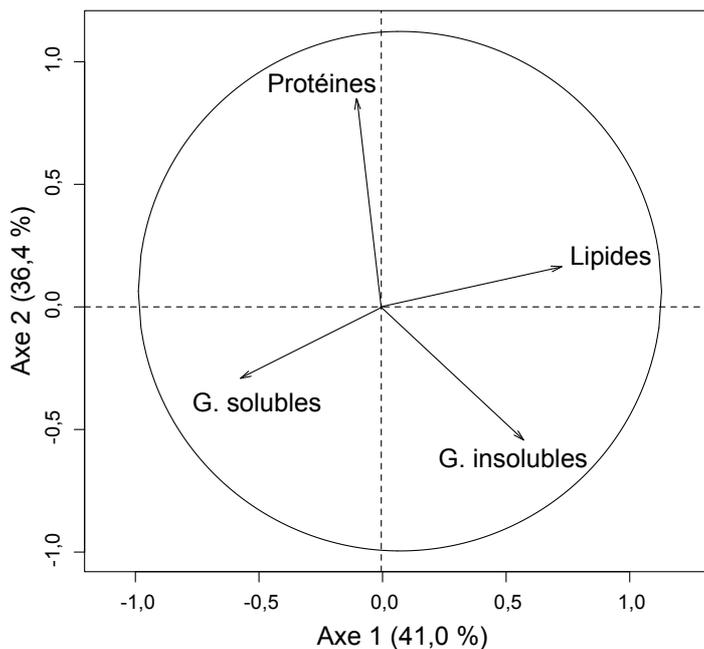


Figure III.2: Projection des variables dans le premier plan de l'ACP (cercle des corrélations). G. solubles : glucides solubles ; G. insolubles : glucides insolubles.

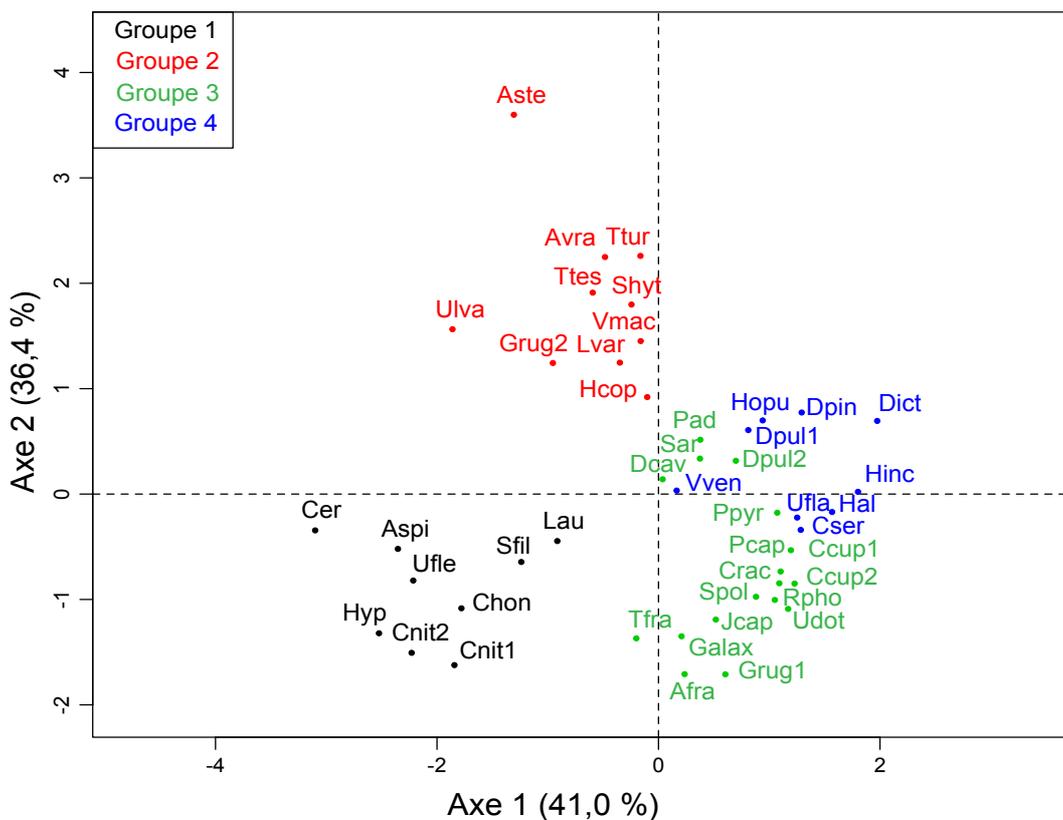


Figure III.3: Projection des espèces dans le premier plan de l'ACP (axes 1 et 2). Les groupes 1, 2, 3 et 4 sont issus de la classification hiérarchique réalisée sur les coordonnées des espèces. La correspondance entre les codes attribués aux espèces et leur nom complet est donnée dans le tableau III.1.

Ainsi, la concentration moyenne maximale en lipides est atteinte pour le genre *Dictyota* [moyenne (min-max) = 51,7 (47,1 – 52,5) %]. Les espèces du groupe 4 sont, par ailleurs, caractérisées par de faibles concentrations en glucides solubles (Annexe 2).

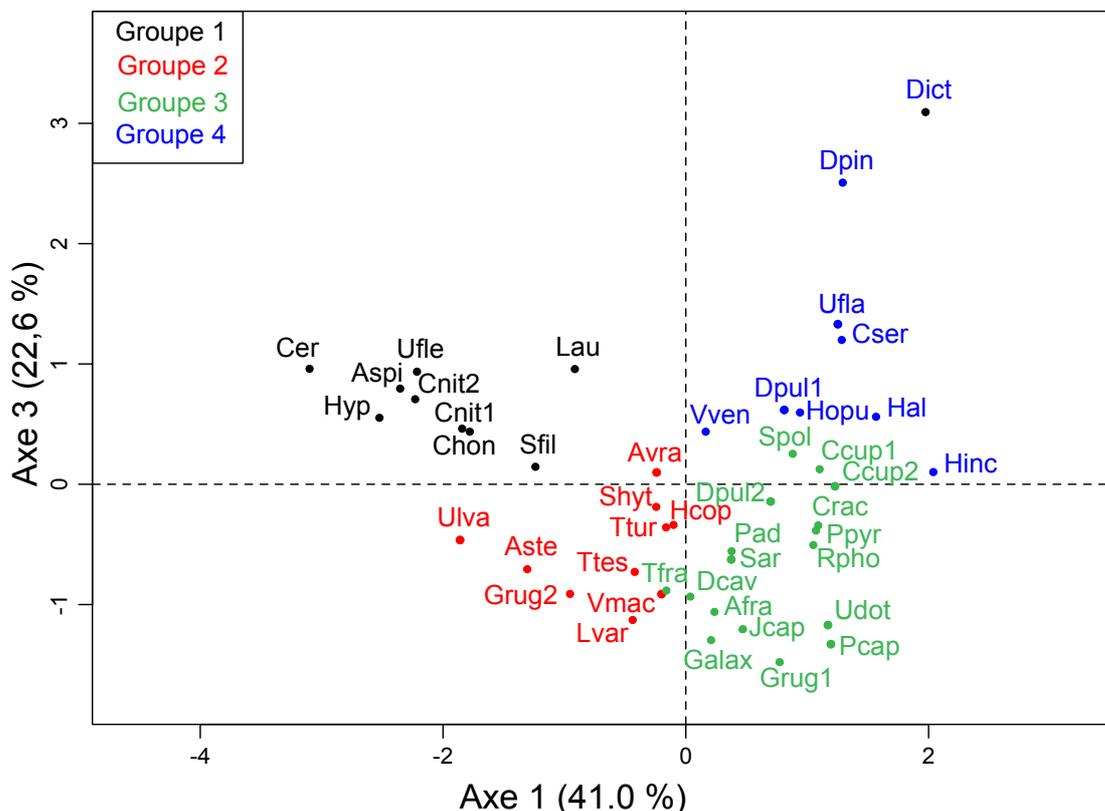


Figure III.4: Projection des espèces dans le deuxième plan de l'ACP (axes 1 et 3). Les groupes 1, 2, 3 et 4 sont issus de la classification hiérarchique réalisée sur les coordonnées des espèces. La correspondance entre les codes attribués aux espèces et leur nom complet est donnée dans le tableau III.1.

D'après l'analyse en composantes principales, il apparaît que les macrophytes peuvent être différenciés par leurs concentrations en macronutriments. Les espèces et genres de macrophytes ne possèdent donc pas toutes les mêmes qualités nutritionnelles. Les espèces appartenant au même genre possèdent souvent des concentrations en macronutriments proches et sont réunies dans les mêmes groupements. Par exemple, les espèces du genre *Ceramium* se situent dans le même groupement de la classification (Groupe 1). De la même manière, les espèces du genre *Halimeda* sont situées dans le même groupement (Groupe 4).

III. Descripteurs influençant les concentrations en macronutriments

A. Recherche des descripteurs explicatifs

Trois descripteurs ont été ciblés pour expliquer les différences de concentrations entre les différentes espèces de macrophytes et chaque descripteur est composé de plusieurs catégories. Le descripteur « phylum » regroupe quatre catégories : Chlorophytes, Rhodophytes, Ochrophytes et Magnoliophytes. Le descripteur « morphologie » comprend six catégories issues de la classification C1, indépendantes des affinités taxinomiques (notées de A à F). Enfin, la classification C2, qui apporte des informations à la fois sur les affinités taxinomiques et sur la texture, comprend six autres catégories : espèces molles de Chlorophytes, espèces calcifiées de Chlorophytes, espèces molles de Rhodophytes, espèces calcifiées de Rhodophytes, Ochrophytes et Magnoliophytes. Ces catégories ont été introduites comme des variables explicatives dans une analyse canonique des redondances (ACR) tandis que les concentrations en macronutriments ont été utilisées comme variables « réponse ». L'ACR permet de croiser les deux types de variables, en expliquant l'influence des différentes catégories sur les concentrations en macronutriments. Les résultats de l'analyse sont reportés dans le tableau III.2.

Le pourcentage total de variance expliquée par les variables explicatives est de 60,6 %. Le test global est statistiquement significatif ($p = 0,001$). Dans cette analyse, huit variables explicatives sont significatives : une variable appartient au descripteur « phylum » (Rhodophytes), quatre variables appartiennent au descripteur « morphologie » (B, C, E et F) et trois variables sont issues de la classification C2 (espèces molles et calcifiées de Rhodophytes et espèces calcifiées de Chlorophytes). La projection des variables et des espèces dans le premier plan factoriel de l'ACR (axes 1 et 2) est présentée dans la figure III.5.

Tableau III.2 : Résultats de l'analyse canonique des redondances (ACR). Les variables explicatives sont les catégories de macrophytes, les variables réponses sont les concentrations en macronutriments. p est la valeur obtenue par les tests par permutation. NS : variable non significative.

Analyse des redondances	Coefficient de corrélation			Tests par permutations
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Variable explicatives				
Chlorophytes (Phylum)				NS
Rhodophytes (Phylum)	0,76	- 0,58	0,09	p = 0,001
Ochrophytes (Phylum)				NS
Magnoliophytes (Phylum)				NS
A (Classification C1)				NS
B (Classification C1)	0,35	0,58	0,22	p = 0,001
C (Classification C1)	- 0,32	0,29	- 0,32	p = 0,046
D (Classification C1)				NS
E (Classification C1)	- 0,11	0,44	0,32	p = 0,018
F (Classification C1)	- 0,29	- 0,59	0,49	p = 0,001
Rmolles (Classification C2)	0,76	- 0,17	- 0,52	p = 0,001
Rcalci (Classification C2)	0,21	- 0,59	0,68	p = 0,040
Cmolles (Classification C2)				NS
Ccalci (Classification C2)	- 0,52	- 0,19	- 0,002	p = 0,044
Axe de l'analyse canonique ACR n°1	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Valeurs propres	0,38	0,16	0,06	
Corrélations espèces-variables	0,91	0,69	0,60	
Variance expliquée (%) :				
-données sur les espèces	37,9	15,9	6,3	
-données espèces-variables	62,5	26,3	10,5	

Ainsi, le descripteur taxinomique seul (« Phylum ») semble être insuffisant pour expliquer les variations de concentrations entre les espèces de macrophytes. En revanche, la morphologie (classification C1) et le descripteur combinant à la fois des critères de texture et de taxinomie (classification C2), apparaissent comme des descripteurs importants pour expliquer les différences de concentrations en macronutriments entre les espèces de macrophytes. L'influence des descripteurs sur les concentrations en macronutriments est détaillée dans les sections suivantes.

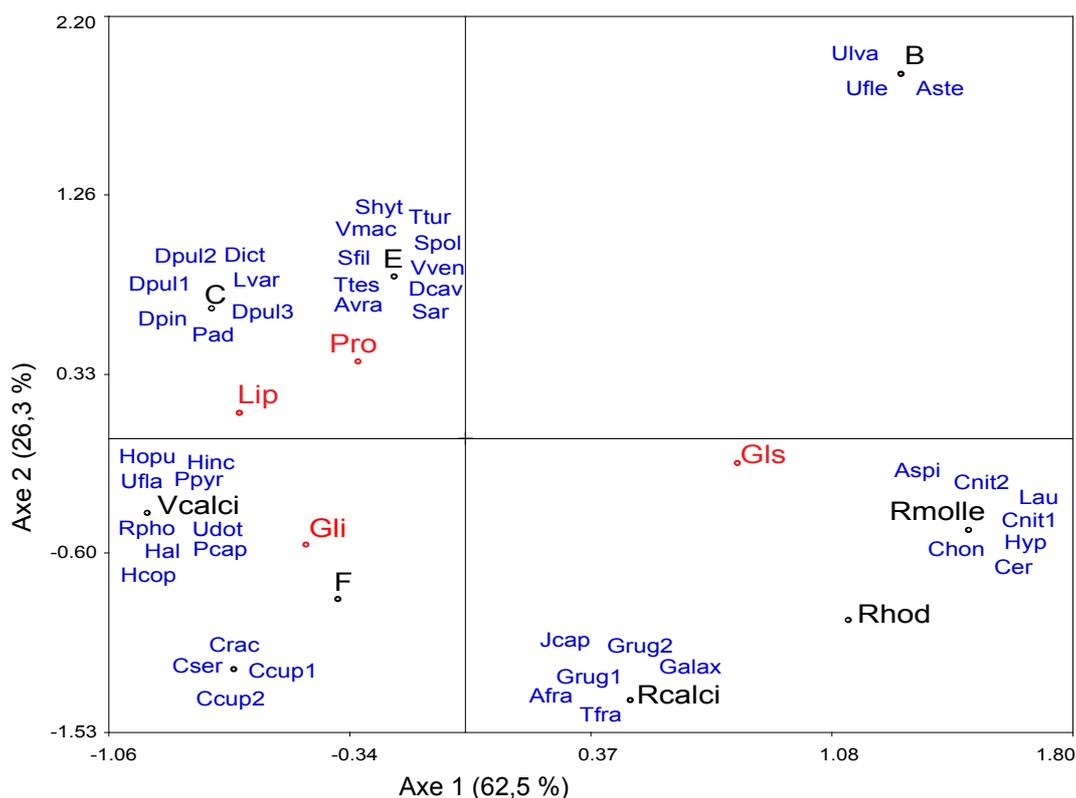


Figure III.5 : Projection des variables explicatives (catégories de macrophytes), des variables réponses (concentrations en macronutriments) et des espèces de macrophytes dans le premier plan de l'analyse canonique des redondances (ACR). La correspondance entre les codes attribués aux espèces et leur nom complet est donnée dans le Tableau III.1.

B. Variations des concentrations selon les phyla.

Les différences de concentrations entre les phyla ont été testées par des analyses de variance (ANOVA) suivies de tests de Tukey pour les comparaisons multiples (Annexe 3). Les concentrations moyennes en macronutriments par embranchement sont présentées dans la figure III.6.

Les concentrations en glucides insolubles sont statistiquement similaires entre les quatre phyla (ANOVA, $F_{(3,137)} = 1,50$; $p = 0,22$). De la même manière, les Chlorophytes, les Ochrophytes et les Magnoliophytes présentent des concentrations en protéines et en glucides solubles proches (Annexe 3). Cependant, les Rhodophytes diffèrent significativement des trois phyla

précédents par des concentrations en glucides solubles élevées (moyenne \pm IC = $40,5 \pm 6,3$ %) et des concentrations en protéines solubles faibles ($11,3 \pm 2,9$ %). Les différences de concentrations en lipides sont expliquées par les concentrations élevées mesurées pour les Ochrophytes ($22,7 \pm 4,1$ %) en comparaison avec les autres phyla (Annexe 3).

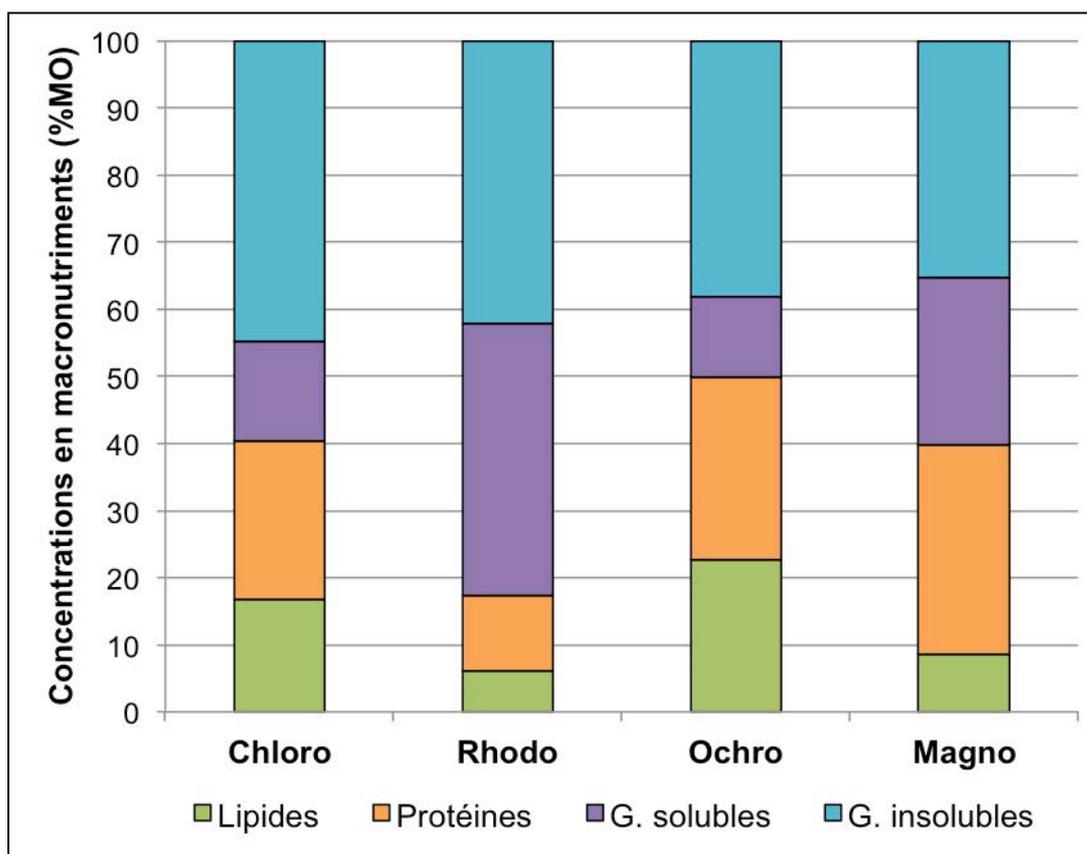


Figure III.6 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche) en lipides, protéines, glucides solubles (G. solubles) et en glucides insolubles (G. insolubles) selon les phyla. Chloro : Chlorophytes ; Rhodo : Rhodophytes ; Ochro : Ochrophytes ; Magno : Magnoliophytes.

Le descripteur taxinomique différencie d'une part les Rhodophytes des autres embranchements par leurs concentrations élevées en glucides solubles et leurs concentrations faibles en protéines. Le descripteur taxinomique différencie d'autre part les Ochrophytes par leurs concentrations élevées en lipides. Cependant, seule la catégorie « Rhodophyte » apparaît comme une variable significative dans l'analyse des redondances réalisée précédemment (Tableau

III.2). Ainsi, le descripteur taxinomique explique difficilement les variations de concentrations en macronutriments entre les espèces de macrophytes.

C. Variation des concentrations entre les catégories de la classification C1.

La classification C1 est basée sur des critères morphologiques et cellulaires (complexité des structures cellulaires). Six catégories sont issues de cette classification, notées de A à F. Les concentrations moyennes en macronutriments de chaque catégorie sont présentées dans la figure III.7.

Le groupe C, qui regroupe les espèces foliacées complexes comme les espèces des genres *Dictyota* ou *Padina*, affiche les concentrations en lipides les plus élevées (moyenne \pm IC = $27 \pm 5,4$ %) et diffère statistiquement des autres groupes (ANOVA, $F_{(5,140)} = 13,2$; $p < 0,0001$). Les autres groupes présentent des concentrations en lipides similaires (Annexe 4).

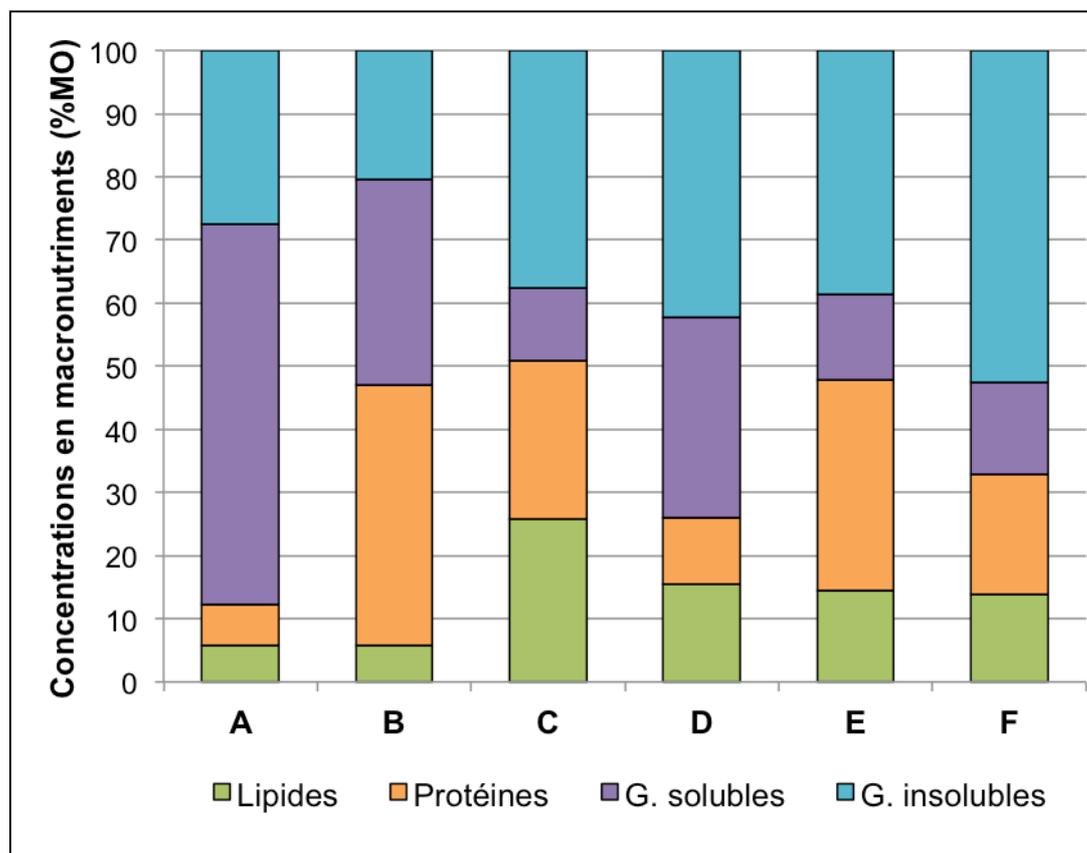


Figure III.7 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche) en lipides, protéines, glucides solubles (G. solubles) et en glucides insolubles (G. insolubles) selon les catégories de la classification C1 (groupes A à F).

Les espèces foliacées simples (groupe B), telles que les espèces du genre *Ulva* ou l'espèce *Anadyomene stellata*, sont caractérisées par des concentrations en protéines élevées (moyenne \pm IC = $41,1 \pm 16,9$ %). Le groupe B diffère statistiquement des autres catégories à l'exception du groupe E (espèces coriacées) qui présentent également des concentrations en protéines importantes ($33,4 \pm 5,5$ %).

Le groupe A est constitué des espèces du genre *Ceramium*. Ces espèces filamenteuses complexes affichent les concentrations en glucides solubles les plus élevées, avec une concentration moyenne (\pm IC) égale à $63,3$ % ($\pm 8,6$ %). Le groupe A diffère statistiquement des autres catégories de macrophytes quant à ses concentrations en glucides solubles (Annexe 4). Les groupes B et D présentent des concentrations en glucides solubles similaires, avec des moyennes respectives (\pm IC) de $32,7$ % ($12,6$ %) et de $31,9$ % ($8,2$ %). Enfin, les groupes C, E et F arborent des concentrations en glucides solubles faibles et similaires entre elles (Annexe 4).

Les concentrations en glucides insolubles sont statistiquement différentes selon les catégories de macrophytes (ANOVA, $F_{(5,135)} = 21,4$; $p < 0,0001$). Les espèces calcifiées (groupe F) présentent les concentrations en glucides insolubles les plus élevées, avec une valeur moyenne (\pm IC) égale à $52,6$ % ($\pm 3,9$ %) (Figure III.7 ; Annexe 4). En revanche, les espèces foliacées simples (groupe B) sont caractérisées par les concentrations en glucides insolubles les plus faibles ($20,3 \pm 4,4$ %). Les groupes C, D et E (respectivement les espèces foliacées complexes, branchues et coriacées) présentent des concentrations en glucides insolubles intermédiaires et proches entre elles (Annexe 4).

La morphologie et la structure cellulaire, utilisées dans la classification C1, sont des critères intéressants pour différencier les espèces selon leurs concentrations en macronutriments. Ainsi, les espèces filamenteuses du groupe A (*Ceramium* sp.) sont particulièrement riches en glucides solubles et les espèces foliacées simples du groupe B (*Ulva* sp.) sont riches en protéines. Ces deux groupes sont par ailleurs caractérisés par de faibles concentrations en glucides

insolubles. Ces deux catégories de macrophytes regroupent ainsi les espèces dont la qualité nutritionnelle est la plus intéressante.

Les espèces foliacées complexes du groupe C (par exemple, *Dicyota* sp.), les espèces branchues du groupe D (par exemple, *Acanthophora spicifera*) et les espèces coriacées du groupe E (*Sargassum* sp.) affichent des qualités nutritionnelles proches, du fait de leurs concentrations en glucides insolubles similaires. Cependant, les espèces du groupe C sont plus riches en lipides, les espèces du groupe D en protéines et les espèces du groupe E en glucides solubles.

Enfin, les espèces calcifiées du groupe F (par exemple, *Galaxaura* sp.) sont majoritairement constituées de glucides insolubles, ce qui leur confère une faible qualité nutritionnelle.

D'après l'analyse des redondances, quatre catégories, parmi les six décrites dans la classification C2, expliquent significativement les différences de concentrations : il s'agit des groupes B, C, E et F (Tableau III.2).

D. Variations des concentrations entre les catégories de la classification C2

La classification C2 est une classification transversale qui combine les critères morphologiques et taxinomiques des macrophytes pour expliquer les différences de concentrations en macronutriments (Figure III.8). Les valeurs de concentrations ainsi que les résultats détaillés des analyses statistiques sont donnés dans l'annexe 5.

Les concentrations en lipides diffèrent entre les catégories de macrophytes (ANOVA, $F_{(5,140)} = 17,3$; $p < 0,0001$). Les espèces molles et calcifiées appartenant à l'embranchement des Rhodophytes (Rmolles et Rcalci) présentent des concentrations en lipides faibles, statistiquement similaires avec des valeurs moyennes (\pm IC) respectives de 7,1 % (\pm 1,7 %) et de 4,9 % (\pm 0,8 %). Ces deux catégories diffèrent de manière significative des autres catégories quant à leurs concentrations en lipides (Figure III.8 ; Annexe 5).

Les Ochrophytes, les espèces molles de Chlorophytes (Cmolles) et les Magnoliophytes présentent des concentrations en protéines élevées et similaires entre elles, tandis que les espèces molles de Rhodophytes (Rmolles) affichent les concentrations les plus faibles, significativement différentes des concentrations des autres catégories (Annexe 5).

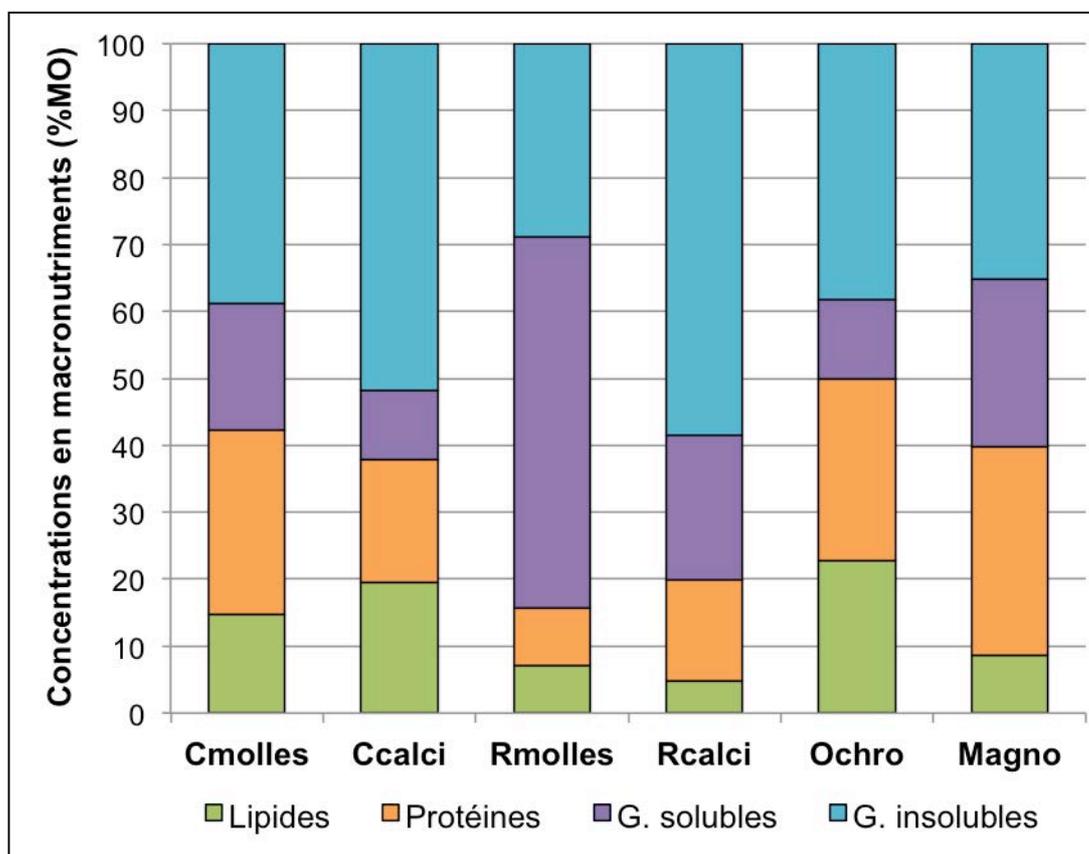


Figure III.8 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche) en lipides, protéines, glucides solubles (G. solubles) et en glucides insolubles (G. insolubles) selon les catégories de la classification C2. Cmolles : espèces molles de Chlorophytes; Ccalci : espèces calcifiées de Chlorophytes; Rmolles : espèces molles de Rhodophytes; Rcalci : espèces calcifiées de Rhodophytes ; Ochro : Ochrophytes ; Magno : Magnoliophytes.

Les espèces molles de Rhodophytes (Rmolles) regroupent les espèces dont les concentrations en glucides solubles sont les plus élevées (moyenne \pm IC = 55,4 \pm 5,1 %) et diffèrent significativement des autres catégories (Annexe 5). Les Ochrophytes et les espèces calcifiées de Chlorophytes (Ccalci) possèdent les concentrations en glucides solubles les plus faibles. Enfin, les espèces appartenant aux groupements Cmolles, Rcalci et Magno sont caractérisées par

des concentrations en glucides solubles similaires et intermédiaires par rapport aux autres catégories.

Enfin, l'analyse des concentrations en glucides insolubles permet de dégager trois groupes (ANOVA, $F_{(5,135)} = 16,4$; $p < 0,0001$). Les espèces molles de Rhodophytes présentent les concentrations en glucides insolubles les plus faibles avec une valeur moyenne (\pm IC) égale à 29 % (\pm 3,8 %). Les espèces des groupes Cmolles, Ochro et Magno ont des concentrations en glucides insolubles proches (Annexe 5), tandis que les espèces calcifiées de Chlorophytes et de Rhodophytes affichent les concentrations les plus élevées avec des valeurs moyennes (\pm IC) respectives égales à 51,9 % (\pm 3,9 %) et 58,5 % (\pm 6,2 %).

En résumé, les espèces molles de Chlorophytes, les Ochrophytes et les Magnoliophytes présentent des qualités nutritionnelles proches. Ainsi, ces trois catégories ne permettent pas la différenciation des espèces de macrophytes selon leurs concentrations en macronutriments. Cette classification met en évidence la qualité nutritionnelle élevée des espèces molles de Rhodophytes en opposition aux deux catégories qui regroupent les espèces calcifiées (Rhodophytes et Chlorophytes calcifiés). Les Rhodophytes avaient été considérées précédemment comme un groupe d'espèces intéressantes du point de vue nutritif (section III.B de ce chapitre). La classification C2 permet principalement de séparer les espèces molles et les espèces calcifiées de Rhodophytes, ces deux catégories étant considérées comme des variables significatives de l'analyse des redondances (Tableau III.2).

IV. Variabilité spatiale des concentrations en macronutriments

La variabilité spatiale des concentrations en macronutriments a été évaluée en considérant les valeurs mesurées pour une espèce, qui a elle-même été échantillonnée dans des zones géographiques différentes. Dans cette étude, quatre espèces communes aux différentes zones ont été considérées. *Caulerpa cupressoides* a été échantillonnée à la fois dans la baie du Grand Cul-de-sac Marin (GCSM) et le long de la côte au-vent (CAV). *Ceramium nitens*, *Dictyota cf*

pulchella et *Galaxaura rugosa* ont été prélevées simultanément dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin (GCSM) et le long de la côte sous-le-vent (CSV).

Du fait du petit nombre d'échantillons, les concentrations en macronutriments ont été comparées entre les zones par des tests non paramétriques (Kruskal-Wallis). Les concentrations relatives aux quatre espèces selon les zones de prélèvements ainsi que les résultats statistiques sont présentés respectivement dans les tableaux III.3 et III.4.

Tableau III.3 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche) en protéines, glucides solubles, glucides insolubles et en lipides mesurées pour les espèces *Caulerpa cupressoides* (Ccup), *Ceramium nitens* (Cnit), *Dictyota cf pulchella* (Dpul) et *Galaxaura rugosa* (Grug) selon les zones de prélèvements. GCSM : Grand Cul-de-Sac Marin, CAV : côte au-vent et CSV : côte sous-le-vent. n est le nombre d'échantillons.

Espèces	Zones	n	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
Ccup	GCSM	3	10,0	12,2	57,4	20,5
	CAV	3	10,7	13,5	54,6	21,1
Cnit	GCSM	4	3,0	57,7	33,6	5,7
	CSV	4	3,0	57,8	32,5	6,6
Dpul	GCSM	6	27,3	11,6	40,3	20,9
	CSV	6	24,5	11,0	39,0	25,5
Grug	GCSM	3	7,9	18,3	69,7	4,1
	CSV	3	41,7	20,7	33,9	3,7

Tableau III.4 : Comparaisons des concentrations en macronutriments entre les zones de prélèvement réalisées par des tests de Kruskal-Wallis. p est le seuil de significativité. Ccup : *Caulerpa cupressoides* ; Cnit : *Ceramium nitens* ; Dpul : *Dictyota cf pulchella* ; Grug : *Galaxaura rugosa*. GCSM : Grand Cul-de-Sac Marin, CAV : côte au-vent et CSV : côte sous-le-vent.

Espèces	Zones	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
Ccup	GCSM - CAV	$H_{(1)} = 0,05$ $p = 0,83$	$H_{(1)} = 3,86$ $p = 0,05$	$H_{(1)} = 1,19$ $p = 0,28$	$H_{(1)} = 0,05$ $p = 0,83$
Cnit	GCSM - CSV	$H_{(1)} = 0,33$ $p = 0,56$	$H_{(1)} = 0,75$ $p = 0,39$	$H_{(1)} = 0,21$ $p = 0,64$	$H_{(1)} = 0,76$ $p = 0,38$
Dpul	GCSM - CSV	$H_{(1)} = 3,69$ $p = 0,05$	$H_{(1)} = 2,08$ $p = 0,15$	$H_{(1)} = 3,27$ $p = 0,07$	$H_{(1)} = 0,1$ $p = 0,99$
Grug	GCSM - CSV	$H_{(1)} = 3,86$ $p = 0,05$	$H_{(1)} = 0,20$ $p = 0,66$	$H_{(1)} = 3,86$ $p = 0,05$	$H_{(1)} = 3,86$ $p = 0,05$

Alors que l'espèce *Ceramium nitens* présente des concentrations en macronutriments similaires selon les zones de prélèvements, *Caulerpa cupressoides* et *Dictyota cf pulchella* affichent de faibles différences de concentrations en glucides solubles et en protéines respectivement (Tableaux III. 3 et III.4). Pour l'espèce *Galaxaura rugosa*, seules les concentrations en glucides solubles sont similaires d'un site à l'autre.

Ces résultats laissent suggérer l'existence de variations spatiales des valeurs nutritionnelles des macrophytes. Bien que ces comparaisons aient été réalisées sur un petit nombre d'espèces et un nombre restreint d'échantillons, cette source de variation doit être prise en considération dans l'étude des niches trophiques des herbivores.

V. Conclusions

Les espèces de macrophytes ne présentent ainsi pas toutes les mêmes caractéristiques nutritionnelles.

Les différentes analyses ont permis d'identifier les descripteurs qui permettent d'anticiper au mieux la qualité nutritionnelle des macrophytes. Les affinités taxinomiques seules, c'est-à-dire le phylum d'appartenance, permettent difficilement de classer les macrophytes selon leur qualité nutritionnelle.

En revanche, les critères morphologiques de la classification C1 mettent en évidence des catégories de macrophytes plus ou moins intéressantes du point de vue de alimentaire. D'après les analyses de variances et l'analyse des redondances, les espèces foliacées simples, telles que les espèces du genre *Ulva* ou l'espèce *Anadyomene stellata*, présentent des qualités nutritionnelles élevées, liées à des concentrations en protéines élevées et des concentrations en glucides insolubles faibles. Les espèces foliacées complexes, telles que les espèces du genre *Dictyota*, et les espèces coriacées (*Sargassum* sp.) affichent des qualités nutritionnelles similaires, si l'on considère leurs proportions de molécules assimilables (protéines, glucides solubles et lipides). Enfin, les espèces calcifiées sont caractérisées par de faibles qualités nutritionnelles du fait de leurs concentrations en glucides insolubles élevées, en plus de leur teneur en calcaire. Ces groupements d'espèces, dits « forme-fonctionnel » ont été élaborés de façon à ordonner les espèces de macrophytes selon leurs adaptations morphologiques contre « l'herbivorie » et leur capacité à être consommées (Littler et Littler, 1980 ; Steneck et Watling, 1982 ; Littler *et al.*, 1983b ; Steneck, 1988). Selon ces auteurs, les espèces filamenteuses (groupe A) sont plus facilement consommées, tandis que les espèces calcifiées (groupe F) sont plus adaptées contre le broutage. Les résultats obtenus dans ce chapitre démontrent un gradient décroissant de la qualité nutritionnelle des espèces du groupe A au groupe F, ce qui avait été prédit, mais non quantifié, par Hay (1997).

Parallèlement, l'analyse des concentrations selon les critères de la classification C2 (morphologie et taxinomie), permet de dégager d'autres catégories de macrophytes selon leur valeur nutritionnelle. Ainsi, les espèces molles de Rhodophytes présentent des qualités nutritionnelles élevées, tandis que les espèces calcifiées (Rhodophytes et Chlorophytes calcifiés), outre leur teneur en calcaire, sont caractérisées par de faibles valeurs nutritionnelles du fait de leurs concentrations élevées en glucides insolubles. Enfin, les espèces molles de Chlorophytes, les Ochrophytes et les Magnoliophytes affichent des qualités nutritionnelles intermédiaires et similaires entre elles.

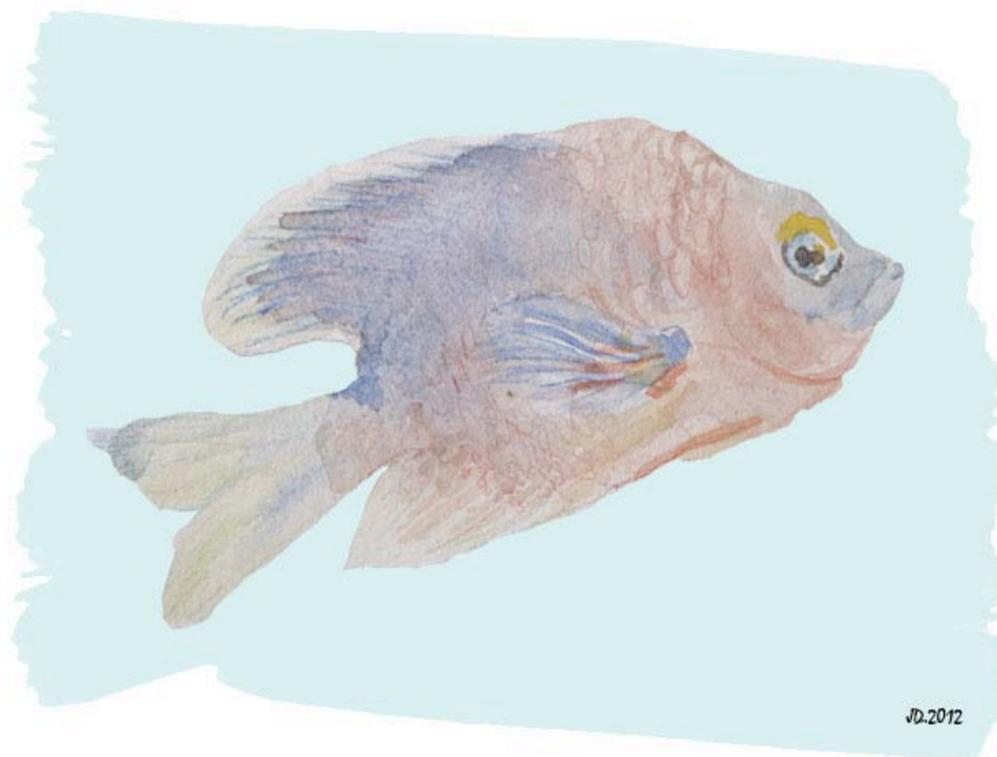
Dans les chapitres suivants, la qualité nutritionnelle des macrophytes, déterminée par les concentrations en macronutriments, a été utilisée pour expliquer les préférences alimentaires des espèces de poissons herbivores. Les espèces présentant des qualités nutritionnelles élevées devraient être préférées par les poissons herbivores (Duffy et Paul, 1992 ; Hay *et al.*, 1994). Cependant, la palatabilité des sources ne dépend pas seulement de leur qualité nutritionnelle ou de leur texture. Les préférences alimentaires des poissons sont également dépendantes des molécules répulsives et (ou) toxiques synthétisées par certaines espèces, pour se protéger des herbivores. Les concentrations de ces molécules répulsives présentes dans les macrophytes (terpènes, polyphénols...) n'ont pas été mesurées dans cette étude mais devront être considérées lors de l'étude des niches trophiques des poissons herbivores. De nombreux auteurs ont décrit et mesuré ces molécules répulsives dans les macrophytes tropicaux (Gaines et Lubchenco, 1982 ; Lewis, 1985 ; Hay et Fenical, 1988 ; Hay, 1991 ; Duffy et Paul, 1992 ; Targett et Arnold, 1998 ; Hay, 1997 ; Targett et Arnold, 2001 ; Baumgartner *et al.*, 2009). Ainsi, dans cette étude, le choix des espèces de macrophytes comme source « potentielle » de nourriture sera basé à la fois sur les résultats des contenus digestifs, leurs concentrations en macronutriments, les observations d'alimentation *in situ* et les concentrations de molécules dissuasives, issues des données de la littérature. À titre d'exemple, les espèces foliacées simples, telles que les espèces du genre *Ulva* présentent des qualités nutritionnelles élevées. Cependant, ces espèces présentent aussi des concentrations élevées en diméthylsulfoniopropionate (DMSP) qui dissuadent les herbivores de les consommer (Erickson *et al.*, 2006). Ces critères devront donc être pris en compte dans l'étude des préférences alimentaires des poissons herbivores en se basant sur les nombreux travaux issus de la littérature. Par ailleurs, la qualité nutritionnelle et l'efficacité des molécules répulsives semblent être reliées (Duffy et Paul, 1992). Ainsi, Duffy et Paul (1992) ont démontré que les espèces riches en molécules chimiques répulsives sont davantage évitées par les herbivores lorsque leur qualité nutritionnelle est faible. Ces auteurs concluent que la qualité nutritionnelle semble être plus décisive dans les choix alimentaires que la présence de molécules répulsives.

Enfin, les concentrations en macronutriments mesurées pour une même espèce peuvent varier selon la zone de prélèvement. Ce résultat peut être expliqué par les apports de matière organique qui diffèrent selon les zones de prélèvement (proximité d'une agglomération, d'une rivière...). Ainsi, dans l'étude des niches trophiques des poissons herbivores de Guadeloupe, seules les concentrations des espèces de macrophytes prélevées à proximité du lieu de capture des poissons seront utilisées.

Chapitre 4 :

Niches trophiques des

Stegastes



Les résultats de ce chapitre ont fait l'objet de la publication suivante :

Dromard RC, Bouchon-Navaro Y, Cordonnier S, Fontaine MF, Verlaque M, Harmelin-Vivien M et Bouchon C (2013). Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* et *S. adustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles) : inference from stomach content and stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 440, 116-125 (Annexe 19).

I. Introduction

Stegastes planifrons et *Stegastes adustus* sont deux espèces de Pomacentridae dont la morphologie et le comportement sont comparables. Les deux espèces entretiennent un territoire qu'elles défendent agressivement des autres poissons. A l'intérieur de ce territoire, elles maintiennent un gazon algal en éliminant sélectivement les macroalgues non désirées, c'est-à-dire les macroalgues non appétantes ou non comestibles (Emery, 1973 ; Ceccarelli *et al.*, 2001 ; Hata *et al.*, 2010). Alors que *S. planifrons* est connu pour coloniser des zones plus profondes que *S. adustus* (Emery, 1973 ; Waldner et Robertson, 1980 ; Gutiérrez, 1998), il est possible de les rencontrer côte à côte sur certains sites récifaux.

Dans ce chapitre, la niche trophique de chacune des deux espèces a été définie par le biais des analyses de contenus stomacaux et des analyses isotopiques. Les niches des deux espèces ont été comparées sur deux sites afin de répondre aux questions suivantes:

- 1) Les deux espèces partagent-elles la même niche trophique ?
- 2) Existe-t-il une variabilité spatiale des niches trophiques ?
- 3) Peut-on mettre en évidence des interactions compétitives entre les deux espèces dans le cas où elles partagent la même niche trophique ?
- 4) Le choix des sources alimentaires est-il lié à la valeur nutritionnelle de ces ressources ?

II. Caractéristiques des territoires

Aux îlets Pigeon (S1), les territoires de *Stegastes planifrons* sont situés entre 15 et 20 m de profondeur, tandis que les territoires de *S. adustus* sont limités à une zone située entre 5 et 8 m de profondeur. À la passe à Colas (S2), les deux espèces ont été rencontrées à la même profondeur, entre 10 et 12 m, au sommet du tombant. *S. adustus* est situé davantage à une profondeur de 10 m

tandis que *S. planifrons* est localisé préférentiellement vers 12 m. Cependant, les deux espèces cohabitent entre 10 et 12 m où les territoires sont juxtaposés.

Les territoires des *Stegastes* sont généralement de forme circulaire ou ovale. Cependant, certains territoires présentent des formes plus allongées en relation avec la structure du fond (discontinuité entre les colonies coralliennes, taches de sable...). Les surfaces de ces territoires varient entre 0,75 m² et 5,42 m². Les surfaces les plus importantes ont été obtenues pour *S. adustus* sur le site des îlets Pigeon tandis que les surfaces les plus petites ont été mesurées pour la même espèce à la passe à Colas (Tableau IV.1). Toutes espèces confondues, la surface moyenne (\pm IC) des territoires est de $1,84 \pm 0,33$ m².

Les territoires présentent des tailles statistiquement différentes selon le site et l'espèce de poisson (ANOVA, $F_{(3,38)} = 13,6$; $p < 0,0001$). Les comparaisons multiples ont ensuite été réalisées par des tests de Tukey (Tableau IV.1). Alors que *S. planifrons* présente des territoires de surface similaire d'un site à l'autre, *S. adustus* colonise des territoires plus grands au niveau des îlets Pigeon. De la même manière, les deux espèces ont montré des surfaces de territoire très proches à la passe à Colas, tandis qu'aux îlets Pigeon, les deux espèces colonisent des surfaces très différentes (avec des surfaces plus importantes pour *S. adustus*).

Tableau IV.1 : Taille moyenne des territoires (\pm IC) en m² selon le site et l'espèce étudiée. Les comparaisons multiples ont été réalisées par des tests de Tukey, précédés d'une analyse de variance (ANOVA).

	Îlets Pigeon (S1)	Passe à Colas (S2)	Test de Tukey
<i>S. planifrons</i>	1,08 \pm 0,17	1,33 \pm 0,24	p = 0,94
<i>S. adustus</i>	2,83 \pm 0,57	1,18 \pm 0,26	p = 0,0001
Test de Tukey	p = 0,001	p = 0,97	-

Dans l'enceinte de chaque territoire, les macroalgues ont été récoltées et les espèces sont inventoriées dans le tableau IV.2. Dans cette étude, l'appellation « macroalgues » fait référence aux espèces algales matures et érigées, en opposition au gazon algal, constitué de macroalgues à un stade juvénile et

d'espèces algales de petite taille. Les macroalgues collectées dans les territoires ont été classées en deux catégories : les espèces « calcifiées » (C) et les espèces « molles » (M).

Tableau IV.2 : Liste des macroalgues collectés dans les territoires de *S. planifrons* et *S. adustus* aux îlets Pigeon et à la passe à Colas. M : espèces « molles », C : espèces « calcifiées ». Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de territoires dans lesquels les espèces ont été récoltées.

Espèces de macroalgues	Îlets Pigeon		Passe à Colas	
	<i>S. planifrons</i>	<i>S. adustus</i>	<i>S. planifrons</i>	<i>S. adustus</i>
<i>Acanthophora spicifera</i>				M (3)
<i>Agardhiella subulata</i>		M (1)		M (1)
<i>Amphiroa fragilissima</i>	C (1)	C (3)	C (1)	C (5)
<i>Amphiroa tribulus</i>				C (2)
<i>Caulerpa macrophysa</i>				M (1)
<i>Caulerpa mexicana</i>			M (1)	M (3)
<i>Ceramium nitens</i>	M (2)	M (3)		M (3)
<i>Dichotomaria marginata</i>			C (1)	C (1)
<i>Dichotomaria obtusata</i>				C (1)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>				M (4)
<i>Dictyota cf pulchella</i>	M (5)	M (5)	M (5)	M (5)
<i>Halimeda copiosa</i>			C (1)	
<i>Halimeda incrassata</i>			C (2)	C (2)
<i>Halimeda opuntia</i>				C (5)
<i>Halimeda scabra</i>				C (1)
<i>Hydropuntia caudata</i>			M (1)	M (2)
<i>Hypnea sp.</i>			M (2)	M (4)
<i>Jania adhaerens</i>			C (1)	
<i>Laurencia sp.</i>				M (2)
<i>Lobophora variegata</i>			M (1)	M (2)
<i>Martensia pavonia</i>	M (1)	M (2)		
<i>Padina sp.</i>				M (2)
<i>Sargassum fluitans</i>			M (1)	M (2)
<i>Tricleocarpa fragilis</i>	C (1)			C (3)
<i>Ventricaria ventricosa</i>				M (2)
Nombre total d'espèces	5	5	11	22

Tous territoires confondus, six espèces de macroalgues ont été collectées aux îlets Pigeon et 23 espèces différentes ont été identifiées à la passe à Colas. La richesse spécifique en macroalgues collectées dans les territoires s'est révélée plus importante à la passe à Colas qu'aux îlets Pigeon (Tableau IV.2 et Tableau IV.3) quelle que soit la catégorie des macroalgues. Le nombre d'espèces de

macroalgues par territoire est statistiquement différent selon le site et l'espèce de poisson (ANOVA, $F_{(3,16)} = 22,1$; $p < 0,0001$).

Aux îlets pigeon, les territoires des deux espèces de poissons présentent une richesse spécifique similaire en macroalgues (Tableau IV.3). A la passe à Colas, une différence de richesse spécifique en macroalgues a été démontrée entre les territoires des deux espèces. Les territoires de *S. adustus* présentent un nombre plus important d'espèces de macroalgues que ceux de *S. planifrons*, et plus particulièrement pour ce qui concerne les espèces calcifiées (Tableau IV.3).

Tableau IV.3 : Nombre moyen d'espèces « molles » et « calcifiées » par territoire (\pm IC) selon le site et l'espèce de poisson. Les comparaisons multiples ont été réalisées par des tests de Tukey, précédés d'une analyse de variance (ANOVA). Sp : *Stegastes planifrons* ; Sa : *Stegastes adustus* ; S1 : Îlets Pigeon ; S2 : Passe à Colas.

Macroalgues	Territoires	Îlets Pigeon (S1)	Passe à Colas (S2)	Comparaisons S1-S2
Espèces « Molles »	<i>S. planifrons</i> (Sp)	1,6 \pm 0,8	2,2 \pm 1,1	p = 0,92
	<i>S. adustus</i> (Sa)	2,2 \pm 0,4	7,2 \pm 2,3	p < 0,001
	Comparaisons Sp-Sa	p = 0,92	p < 0,001	-
Espèces « Calcifiées »	<i>S. planifrons</i> (Sp)	0,4 \pm 0,5	1,2 \pm 1,1	p = 0,48
	<i>S. adustus</i> (Sa)	0,6 \pm 0,5	4,2 \pm 0,7	p < 0,001
	Comparaisons Sp-Sa	p = 0,98	p < 0,001	-
Toutes espèces confondues	<i>S. planifrons</i> (Sp)	2,0 \pm 1,2	3,4 \pm 2,2	p = 0,72
	<i>S. adustus</i> (Sa)	2,8 \pm 0,7	11,4 \pm 2,5	p < 0,001
	Comparaisons Sp-Sa	p = 0,93	p < 0,001	-

Le gazon algal a également été collecté à l'intérieur des territoires, sur une surface de 15 cm². Ces prélèvements ont permis d'effectuer une étude qualitative des espèces présentes dans le gazon (réalisée par Marc Verlaque). A la passe à Colas, 47 espèces ont été identifiées dans les territoires de chaque espèce. Aux îlets Pigeon, 41 espèces ont été collectées dans les territoires de *Stegastes adustus* et 44 dans ceux de *S. planifrons* (Annexe 6). Les espèces algales constitutives du gazon ont été triées par groupes taxonomiques (Figure IV.1) et par types morphologiques (Figure IV.2).

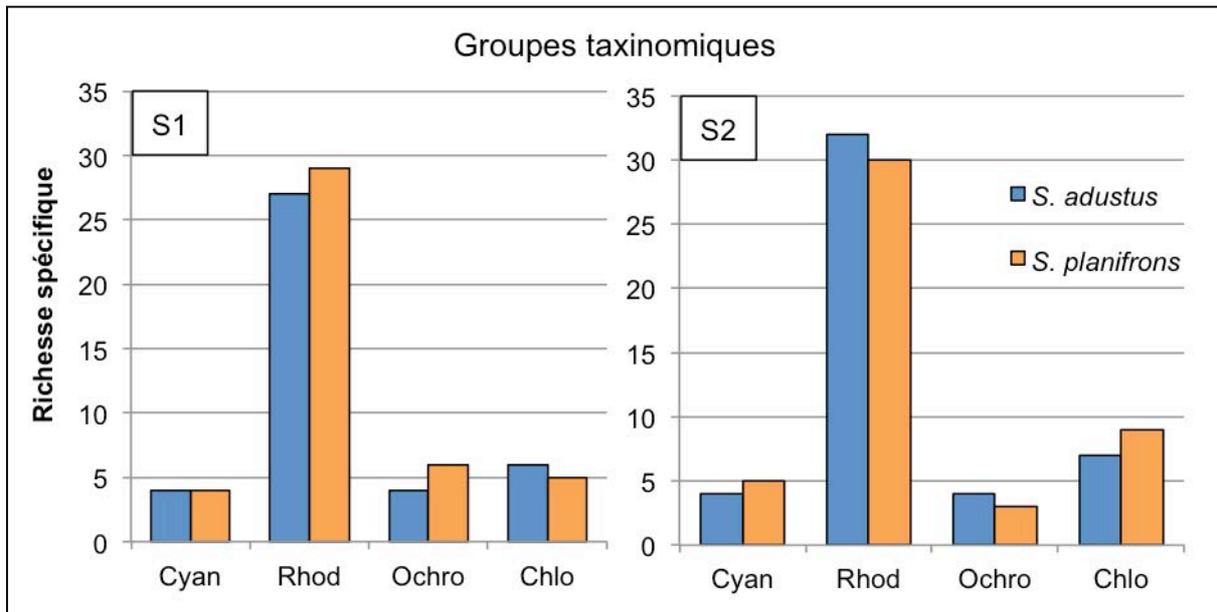


Figure IV.1: Nombre d'espèces algales par groupes taxinomiques identifiées dans les gazons algaux collectés dans les territoires de *Stegastes adustus* (en bleu) et *Stegastes planifrons* (en orange) aux îlets Pigeon (S1) et à la passe à Colas (S2). Cyan : Cyanobactéries ; Rhod : Rhodophytes ; Ochro: Ochrophytes ; Chlo : Chlorophytes.

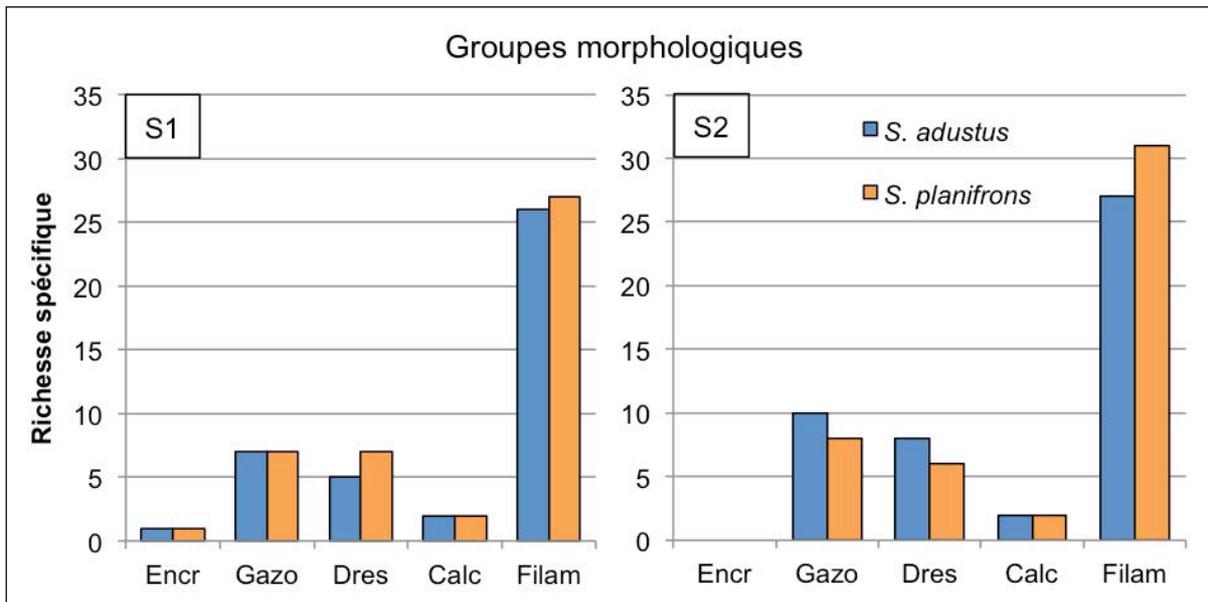


Figure IV.2: Nombre d'espèces algales par groupes morphologiques identifiées dans les gazons algaux collectés dans les territoires de *Stegastes adustus* (en bleu) et *Stegastes planifrons* (en orange) aux îlets Pigeon (S1) et à la passe à Colas (S2). Enchr : encroûtantes ; Gazo : gazonnantes ; Dres : dressées ; Calc : calcifiées ; Filam : filamenteuses.

Ces résultats montrent que le gazon algal collecté dans les territoires des *Stegastes* est principalement constitué de Rhodophytes de type filamenteux (Figures IV.1 et IV.2).

Une classification hiérarchique ascendante (distance de Bray-Curtis, algorithme de Ward) a été réalisée d'après les données de l'inventaire (Figure IV.3). Cette classification met en évidence une différence de composition algale entre les sites. En revanche, la composition algale entre les territoires des deux espèces semble proche sur chacun des sites (Figure IV.1, IV.2 et IV.3).

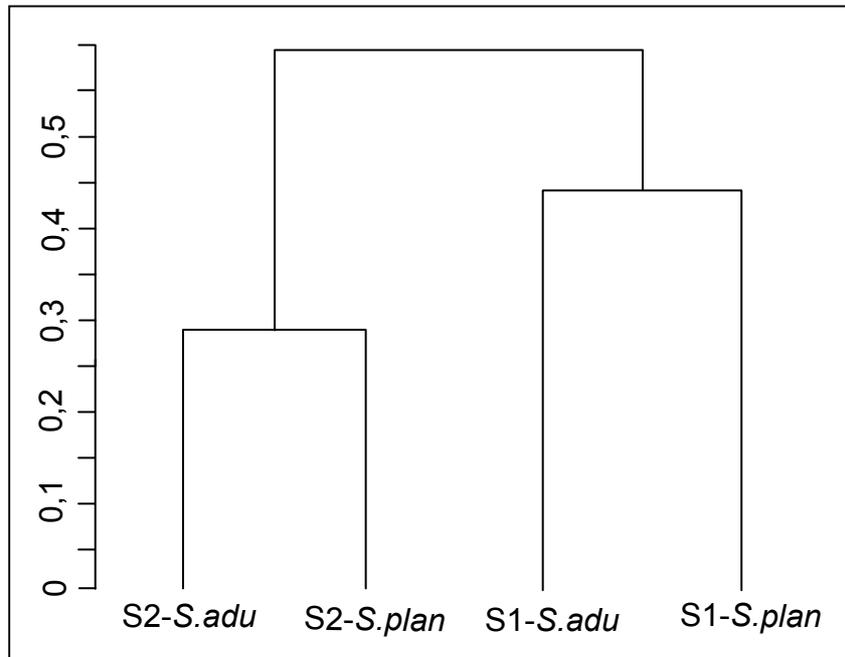


Figure IV.3 : Classification hiérarchique des territoires de *Stegastes* réalisée d'après la composition en espèces algales des gazons algaux.

Les Invertébrés benthiques associés au gazon algal ont été triés et identifiés sous la loupe binoculaire. Ces Invertébrés ont été regroupés soit par familles, soit par phyla lorsque une identification plus précise n'était pas possible (Figure IV.4). Les gazons collectés au niveau des deux sites sont différenciables par leur composition en Invertébrés benthiques.

Aux îlets Pigeon, 799 individus, dont 304 Copépodes, ont été identifiés dans les gazons algaux issus des territoires de *S. adustus*. Sur le même site, 230 individus ont été recensés dans les territoires de *S. planifrons*. À la passe à Colas, la communauté d'Invertébrés recensée est plus diversifiée. Le gazon algal des territoires de *S. planifrons* est colonisé surtout par des Copépodes, des Gastéropodes, des Ostracodes et des Gammarés tandis que celui des territoires

de *S. adustus* est nettement dominé par les Copépodes. Sur ce site, 921 individus ont été collectés dans le gazon algal issu des territoires de *S. planifrons*, 475 ont été extraits des gazons issus des territoires de *S. adustus*.

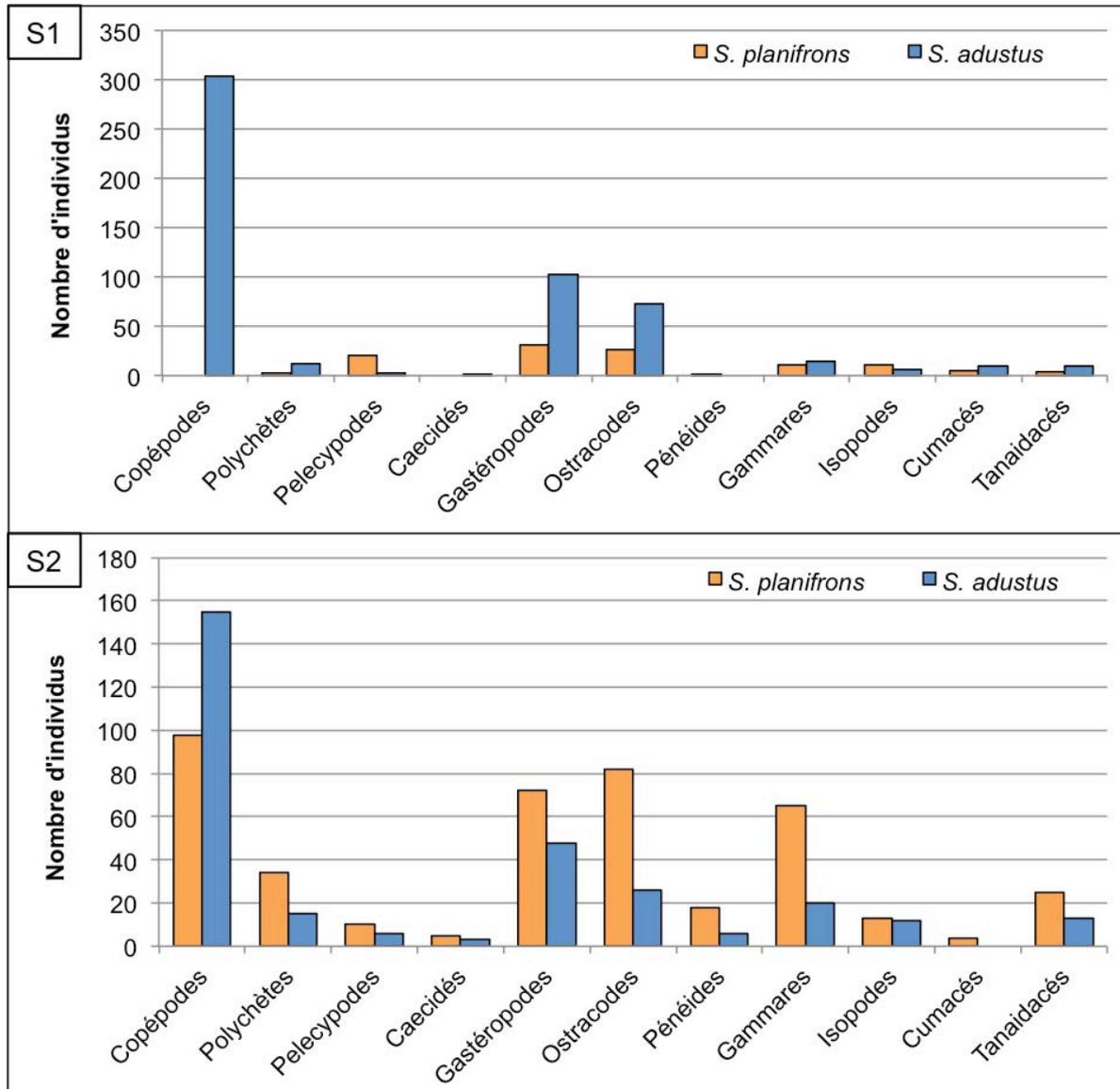


Figure IV.4 : Nombre d'Invertébrés benthiques recensés, sur une surface d'environ 15 cm² de gazon algal, aux îlets Pigeon (S1) et à la passe à Colas (S2). Les gazons ont été échantillonnés dans les territoires de *S. adustus* (en bleu) et de *S. planifrons* (en orange).

III. Régimes alimentaires des *Stegastes*

L'étude des régimes alimentaires a été menée sur 50 individus de *Stegastes* : 15 *S. planifrons* et 10 *S. adustus* aux îlets Pigeon, 12 *S. planifrons* et 13 *S. adustus* à la passe à Colas. Les individus collectés avaient tous atteint leur

taille de maturité sexuelle (Froese et Pauly, 2011), avec une longueur totale moyenne (\pm IC) de 10,9 (\pm 0,4) cm pour *S. adustus* et de 10,0 (\pm 0,4) cm pour *S. planifrons*.

Quels que soient l'espèce et le site, trois catégories alimentaires ont été identifiées dans les contenus stomacaux des poissons : les macroalgues, le gazon algal et les Invertébrés benthiques (Tableau IV.4).

Tableau IV.4 : Poids secs moyens (W% \pm IC) et fréquence d'occurrence (F%) des aliments ingérés par *Stegastes planifrons* (Sp) et *S. adustus* (Sa) aux îlets Pigeon (S1) et à la passe à Colas (S2). Les comparaisons multiples ont été réalisées par des tests de Tukey, précédés par des analyses de variance. Les valeurs en gras indiquent les différences significatives entre les régimes alimentaires des deux espèces.

	Macroalgues		Gazon algal		Invertébrés	
	W (%)	F (%)	W (%)	F (%)	W (%)	F (%)
Îlets Pigeon						
<i>S. planifrons</i> (Sp)	26,4 \pm 11,6	60	17,7 \pm 10,3	47	55,9 \pm 6,0	100
<i>S. adustus</i> (Sa)	33,8 \pm 7,8	100	39,2 \pm 12,6	90	27,0 \pm 10,1	80
Comparaison Sp-Sa	p = 0,67		p = 0,02		p < 0,0001	
Passe à Colas						
<i>S. planifrons</i> (Sp)	10,2 \pm 7,9	38	37,0 \pm 8,3	100	52,9 \pm 9,6	100
<i>S. adustus</i> (Sa)	35,6 \pm 4,1	100	39,2 \pm 4,1	100	25,2 \pm 6,4	91
Comparaison Sp-Sa	p = 0,002		p = 0,99		p = 0,0001	
Comparaison S1-S2						
<i>S. planifrons</i>	p = 0,06		p = 0,02		p = 0,94	
<i>S. adustus</i>	p = 0,99		p = 0,99		p = 0,99	

Des sédiments ont également été trouvés dans certains estomacs ; cependant, ils ont été écartés des analyses du fait de leur très faible quantité. Les deux espèces présentent des régimes alimentaires différents, lorsque l'on considère simultanément les trois catégories alimentaires (MANOVA, $\lambda_{\text{WILKS}} = 0,36$, $F_{(3,44)} = 5,28$; p = 0,003). Les pourcentages de chaque catégorie alimentaire ont ensuite été comparés entre les deux espèces de poissons par des analyses de variance (ANOVA), suivies de tests de Tukey pour les comparaisons multiples (Tableau IV.4).

L'alimentation de *Stegastes adustus*, identique aux îlets Pigeon et à la passe à Colas, est caractérisée par une importante consommation de matière algale (macroalgues et gazon algal) et par une consommation modérée d'Invertébrés benthiques (Tableau IV.4). Ainsi, *S. adustus* ingère en proportions moyennes (\pm IC) 38,8 (\pm 0,2) % de gazon algal, 34,0 (\pm 0,9) % de macroalgues et 27,2 (\pm 0,7) % d'Invertébrés benthiques tous sites confondus. *Stegastes planifrons* ingère une part importante d'Invertébrés benthiques qui représentent plus de 50 % du contenu stomacal (en pourcentages de poids sec), quel que soit le site. Cependant, la présence de coquilles et d'exosquelettes peut entraîner une surestimation du poids d'Invertébrés ingérés. Lorsque les Invertébrés sont calcinés dans un four à moufle, la partie organique de ces Invertébrés représente moins de 15 % du contenu stomacal de *S. planifrons* (Figure IV.5).

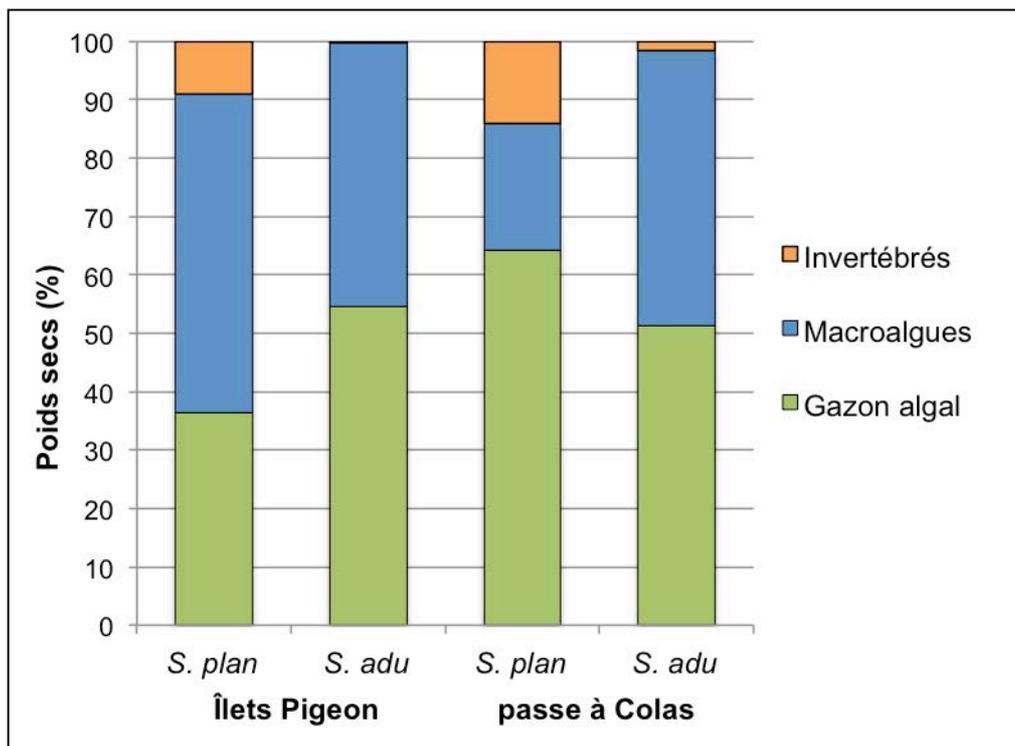


Figure IV.5 : Poids secs moyens (en %) de chaque catégorie alimentaire ingérée par *Stegastes planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux îlets Pigeon et à la passe à Colas, après calcination des Invertébrés au four à moufle.

Parallèlement, *S. planifrons* présente une consommation de matière algale différente selon le site, avec une ingestion de macroalgues plus importante aux

îlets Pigeon et une consommation de gazon plus importante à la passe à Colas (Tableau IV.4).

Sept catégories de Protozoaires et d’Invertébrés ont été identifiées dans les contenus stomacaux : des Pélécy-podes, des Gastéropodes, des Polychètes, des Copépodes, des Foraminifères, des crevettes Pénéides et des larves zoé (Figure IV.6). Du fait de leurs faibles proportions, les trois dernières catégories ont été regroupées en une seule catégorie, appelée « autres » sur la figure IV.7.

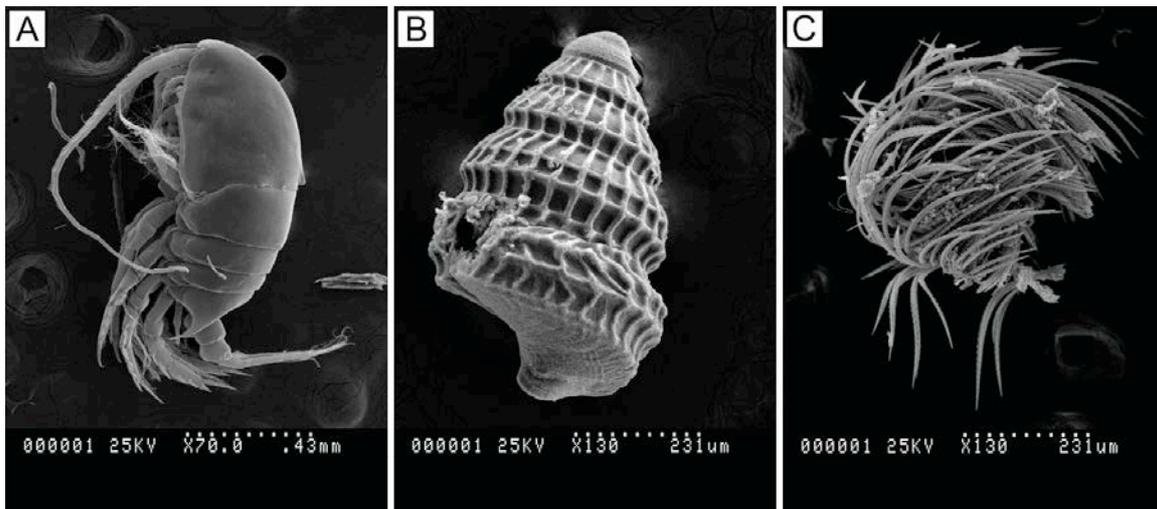


Figure IV.6 : Exemple d’Invertébrés collectés dans les contenus stomacaux des *Stegastes*, observés au microscope électronique à balayage. A) Copépode, B) Gastéropode et C) Polychète (Photos : C. Bezac).

Stegastes planifrons et *S. adustus* ingèrent préférentiellement des Copépodes qui constituent le groupe dominant dans les contenus stomacaux (Figure IV.7). Il existe cependant une disparité entre *S. planifrons* qui n’ingère quasiment que des Copépodes et *S. adustus* qui ingère divers Invertébrés dans des proportions variées. Ainsi, *S. adustus* consomme entre 19 % et 24 % de Polychètes tandis que cette catégorie représente moins de 2 % des Invertébrés ingérés par *S. planifrons*. Pareillement, les trois catégories classées dans un groupe « autres », c’est-à-dire les Foraminifères, les crevettes Pénéides et les larves zoé, ne sont ingérées que par *S. adustus*. Par ailleurs, une différence entre les sites a été observée, notamment pour l’ingestion de Gastéropodes qui n’ont été observés que chez les *Stegastes* provenant de la passe à Colas (Figure IV.7).

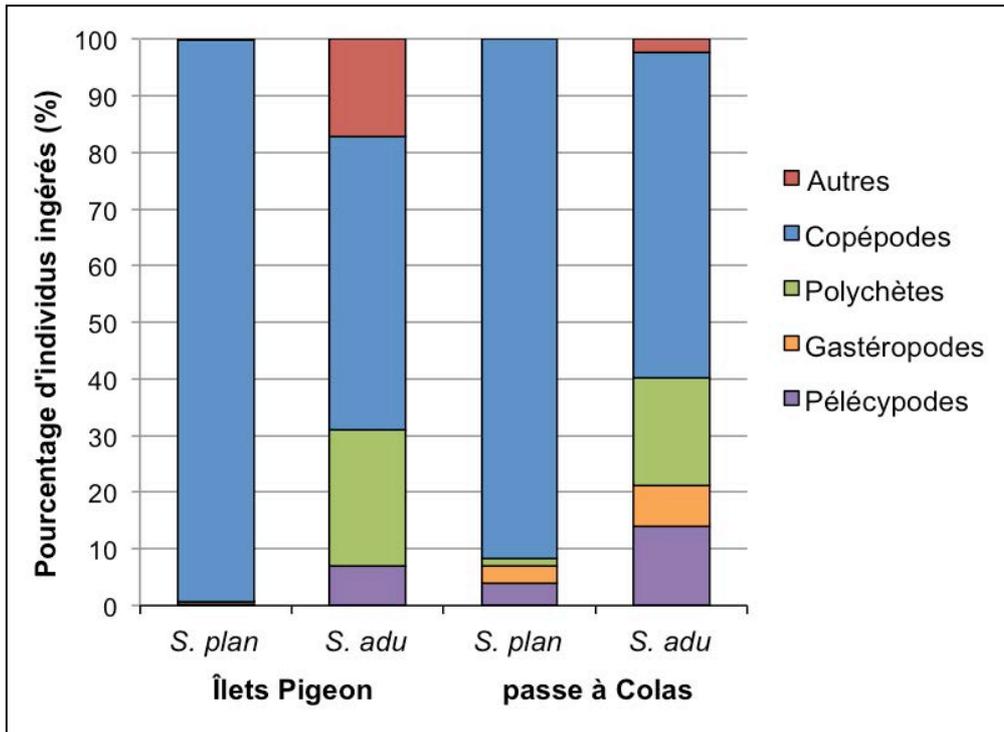


Figure IV.7 : Invertébrés ingérés par *S. planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux îlets Pigeon et à la passe à Colas en pourcentages d'individus. Autres : Foraminifères, larves zoé et crevettes Penéides.

IV. Rapports isotopiques des sources et des consommateurs

Les ressources potentielles collectées au sein des territoires de *Stegastes planifrons* et *S. adustus* ont été soumises à des analyses isotopiques, afin d'obtenir les rapports isotopiques en carbone et en azote de chacune des sources. Du fait de leur faible quantité, les signatures isotopiques des Invertébrés ont été mesurées en considérant l'ensemble des individus issus de chaque échantillon de gazon. De la même manière, les différentes espèces algales constitutives du gazon n'ont pas été séparées et les signatures isotopiques ont été mesurées pour ce compartiment dans son intégralité. En revanche, les signatures isotopiques ont été mesurées pour chaque espèce de macroalgues (Figure IV.8). Les espèces de macroalgues ont initialement été classées en deux groupes : les espèces molles et les espèces calcifiées (voir Tableau IV.2). Les signatures isotopiques des espèces molles ont ensuite été comparées par des tests de Kruskal-Wallis (Figure IV.8). Sur chaque site et pour chaque territoire de *Stegastes*, les espèces de macroalgues molles présentent des signatures isotopiques très proches. Cependant, les deux

espèces *Ventricaria ventricosa* et *Dictyosphaeria cavernosa*, qui n'ont été trouvées que dans les territoires de *S. adustus* à la passe à Colas, ont montré des signatures isotopiques en carbone et en azote statistiquement différentes des autres espèces molles (Figure IV.8).

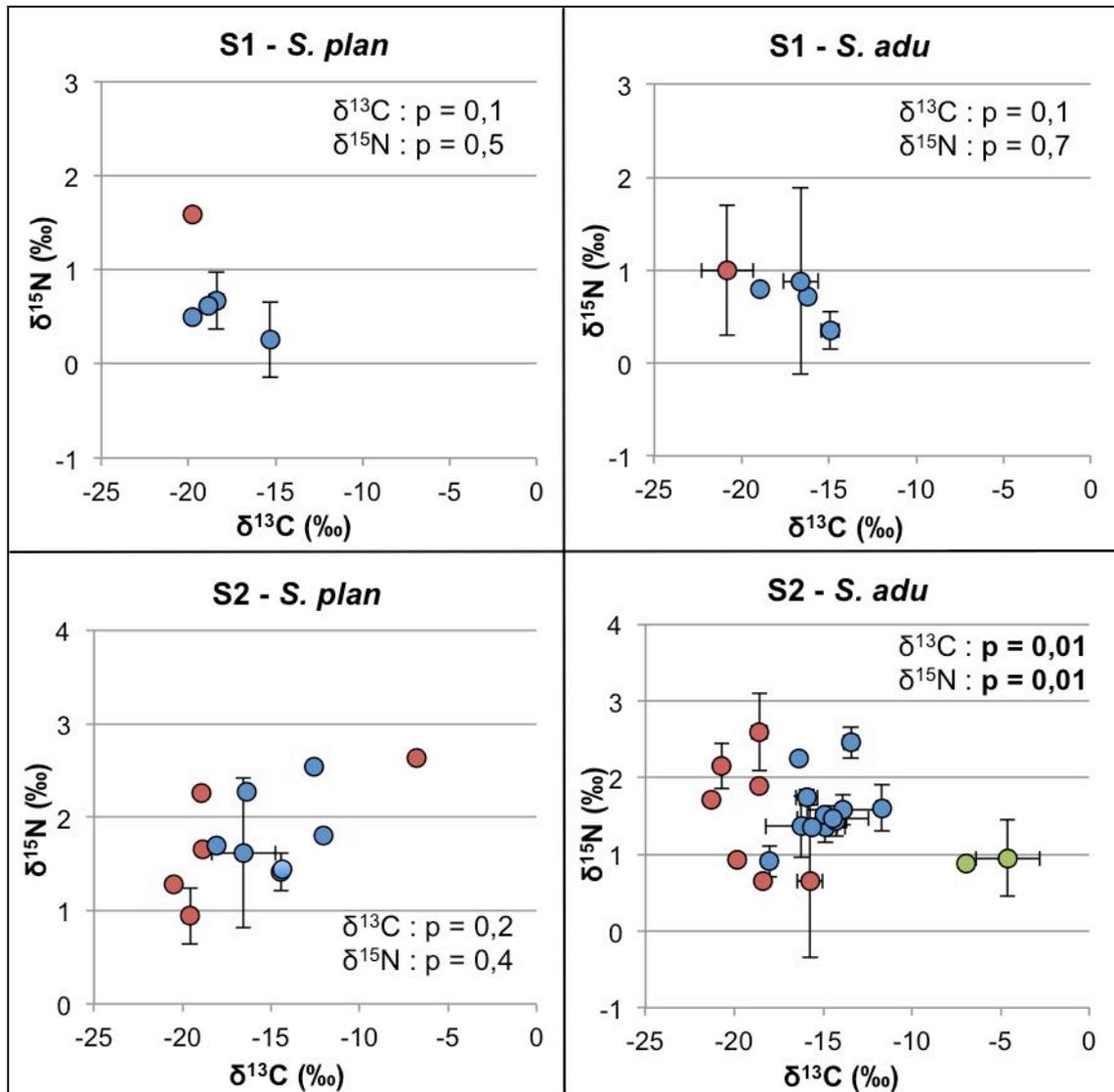


Figure IV.8 : Valeurs moyennes (\pm IC) des rapports $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des différentes espèces de macroalgues collectées dans les territoires de *Stegastes planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux îlets Pigeon (S1) et à la passe à Colas (S2). Les points rouges indiquent les espèces calcifiées, les points bleus les espèces molles et les points verts représentent les deux espèces *Ventricaria ventricosa* et *Dictyosphaeria cavernosa*. Les comparaisons entre les signatures des espèces molles ont été réalisées par des tests de Kruskal-Wallis.

Les rapports isotopiques ont également été mesurés dans les muscles dorsaux des deux espèces de *Stegastes*. Les structures trophiques des deux espèces aux îlets Pigeon et à la passe à Colas sont présentées dans les

diagrammes isotopiques (Figure IV.9). Dans ces diagrammes, les deux catégories de macroalgues, calcifiées et molles, sont représentées par leurs signatures isotopiques moyennes. La signature moyenne des macroalgues molles à la passe à Colas dans les territoires de *S. adustus* ne comprend pas les espèces *Ventricaria ventricosa* et *Dictyosphaeria cavernosa* (Figure IV.9). L'ensemble des signatures isotopiques relatives aux *Stegastes* est donné en annexe 7.

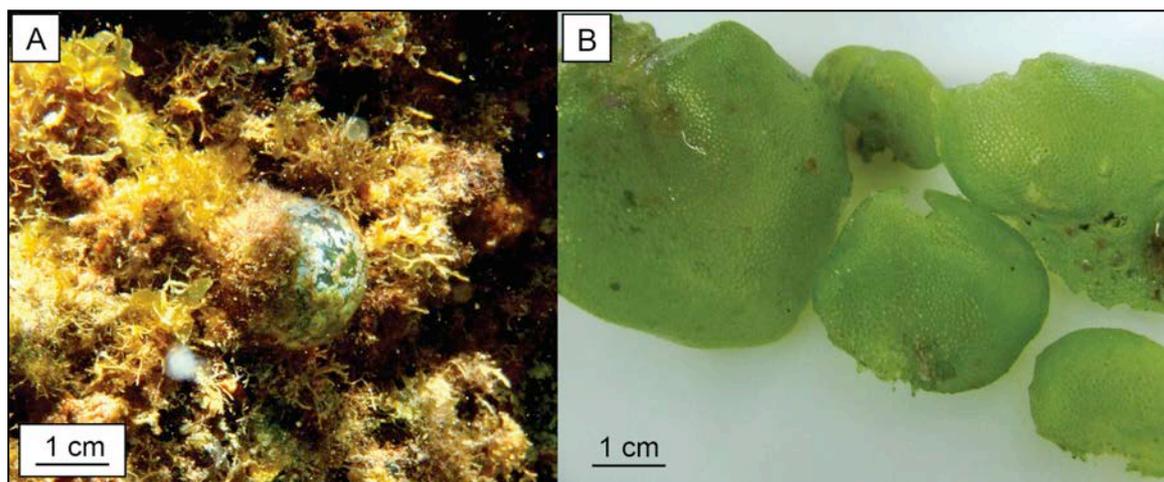


Figure IV.9 : Illustration des deux espèces (A) *Ventricaria ventricosa* et (B) *Dictyosphaeria cavernosa* (Photos : C. Dromard).

Les signatures isotopiques de la matière organique particulaire (MOP) et du zooplancton (Zoo) sont très variables au niveau de chaque site, en présentant des écarts types importants. À la passe à Colas, la MOP présente une signature moyenne en carbone plus faible qu'aux Îlets Pigeon et le zooplancton une signature moyenne en azote plus élevée (Figure IV.10). Ces deux sources présentent cependant les signatures isotopiques en carbone les plus faibles quel que soit le site. Les signatures isotopiques du biofilm présentent des écarts types plus réduits et des valeurs en carbone plus faibles aux îlets Pigeon qu'à la passe à Colas. Les Invertébrés benthiques montrent une variabilité de leurs signatures isotopiques qui peut être due à leur appartenance taxinomique différente ou encore à des variations d'ordre spatial. Les macroalgues et le gazon algal présentent les signatures en azote les plus faibles, justifiant leur position de producteurs primaires à la base des réseaux trophiques (Figure IV.10). Parmi les macroalgues, les espèces calcifiées présentent des signatures en carbone plus

faibles que celles des espèces molles quels que soient le site et l'espèce de poissons. Les détritits affichent des signatures isotopiques moyennes en azote plus élevées que celles des producteurs primaires.

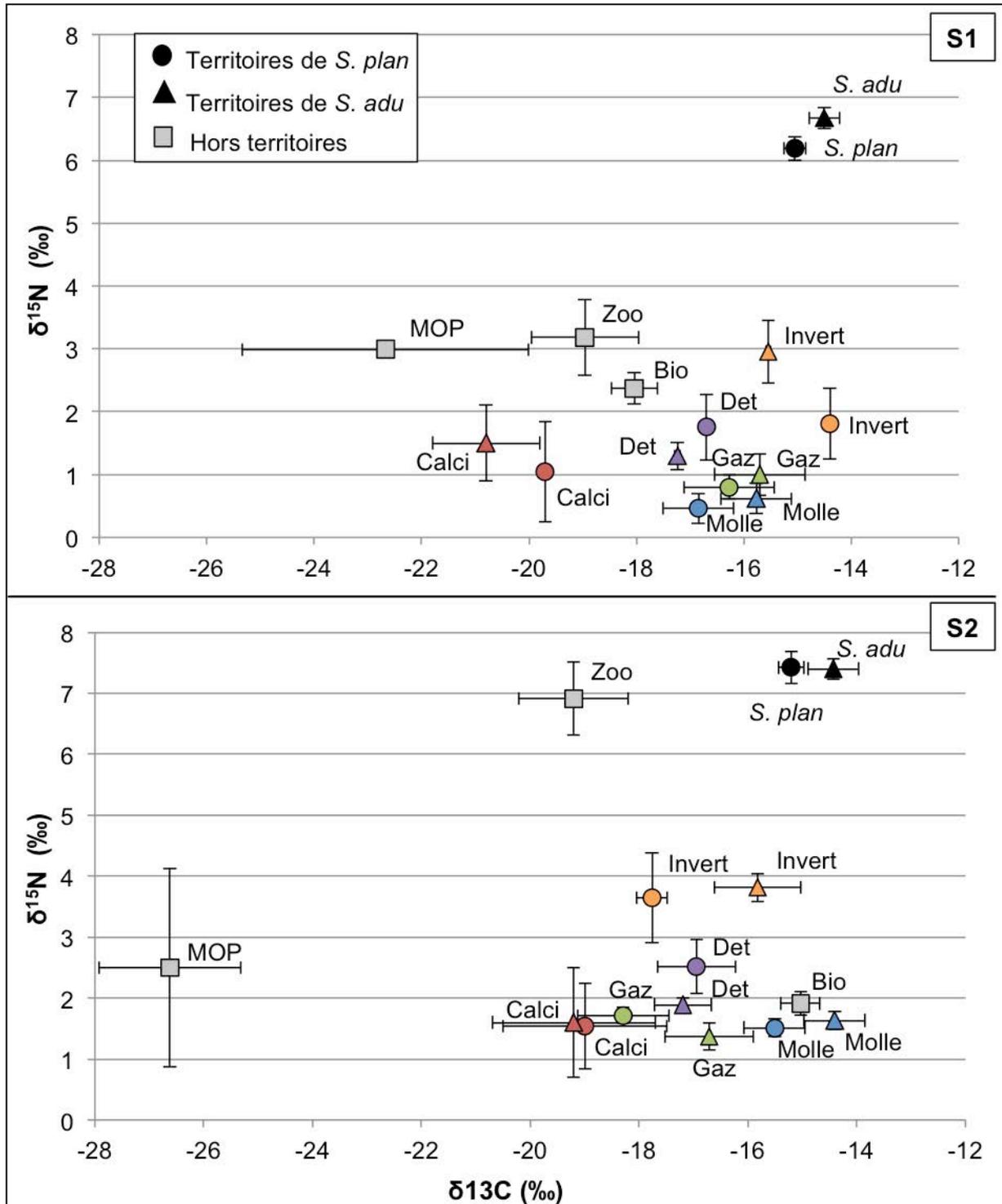


Figure IV.10 : Valeurs moyennes (\pm IC) des rapports $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de *S. planifrons* (*S. plan* ; cercles), *S. adustus* (*S. adu* ; triangles) et des ressources collectées au sein de leur territoire. Invert : Invertébrés benthiques ; Molles: macroalgues molles ; « Calci » : macroalgues calcifiés ; Gaz : gazon algal ; Det : Détritits ; Zoo : zooplancton ; MOP : matière organique particulaire. S1 : Îlets Pigeon ; S2 : Passe à Colas.

En prévision des modèles de mélange, qui seront utilisés pour déterminer les quantités relatives des sources de matière ingérées par les poissons, les sources alimentaires potentielles ont été ciblées et leurs signatures isotopiques ont été comparées par des analyses de variance dans chacune des quatre situations (deux sites, deux espèces). Comme *Stegastes planifrons* et *S. adustus* ne sont pas décrites comme des espèces s'alimentant dans la colonne d'eau, la matière organique particulaire (MOP) n'a pas été considérée comme une source alimentaire potentielle pour ces deux espèces. De même, le zooplancton, situé dans la colonne d'eau, qui n'a pas été retrouvé dans les contenus stomacaux et a également été écarté des analyses avec les modèles de mélange.

Les *Stegastes* sont rarement observés en train de s'alimenter sur le sédiment et très peu de sédiment a été retrouvé dans les contenus stomacaux. De la même manière, peu de surfaces de sédiment ont été localisées dans les territoires des deux espèces. Le biofilm qui se développe à la surface du sédiment n'a donc pas été pris en considération dans le modèle. Par ailleurs, les analyses sur la qualité nutritionnelle des sources ont montré que le biofilm prélevé était constitué en moyenne de 74 % de glucides insolubles. Ainsi, le biofilm ne semble pas jouer un rôle important en termes d'apports nutritifs.

Parmi les macroalgues collectées, les espèces « calcifiées » ont été écartées des analyses car elles n'interviennent pas ou peu dans l'alimentation des *Stegastes* (Montgomery et Gerking, 1980). Ces espèces calcifiées sont généralement peu abondantes dans les territoires (voir Figure IV.2 et Tableau IV.4) car elles sont éliminées par les *Stegastes* (Hata *et al.*, 2010). Lorsqu'elles sont présentes dans les territoires, elles sont souvent évitées par les consommateurs (Hinds et Ballantine, 1987), probablement du fait de leur faible qualité nutritionnelle et de leur texture (voir Chapitre 3). Parmi les espèces de macroalgues molles, les deux espèces *Dictyosphaeria cavernosa* et *Ventricaria ventricosa* ont été écartées des analyses. Même si elles sont présentes dans les territoires de *Stegastes*, ces deux espèces ne sont généralement pas consommées (Hinds et Ballantine, 1987) notamment du fait de leur morphologie qui les rend difficilement accessibles aux mâchoires des petits poissons (Figure IV.9). Ainsi,

les comparaisons ont été réalisées entre les signatures isotopiques du gazon algal, des macroalgues molles (sans *Dictyosphaeria cavernosa* et *Ventricaria ventricosa*), des détritits et des Invertébrés benthiques (Tableau IV.5).

Tableau IV.5 : Valeurs moyennes (\pm IC) des rapports $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de *Stegastes planifrons* et *S. adustus* et des ressources collectées dans leur territoire aux îlets Pigeon (A) et à la passe à Colas (B). Les signatures des sources ont été comparées dans chaque situation par des analyses de variance multivariées ; n est le nombre d'échantillons.

A. Îlets Pigeon	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	[C]%	[N]%
Territoires de <i>S. planifrons</i>					
Muscle de <i>S. planifrons</i>	5	-15,1 \pm 0,2	6,2 \pm 0,2		
Détritits	5	-16,7 \pm 0,1	1,8 \pm 0,5	16,3 \pm 1,3	2,1 \pm 0,4
Gazon algal	5	-16,3 \pm 0,8	0,8 \pm 0,2	33,8 \pm 1,5	3,3 \pm 0,4
Macroalgues molles	7	-16,8 \pm 0,7	0,5 \pm 0,2	9,6 \pm 1,0	1,7 \pm 0,1
Invertébrés benthiques	3	-14,4 \pm 0,1	1,8 \pm 0,6	50,8 \pm 0,5	8,8 \pm 0,5
Comparaisons entre sources		F _(3,16) = 6,52, p = 0,0002			
Territoires de <i>S. adustus</i>					
Muscle de <i>S. adustus</i>	5	-14,5 \pm 0,3	6,7 \pm 0,2		
Détritits	5	-17,2 \pm 0,1	1,3 \pm 0,2	15,4 \pm 1,4	2,2 \pm 0,1
Gazon algal	5	-15,7 \pm 0,8	0,5 \pm 0,3	20,2 \pm 1,1	2,2 \pm 0,2
Macroalgues molles	8	-15,8 \pm 0,7	0,6 \pm 0,2	11,9 \pm 1,3	1,9 \pm 0,2
Invertébrés benthiques	3	-15,5 \pm 0,1	3,0 \pm 0,5	39,3 \pm 0,5	6,7 \pm 0,5
Comparaisons entre sources		F _(3,17) = 7,78, p = 0,0001			

B. Passe à Colas	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	[C]%	[N]%
Territoires de <i>S. planifrons</i>					
Muscle de <i>S. planifrons</i>	5	-15,2 \pm 0,2	7,4 \pm 0,3		
Détritits	5	-16,9 \pm 0,7	2,5 \pm 0,4	23,8 \pm 1,2	3,0 \pm 0,7
Gazon algal	5	-18,3 \pm 0,8	1,7 \pm 0,1	33,4 \pm 0,6	2,9 \pm 0,4
Macroalgues molles	7	-15,5 \pm 0,6	1,5 \pm 0,2	6,4 \pm 1,7	1,6 \pm 0,2
Invertébrés benthiques	5	-17,8 \pm 0,3	3,6 \pm 0,7	44,6 \pm 0,5	8,3 \pm 0,5
Comparaisons entre sources		F _(3,18) = 13,7, p = 0,0001			
Territoires de <i>S. adustus</i>					
Muscle de <i>S. adustus</i>	5	-14,4 \pm 0,5	7,4 \pm 0,2		
Détritits	5	-17,2 \pm 0,5	1,9 \pm 0,1	17,1 \pm 1,4	2,4 \pm 0,2
Gazon algal	5	-16,7 \pm 0,8	1,4 \pm 0,2	30,3 \pm 2,3	2,7 \pm 0,4
Macroalgues molles	22	-14,4 \pm 0,6	1,6 \pm 0,2	5,3 \pm 1,2	1,6 \pm 0,5
Invertébrés benthiques	5	-15,8 \pm 0,8	3,8 \pm 0,2	47,9 \pm 0,5	8,8 \pm 0,5
Comparaisons entre sources		F _(3,33) = 13,5, p = 0,0001			

Les analyses de variance montrent une différence significative entre les signatures des sources alimentaires au niveau de chaque site et dans chaque territoire (Tableau IV.5). Les signatures de carbone et d'azote de chaque compartiment biologique ont également été comparées entre les sites par des tests de Kruskal-Wallis (Tableau IV.6).

Tableau IV.6 : Comparaisons entre sites des signatures isotopiques des différents compartiments biologiques étudiées. S1 : Îlets Pigeon ; S2 : Passe à Colas. Les comparaisons ont été réalisées par des tests de Kruskal-Wallis.

Échantillons	Isotopes	H	p	Comparaisons
Muscles de <i>Stegastes</i>	$\delta^{13}\text{C}$	0,366	0,545	S1 = S2
	$\delta^{15}\text{N}$	14,28	0,0002	S1 < S2
Invertébrés benthiques	$\delta^{13}\text{C}$	6,812	0,009	S1 < S2
	$\delta^{15}\text{N}$	4,247	0,345	S1 = S2
Gazon algal	$\delta^{13}\text{C}$	3,981	0,046	S1 > S2
	$\delta^{15}\text{N}$	6,893	0,008	S1 < S2
Macroalgues	$\delta^{13}\text{C}$	5,948	0,01	S1 < S2
	$\delta^{15}\text{N}$	22,71	0,0001	S1 < S2
Détritux	$\delta^{13}\text{C}$	0,143	0,705	S1 = S2
	$\delta^{15}\text{N}$	7,852	0,005	S1 < S2

Les muscles de *Stegastes* présentent ainsi des signatures isotopiques en carbone similaires dans les deux sites, tandis que leurs signatures en azote sont plus élevées à la passe à Colas. À l'exception des Invertébrés, les signatures en azote des sources sont également plus élevées à la passe à Colas., tandis que les signatures en carbone montrent une distribution plus aléatoire (Tableau IV.6).

Les signatures isotopiques des compartiments biologiques ont également été comparées entre les territoires de *Stegastes* au niveau de chaque site (Tableau IV.7). Dans les deux sites, *S. planifrons* présente des $\delta^{13}\text{C}$ inférieurs à ceux de *S. adustus*. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont également plus faibles chez *S. planifrons* que chez *S. adustus* aux Îlets Pigeon, tandis qu'ils sont similaires à la passe à Colas. Les signatures en azote des sources sont identiques entre les territoires des deux espèces dans chaque site, excepté pour les détritux dont le $\delta^{15}\text{N}$ est plus élevé dans les territoires de *S. planifrons* à la passe à Colas. Les signatures isotopiques

en carbone sont généralement identiques entre les sources dans chaque site, sauf pour les Invertébrés et les détritrus.

Tableau IV.7: Comparaisons des signatures isotopiques des différents compartiments biologiques étudiés entre les territoires de *S. planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux îlets Pigeon (A) et à la passe à Colas (B). Les comparaisons ont été réalisées par des tests de Kruskal-Wallis.

A. Îlets Pigeon	Signatures	H	p	Comparisons
Muscles de <i>Stegastes</i>	$\delta^{13}\text{C}$	4,81	0,02	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	5,77	0,02	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
Invertébrés	$\delta^{13}\text{C}$	3,86	0,04	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1,19	0,28	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Gazon algal	$\delta^{13}\text{C}$	1,84	0,17	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0,09	0,75	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Macroalgues	$\delta^{13}\text{C}$	0,48	0,48	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0,01	0,91	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Détritrus	$\delta^{13}\text{C}$	6,90	0,008	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1,35	0,25	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>

B. Passe à Colas	Signatures	H	p	Comparisons
Muscles de <i>Stegastes</i>	$\delta^{13}\text{C}$	6,82	0,009	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0,02	0,91	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Invertébrés	$\delta^{13}\text{C}$	6,99	0,008	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0,09	0,75	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Gazon algal	$\delta^{13}\text{C}$	2,69	0,10	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	2,69	0,10	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Macroalgues	$\delta^{13}\text{C}$	0,37	0,54	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1,37	0,24	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Détritrus	$\delta^{13}\text{C}$	0,88	0,35	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	5,81	0,010	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>

V. Modèles de mélange et contributions des sources

L'objectif des calculs réalisés avec le modèle de mélange est de déterminer la contribution de chaque source potentielle (en %) à la production secondaire des *Stegastes*. Ce modèle apporte des informations sur l'assimilation des ressources

alimentaires par les deux espèces de *Stegastes*. Les sources utilisées dans le modèle sont celles consommées et potentiellement assimilées par ces poissons. Ainsi, dans les modèles, quatre sources ont été considérées : le gazon algal, les macroalgues molles, les détritits et les Invertébrés benthiques (Tableau IV.5). Les concentrations en carbone ([C]%) et en azote ([N]%) utilisées dans les modèles de mélange dit « concentration-dépendants », ont été corrigées afin de ne prendre en considération que la partie digeste des sources (Tableau IV.5). Ainsi, celles qui contiennent des taux importants de glucides insolubles, telles que les macroalgues et le gazon algal, ne sont pas assimilées de la même façon que les sources plus directement assimilables telles que les détritits. Un fractionnement isotopique commun a été déterminé en tenant compte des valeurs citées dans la littérature et des valeurs obtenues par l'algorithme décrit par Caut *et al.* (2009). Les facteurs de fractionnement moyens (\pm écarts types) ont ainsi été fixés à 1,6 (\pm 0,5) ‰ pour le carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) et 5,1 (\pm 0,4) ‰ pour l'azote ($\Delta^{15}\text{N}$).

Parmi les sources potentielles collectées dans les territoires, les détritits et les macroalgues présentent le plus fort taux de contribution au régime alimentaire des deux espèces de poissons, et cette tendance est générale quels que soient le site ou l'espèce considérés (Tableau IV.8).

Tableau IV.8 : Contributions moyennes, minimales et maximales (intervalles de crédibilité bayésiens) du gazon algal, des macroalgues molles, des détritits et des Invertébrés benthiques dans le régime alimentaire de *S. planifrons* et *S. adustus*, aux îlets Pigeon et à la passe à Colas (en gras, les valeurs les plus élevées).

Espèce étudiée	<i>S. planifrons</i>		<i>S. adustus</i>	
	Îlets Pigeon	Passe à Colas	Îlets Pigeon	Passe à Colas
Contribution (%)				
Gazon algal	26,7 (1,7 - 48,7)	21,0 (0,2 - 41,9)	23,9 (1,2 - 43,5)	25,3 (1,1 - 46,8)
Macroalgues	33,2 (4,0 - 57,9)	37,2 (5,7 - 67,4)	29,0 (2,1 - 51,2)	32,9 (2,1 - 59,5)
Détritits	31,9 (3,7 - 55,4)	30,8 (3,8 - 54,1)	31,3 (5,4 - 54,1)	29,1 (2,1 - 51,5)
Invertébrés	8,2 (0,0 - 19,6)	11,0 (0,0 - 25,6)	15,8 (3,2 - 31,1)	12,7 (1,5 - 27,4)

Les détritits et les macroalgues contribuent respectivement en moyenne à $30,8 \pm 1,2$ % et $33,1 \pm 3,4$ % au régime alimentaire des deux *Stegastes*. Le gazon

algal se place en troisième position dans la contribution au régime alimentaire tandis que les Invertébrés représentent la moins assimilée des quatre sources considérées.

VI. Relation entre les valeurs nutritionnelles et la contribution des sources

Les concentrations de protéines, lipides, glucides solubles et insolubles ont été mesurées dans les différentes sources issues des territoires de *Stegastes* (Tableau IV.9). Ces concentrations sont exprimées en pourcentages de matière organique analysée. Les concentrations de macronutriments dans les Invertébrés benthiques ont été mesurées seulement aux îlets Pigeon, étant donné la faible quantité d'individus prélevés à la passe à Colas. Ainsi, les concentrations utilisées pour les Invertébrés sont les mêmes dans les deux sites. Pour la même raison, les concentrations en macronutriments n'ont pas pu être mesurées pour trois espèces de macroalgues, *Agarhiella subulata*, *Martensia pavonica* et *Hydropuntia caudata*. Les concentrations moyennes en macronutriments des autres espèces de macroalgues sont données dans le Tableau IV.9 et exprimées en pourcentages de matière organique sèche. Le détail des concentrations par espèces de macroalgues est donné en annexe 8.

La valeur nutritionnelle des sources a été estimée à partir des concentrations en macronutriments, en considérant que les sources présentant de fortes concentrations en protéines, lipides et glucides solubles représentent des réservoirs d'énergie, tandis que les sources présentant de fortes concentrations en glucides insolubles sont peu digestes et représentent donc des sources de faible valeur nutritionnelle.

Parmi les sources considérées, les Invertébrés benthiques présentent les plus fortes concentrations en protéines et en lipides. Les macroalgues molles et les détritiques présentent des concentrations en protéines et en lipides intermédiaires, tandis que le gazon affiche les concentrations en protéines les plus faibles. Cette tendance est générale, quel que soit le site étudié (Tableau IV.9).

Tableau IV.9: Concentrations (% de matière organique sèche ± IC) en protéines, lipides, glucides solubles (G. solubles) et glucides insolubles (G. insolubles) dans les principales ressources collectées dans les territoires de *Stegastes* aux îlets Pigeon (A) et à la passe à Colas (B). G : gazon algal ; D : détritux ; M : macroalgues molles ; I : Invertébrés. Les comparaisons ont été réalisées par des analyses de variance suivies de comparaisons multiples par le test de Tukey.

A. Îlet Pigeon	Protéines	Lipides	G. solubles	G. insolubles
Gazon Algal	9,5 ± 1,3	8,0 ± 2,0	20,8 ± 5,0	61,7 ± 5,4
Détritux	18,4 ± 3,6	16,5 ± 1,9	27,7 ± 4,6	40,2 ± 3,4
Macroalgues molles	16,2 ± 6,8	18,5 ± 10,9	34,2 ± 4,3	39,0 ± 6,0
Invertébrés benthiques	26,6 ± 4,4	23,2 ± 2,5	34,1 ± 3,4	16,1 ± 3,5
Résultats des ANOVA	$F_{(3,42)} = 7,6$	$F_{(3,39)} = 11,1$	$F_{(3,42)} = 1,4$	$F_{(3,40)} = 61,2$
Significativité	$p = 0,0003$	$p = 0,0001$	$p = 0,27$	$p = 0,0001$
Comp. multiples	G < D = M < I	G < D = M < I	G = D = M = I	I < D = M < G

B. Passe à Colas	Protéines	Lipides	G. solubles	G. insolubles
Gazon algal	2,6 ± 1,7	8,2 ± 1,1	22,6 ± 7,6	66,6 ± 7,4
Détritux	20,6 ± 2,3	13,1 ± 1,6	19,7 ± 2,4	46,7 ± 3,3
Macroalgues molles	17,4 ± 5,0	15,8 ± 3,1	29,0 ± 7,0	41,5 ± 4,3
Invertébrés benthiques	26,6 ± 4,4	23,2 ± 2,5	34,1 ± 3,4	16,1 ± 3,5
Résultats des ANOVA	$F_{(3,79)} = 9,7$	$F_{(3,79)} = 8,9$	$F_{(3,79)} = 3,3$	$F_{(3,76)} = 35,8$
Significativité	$p = 0,0001$	$p = 0,0001$	$p = 0,002$	$p = 0,0001$
Comp. multiples	G < D = M < I	G < D = M < I	D < G = M < I	I < D = M < G

Les concentrations en glucides solubles des catégories alimentaires varient entre les sites. Aux îlets Pigeon, toutes les catégories alimentaires présentent des concentrations similaires en glucides solubles. En revanche, à la passe à Colas, les comparaisons multiples montrent que les concentrations en glucides solubles les plus élevées ont été mesurées dans les Invertébrés tandis que les concentrations les plus faibles ont été dosées dans les détritux. Sur ce site, les macroalgues et le gazon algal présentent des concentrations en glucides solubles similaires.

Enfin, les comparaisons multiples montrent que le gazon est la source dont les concentrations en glucides insolubles sont les plus élevées. Les concentrations les plus faibles ont été mesurées dans les Invertébrés. Les macroalgues et les détritux présentent les mêmes concentrations en glucides insolubles.

Du fait de leurs concentrations élevées en protéines, lipides et glucides solubles, mais aussi de leurs concentrations faibles en glucides insolubles, les Invertébrés représentent la source alimentaire la plus intéressante pour les *Stegastes* en termes d'apports nutritifs. Les détritiques et les macroalgues ont des qualités nutritionnelles similaires et intermédiaires. En revanche, le gazon est caractérisé par de faibles concentrations en protéines et en lipides ainsi que par de fortes concentrations de glucides insolubles. La qualité nutritionnelle du gazon algal est donc la plus faible parmi les sources étudiées (Tableau IV.9)

D'après les modèles de mélange, les Invertébrés sont les sources les moins assimilées par les *Stegastes* alors qu'ils sont caractérisés par une forte qualité nutritionnelle. La faible contribution des Invertébrés aux régimes alimentaires des deux espèces de poissons semble être liée, d'une part aux faibles quantités ingérées et, d'autre part, à leur structure anatomique qui les rend plus difficilement assimilables (présence de coquilles et de carapaces). Les macroalgues et les détritiques, qui présentent des qualités nutritionnelles intermédiaires, sont les sources les plus assimilées d'après les modèles de mélange. Enfin, la faible contribution du gazon dans les régimes alimentaires des deux espèces peut être expliquée par la faible qualité nutritionnelle de ce compartiment.

En conclusion, les concentrations de macronutriments expliquent une partie des contributions mesurées par les modèles de mélange, notamment pour les macroalgues, les détritiques et le gazon, tandis que les contributions des Invertébrés sont davantage expliquées par leur structure anatomique et leur faible consommation.

VII. Conclusions

L'étude des contenus stomacaux a montré que les deux espèces de poissons avaient une alimentation proche, avec cependant une consommation d'Invertébrés plus importante pour *Stegastes planifrons*. Les Invertébrés benthiques ingérés par *S. planifrons* sont principalement des Copépodes, ce qui peut expliquer qu'ils aient été retrouvés en faible abondance dans le gazon algal

des territoires de cette espèce. En considérant seulement leur partie organique, les Invertébrés contribuent à 15% du régime alimentaire de *S. planifrons*. Ainsi, les Invertébrés sont ingérés en faibles quantités par les deux espèces. Malgré cette légère différence d'ingestion, qui reflète les aliments ingérés juste avant la capture des individus, les assimilations de ressources calculées par les modèles de mélange sont proches entre les deux espèces. Par ailleurs, *S. adustus* et *S. planifrons* présentent des signatures en azote proches, indiquant un niveau trophique similaire. *S. planifrons* et *S. adustus* présentent donc des niches trophiques très proches.

Les deux espèces puisent les mêmes ressources benthiques, mais issues de leurs propres territoires. Elles ingèrent et assimilent les macroalgues molles de façon importante. La contribution des macroalgues dans le régime alimentaire des deux espèces semble liée à leur qualité nutritionnelle intéressante. Les macroalgues conservées au sein des territoires sont de précieuses ressources alimentaires pour les *Stegastes*. Les macroalgues non désirées sont éliminées du territoire tandis que les espèces préférées sont conservées (Emery, 1973 ; Ceccarelli *et al.*, 2001 ; Hata *et al.*, 2010). Cependant, parmi les espèces molles récoltées dans les territoires, certaines espèces pourraient être préférentiellement consommées par les *Stegastes*, notamment du fait de leur qualité nutritionnelle plus élevée, comme par exemple *Acanthophora spicifera* et *Hypnea* sp, qui présentent de fortes concentrations en glucides solubles et de faibles concentrations en glucides insolubles (Annexe 8). A l'inverse, certaines espèces doivent contribuer faiblement aux apports nutritionnels, soit du fait de leur teneur en molécules répulsives, telles que *Dictyota cf pulchella* ou *Caulerpa* sp. (Schmitt *et al.*, 1995 ; Vallim *et al.*, 2005 ; Erickson *et al.*, 2006), soit du fait de leur texture coriacée telles que les sargasses. Cependant, les parts respectives des espèces de macroalgues molles au régime alimentaire des *Stegastes* n'ont pu être analysées séparément dans les modèles de mélange car leurs signatures isotopiques, très proches, ne permettent pas de les distinguer.

Les détritits n'ont pas pu être identifiés dans les contenus stomacaux, soit parce que la méthode utilisée (loupe binoculaire) n'était pas adaptée à leur

identification, soit parce qu'ils ont été rapidement dégradés dans les contenus stomacaux, ou soit parce que ces détritits sont restés piégés dans le gazon algal. Malgré cela, les modèles de mélange ont indiqué une forte contribution des détritits dans le régime alimentaire des *Stegastes*. L'importance des détritits dans l'alimentation des poissons herbivores a déjà été démontrée (Robertson, 1982 ; Wilson et Bellwood, 1997 ; Crossman *et al.*, 2001 ; Wilson, 2002). Cette assimilation importante des détritits peut être liée à leur qualité nutritionnelle, similaire à celle des macroalgues. Parallèlement, les détritits sont plus efficacement assimilés du fait de leur forte digestibilité liée à leur faible concentration en glucides insolubles et au fait qu'ils sont constitués de fines particules facilement assimilables.

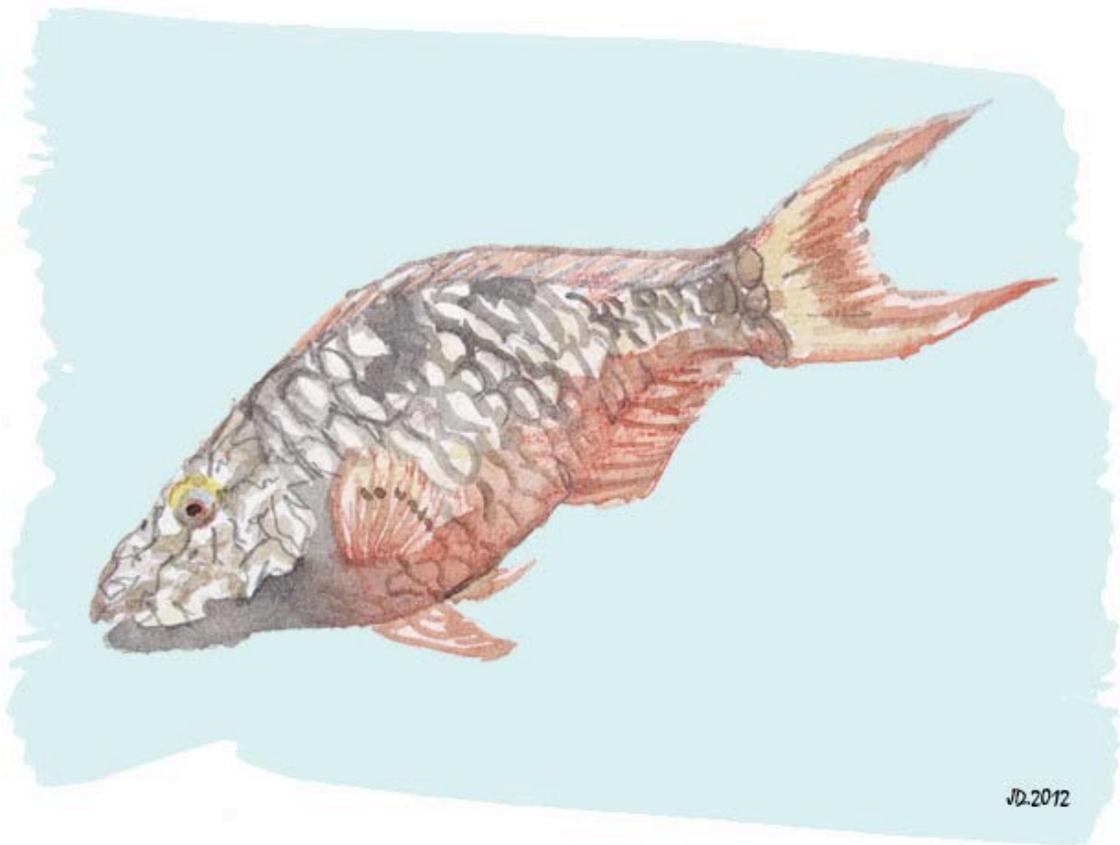
En accord avec les résultats trouvés par Crossman *et al.* (2001), le gazon algal présente des concentrations en macronutriments inférieures à celles des détritits. Dans la présente étude, le gazon est ingéré par les deux espèces en quantités importantes, cependant sa contribution au régime alimentaire des *Stegastes* est moins importante que celle des détritits et des macroalgues. Ce résultat des modèles de mélange peut être relié à la faible qualité nutritionnelle du gazon. Le maintien du gazon est une activité importante pour les *Stegastes*. Même s'il représente un faible intérêt nutritionnel, il joue un rôle conséquent en piégeant les détritits et en permettant le développement des petits Invertébrés benthiques.

Enfin, les Invertébrés sont peu ingérés et faiblement assimilés, probablement en lien avec leur anatomie (coquilles, exosquelette). Les Invertébrés possèdent pourtant la plus forte qualité nutritionnelle parmi les sources étudiées. Nos résultats confirment ainsi analytiquement que les Invertébrés semblent simplement compléter les apports en protéines et en lipides chez les *Stegastes*, comme l'ont démontré d'autres auteurs (Klumpp *et al.*, 1988 ; Lobel, 1980 ; Zeller, 1988). Les adaptations physiologiques et comportementales des poissons jouent ainsi, sans doute, un rôle aussi important que la qualité nutritive des sources dans leurs choix alimentaires.

Les résultats concernant les régimes alimentaires des deux *Stegastes* (ingestion et assimilation) sont similaires d'un site à l'autre. Cependant, une différence de signatures isotopiques en azote a été observée entre les deux sites, sur l'ensemble de la structure trophique (incluant les sources et les consommateurs). A la passe à Colas, les deux espèces et la majorité des sources ont montré des signatures en azote plus élevées, indiquant une différence dans la nature et l'origine de la matière organique entre les deux sites, probablement liée à une influence plus élevée des apports anthropiques dans la passe à Colas.

La coexistence des deux espèces de *Stegastes* sur le récif, bien que présentant des niches trophiques similaires, peut s'expliquer par deux raisons. Premièrement, *S. planifrons* colonise habituellement des fonds plus profonds que ceux occupés par *S. adustus* (Emery, 1973 ; Waldner et Robertson, 1980 ; Gutiérrez, 1998) et cette ségrégation bathymétrique a été observée aux îlets Pigeon. Sur ce site, il existe donc une séparation spatiale entre les deux espèces. Deuxièmement, ces deux espèces sont territoriales et se nourrissent au sein de leur propre territoire. Cette utilisation exclusive des ressources de leurs territoires leur permet ainsi d'éviter une compétition alimentaire pour les mêmes ressources. Cependant, à la passe à Colas, les deux espèces cohabitent sur une étroite bande au sein de laquelle les territoires des deux espèces sont juxtaposés. Sur ce site, les territoires de *S. adustus* sont plus petits en taille et particulièrement riches en macroalgues, dont la plupart font partie des macroalgues non comestibles (macroalgues calcifiées). Ces observations reflètent ainsi une modification des activités et du comportement de *S. adustus*, suggérant des interactions compétitives négatives pour l'espace avec son congénère.

Chapitre 5 : Niches trophiques des Scaridae dans un récif



I. Introduction

Dans la Caraïbe, les familles des Scaridae et des Acanthuridae ont une importance considérable du fait de leur biomasse mais surtout de leur rôle écologique dans les récifs coralliens (Horn, 1989 ; Choat, 1991 ; Bouchon-Navaro, 1997 ; Kopp, 2007 ; Tolentino-Pablico *et al.*, 2008). Depuis le déclenchement du phénomène de « coral-algal phase shift » (Hughes, 1994 ; McManus et Polsenberg, 2004) et du déclin de l'oursin herbivore *Diadema antillarum* (Lessios *et al.*, 1984), ces deux familles ont été considérées comme les principales actrices de régulation de la biomasse algale dans les récifs (Mumby *et al.*, 2006).

Les Scaridae et les Acanthuridae ont été largement étudiés, notamment pour évaluer leur fonction sur la dynamique des populations algales en tant que guildes plus ou moins homogènes (Ogden et Lobel, 1978 ; Hatcher, 1983 ; Horn, 1989 ; Carpenter, 1986 ; Choat, 1991 ; Hay, 1991 ; Kopp, 2007 ; Brugneaux, 2012). Indépendamment de leur morphologie ou de leurs affinités taxinomiques, certaines espèces peuvent jouer des rôles complémentaires, ou à l'inverse, des rôles redondants (Burkepile et Hay, 2011). La description des niches trophiques spécifiques a ainsi toute son importance pour juger de cette diversité fonctionnelle.

La description des niches est un concept fondamental en écologie pour définir le rôle des espèces au sein d'un écosystème (Elton, 1927). Alors que les méthodes classiques d'observations directes (contenus digestifs, comptages des « bouchées », « bites » en anglais) apportent des informations ponctuelles sur l'alimentation des espèces, la méthode isotopique définit l'utilisation des ressources sur une période d'intégration plus longue, qui correspond au temps de renouvellement des tissus (Pinnegar et Polunin, 2000). Newsome *et al.* (2007) ont ainsi défini la notion de « niche isotopique » comme reflet de la niche trophique, bien que ces deux concepts ne soient pas similaires.

Dans ce chapitre, l'utilisation des isotopes stables a été proposée pour définir les niches trophiques de dix espèces de poissons herbivores. Cette

approche a été couplée à l'analyse des contenus des tractus digestifs, nécessaire pour décrire les habitudes alimentaires des espèces. La qualité nutritionnelle des sources a été également évaluée dans ce chapitre pour comprendre les choix alimentaires des poissons étudiés.

Ainsi, plusieurs questions ont été abordées dans ce chapitre :

- 1) Peut-on définir précisément les niches trophiques des dix espèces étudiées en considérant les proportions de ressources ingérées et assimilées ?
- 2) Les espèces étudiées ont-elles toutes la même niche trophique ? Existe-t-il des groupes de niches trophiques similaires ?
- 3) Les poissons herbivores utilisent-ils les ressources (en termes d'ingestion et d'assimilation) en fonction de leur qualité nutritionnelle ?
- 4) Est-il possible de mettre en évidence une utilisation du corail vivant par les Scaridae, grâce à l'approche isotopique ?

II. Régimes alimentaires

Le régime alimentaire des dix espèces étudiées (Tableau V.1) a été déterminé par observation des contenus des tractus digestifs, par la méthode des points-intercepts.

Les éléments identifiés dans les contenus digestifs des individus ont été classés en six catégories : les Invertébrés benthiques, les macroalgues « molles », le gazon algal, les macroalgues calcifiées, le sédiment et enfin la matière organique non identifiée (Figure V.1 ; Annexe 9).

La catégorie des macroalgues « molles » regroupe les espèces algales matures et érigées dont la texture est non calcifiée ; cette catégorie est principalement constituée d'espèces algales d'aspect foliacé. Dans les contenus digestifs, la distinction entre les fragments de macroalgues filamenteuses et ceux

du gazon algal n'a pas toujours été possible. Les macroalgues filamenteuses ont ainsi été regroupées dans la catégorie « gazon algal ».

Tableau V.1 : Liste des espèces étudiées et leurs abréviations dans cette étude (Abre.), longueur totale (LT) en cm (min-max) et poids frais en g (min-max). n_{DIET} est le nombre d'individus par espèce étudié pour l'analyse des contenus digestifs.

Famille	Espèces étudiées	Abre.	n _{DIET}	LT (cm)	Poids frais (g)
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	Aba	12	16,6 (14,0–18,5)	95,2 (58,1–144,5)
Acanthuridae	<i>Acanthurus coeruleus</i>	Aco	10	21,9 (16,0–25,5)	238,6 (121,5–288,9)
Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i>	Ach	10	18,7 (16,2–22,6)	148,4 (99,0–231,1)
Scaridae	<i>Scarus iseri</i>	Sis	10	19,1 (17,5–21,5)	149,1 (98,8–225,0)
Scaridae	<i>Scarus taeniopterus</i>	Sta	11	21,6 (18,6–25,6)	227,2 (128,4–367,4)
Scaridae	<i>Scarus vetula</i>	Sve	10	24,0 (19,4–36,5)	321,8 (150,9–926,3)
Scaridae	<i>Sparisoma viride</i>	Svi	10	26,2 (19,0–37,5)	368,0 (156,0–791,7)
Scaridae	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Sau	10	19,4 (17,6–21,2)	139,2 (107,7–184,6)
Scaridae	<i>Sparisoma chrysopteron</i>	Sch	10	27,2 (18,5–34,1)	356,0 (110–666,8)
Scaridae	<i>Sparisoma rubripinne</i>	Sru	11	20,1 (16,0–30,1)	186,3 (91,0–542,3)

Le sédiment ne représente pas une ressource alimentaire. Il est ingéré en même temps que les autres sources et résulte du mode d'alimentation des espèces. Ainsi, une forte proportion de sédiment ingéré peut indiquer que les espèces considérées s'alimentent en grande partie sur les coraux morts ou vivants (bioérosion). Les particules de sédiment peuvent également résulter du broyage des macroalgues calcifiées ingérées.

La « matière organique non identifiée » a été retrouvée en grande quantité dans tous les contenus digestifs, à l'exception du contenu stomacal d'*Acanthurus coeruleus*. Cette matière peut avoir plusieurs origines et apporte une incertitude dans l'appréciation des régimes alimentaires. Les fines particules non identifiées peuvent résulter de la digestion de certaines sources (macroalgues, gazon), mais peuvent également correspondre à des détritits. Ainsi, les individus présentant plus de 80 % de matière non identifiée dans leur contenu digestif ont été écartés des analyses.

Bien que l'évaluation des régimes alimentaires des dix espèces se soit avérée délicate, certaines tendances ont pu être dégagées. Tout d'abord, les proportions d'éléments ingérés (macroalgues « molles », calcifiées, gazon, Invertébrés et sédiment) sont statistiquement différentes entre les espèces (MANOVA, $\lambda_{WILKS} = 0,003$, $F_{(9,57)} = 14,8$; $p < 0,0001$).

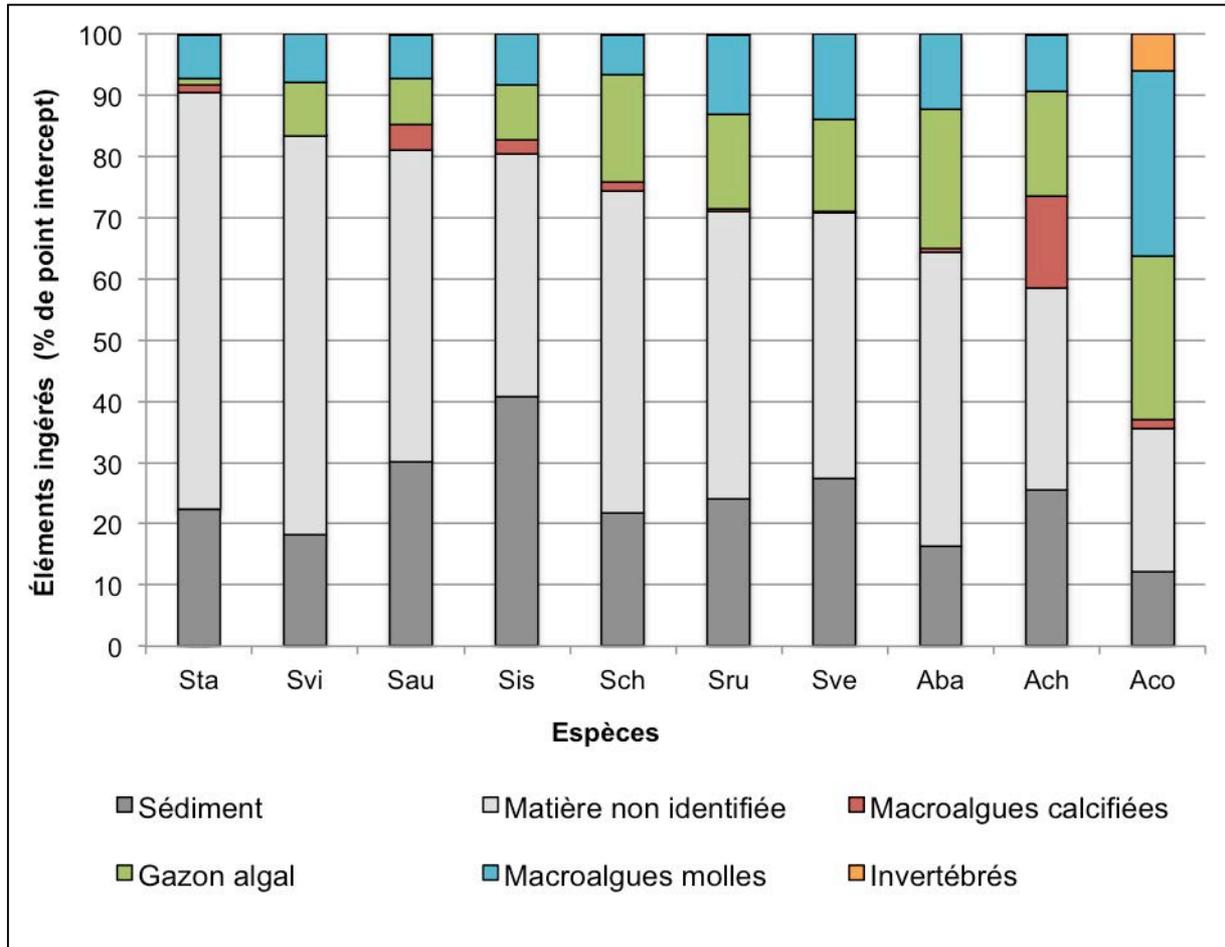


Figure V.1 : Pourcentages moyens d'éléments ingérés par les dix espèces de poissons. Les abréviations utilisées pour nommer les espèces sont définies dans le Tableau V.1.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les données issues de l'analyse des contenus digestifs. Les proportions d'éléments ingérés ont été définies comme variables quantitatives agissant sur la projection des individus. Les variables sont projetées dans le cercle des corrélations (Figure V.2) tandis que les individus sont projetés sur le premier plan de l'ACP (Axes 1 et 2 ; Figure V.3). Une classification hiérarchique a ensuite été effectuée sur les

coordonnées des premiers axes significatifs de l'ACP. Les groupes résultant de cette classification sont indiqués en couleur dans la Figure V.3.

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 66,9 % de la variance du tableau de données (Axe 1 : 44,0 % et Axe 2 : 22,9 %). Le premier axe sépare les individus selon leurs proportions d'ingestion de gazon algal, d'Invertébrés et de macroalgues molles, tandis que le deuxième axe sépare les individus selon leur ingestion de sédiment, de macroalgues calcifiées et selon la proportion de matière non identifiée retrouvée dans les contenus digestifs. Toutes les variables explicatives sont proches du cercle des corrélations, indiquant qu'elles ont une contribution importante dans la projection des individus.

L'ACP et la classification hiérarchique permettent de dégager trois groupes de poissons selon les proportions d'aliments qu'ils ingèrent. Le premier groupe rassemble tous les individus de l'espèce *Acanthurus coeruleus* (ainsi qu'un individu *A. bahianus* : « Aba1 »). *A. coeruleus* se détache des autres espèces par des ingestions importantes de macroalgues molles et de gazon algal. Respectivement, ces deux sources représentent en moyenne (\pm IC) $30,2 \pm 7,5$ % et $26,8 \pm 7,5$ % du contenu stomacal de cette espèce (Figure V.1 ; Annexe 9). D'autre part, *A. coeruleus* est la seule espèce à ingérer des Invertébrés benthiques bien que la proportion moyenne (\pm IC) ne représente que $6,0 \pm 3,2$ % de son contenu stomacal (Figure V.1 ; Annexe 9).

Le deuxième groupe est constitué de tous les individus de l'espèce *Acanthurus chirurgus* et se différencie des autres groupes par des proportions importantes de macroalgues calcifiées ingérées (moyenne \pm IC = $15,0 \pm 2,8$ %).

Enfin, le troisième groupe regroupe l'ensemble des individus de la famille des Scaridae ainsi que les individus de l'espèce *Acanthurus bahianus*. Ces individus sont caractérisés par des proportions importantes de sédiment et (ou) de matière organique non identifiée dans les contenus digestifs, mais aussi par de faibles ingestions de macroalgues molles et de gazon algal.

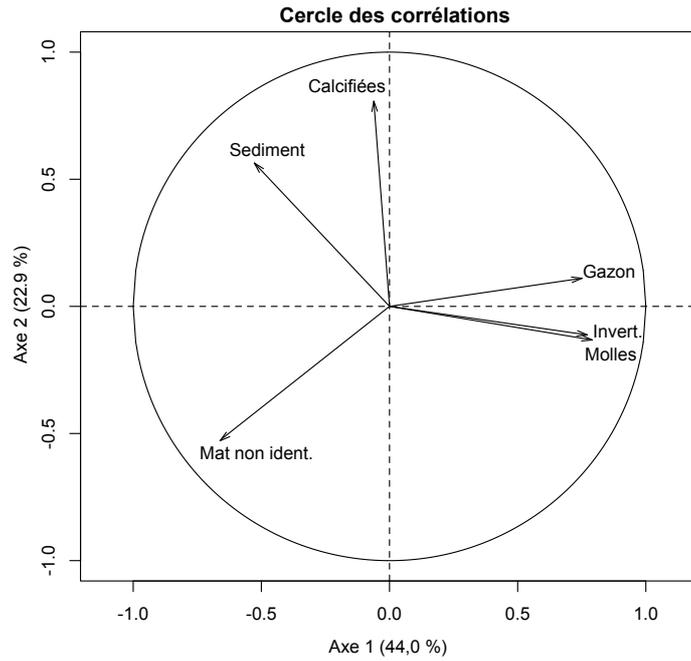


Figure V.2: Projection des variables quantitatives (proportions ingérées) dans le premier plan de l'ACP (cercle des corrélations). Invert : Invertébrés ; Mat non ident. : Matière non identifiée ; Molles : macroalgues molles ; Calcifiées : macroalgues calcifiées.

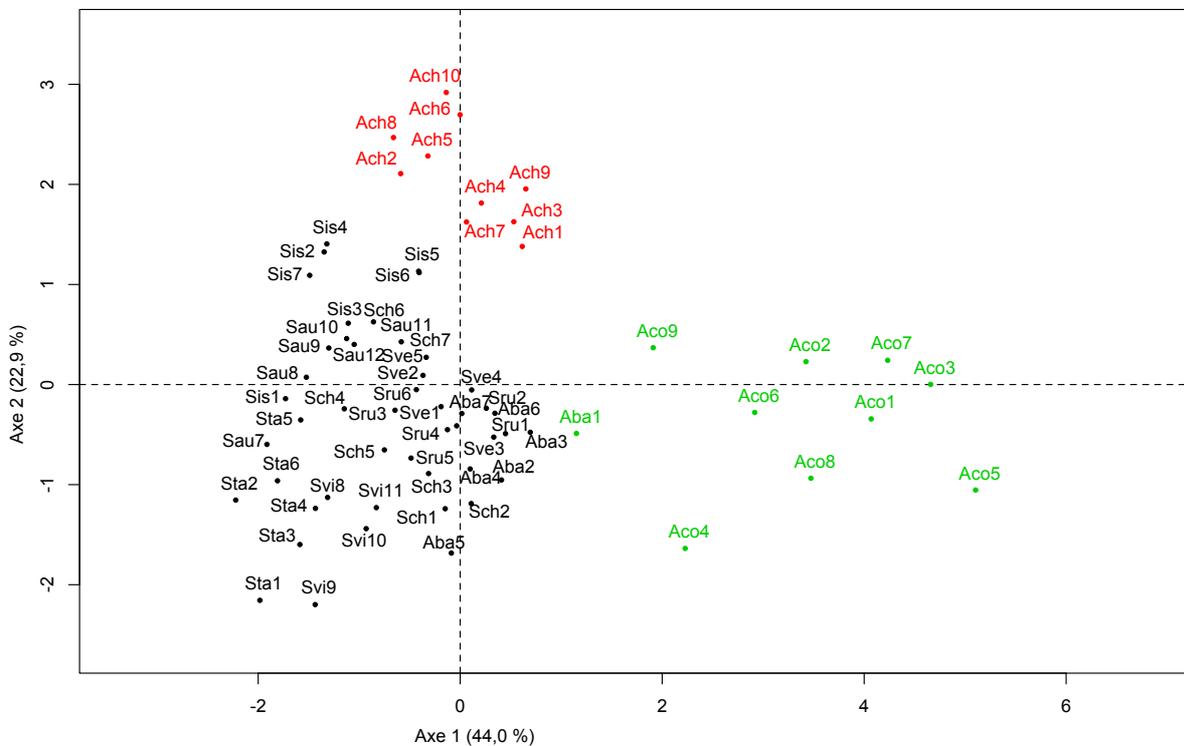


Figure V.3 : Projection des individus dans le premier plan de l'ACP. Les individus de la même couleur sont issus d'un même groupe selon la classification hiérarchique réalisée sur les coordonnées des premiers axes significatifs de l'ACP. Les abréviations utilisées pour les espèces sont expliquées dans le Tableau V.1.

Ainsi, toutes les espèces de Scaridae se rassemblent dans un groupe commun tandis que les trois espèces d'Acanthuridae apparaissent dans trois groupes différents. *A. coeruleus* et *A. chirurgus* se situent dans des groupes indépendants, tandis que *A. bahianus* se rapproche davantage des Scaridae que des autres espèces d'Acanthuridae, en ce qui concerne la composition de son contenu digestif. D'importantes proportions de matière non identifiée ont été constatées dans la plupart des contenus digestifs étudiés. Ces proportions masquent une partie des résultats et rendent l'analyse des régimes alimentaires délicate du fait de l'incertitude qui en résulte.

III. Niches isotopiques

Les rapports isotopiques $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ ont été mesurés dans les muscles des consommateurs, les dix espèces de poissons herbivores, (Tableau V.2) et dans les sources présentes dans le récif étudié (Tableau V.3).

Tableau V.2 : Valeurs moyennes des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (\pm IC) mesurés dans les muscles des consommateurs. n_{ISO} est le nombre d'échantillons analysés par espèce de poissons.

Espèces étudiées	n_{ISO}	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	7	-15,3 \pm 0,4	5,2 \pm 0,2
<i>Sparisoma rubripinne</i>	7	-12,6 \pm 0,6	5,4 \pm 0,3
<i>Sparisoma viride</i>	7	-13,1 \pm 0,5	4,4 \pm 0,2
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	7	-13,9 \pm 0,3	5,4 \pm 0,3
<i>Scarus taeniopterus</i>	7	-14,3 \pm 0,3	4,5 \pm 0,2
<i>Scarus iseri</i>	7	-13,0 \pm 0,2	4,1 \pm 0,2
<i>Scarus vetula</i>	7	-12,0 \pm 0,3	4,0 \pm 0,3
<i>Acanthurus bahianus</i>	7	-14,7 \pm 0,9	5,6 \pm 0,2
<i>Acanthurus chirurgus</i>	7	-14,7 \pm 1,3	6,2 \pm 0,7
<i>Acanthurus coeruleus</i>	7	-15,3 \pm 0,7	6,9 \pm 0,9

Les valeurs moyennes des rapports $\delta^{15}\text{N}$ (\pm IC) des consommateurs se situent entre 6,9 \pm 0,9 ‰ pour *Acanthurus coeruleus* et 4,0 \pm 0,3 ‰ pour *Scarus vetula*. Les signatures isotopiques moyennes en carbone les plus faibles sont

atteintes par *Sparisoma aurofrenatum* et *A. coeruleus* avec une valeur moyenne de $-15,3 \pm 0,4$ ‰, identique pour les deux espèces (Tableau V.2). La signature moyenne en carbone la plus élevée est mesurée pour *S. vetula* dont la valeur moyenne (\pm IC) est de $-12,0 \pm 0,3$ ‰ (Tableau V.2). En considérant simultanément les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des individus, les signatures isotopiques sont statistiquement différentes selon les espèces de poissons (MANOVA, $\lambda_{\text{WILKS}} = 0,10$, $F_{(9,60)} = 14,1$; $p < 0,0001$).

Tableau V.3 : Valeurs moyennes des rapports $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (\pm IC) des sources collectées dans le récif. n_{ISO} est le nombre d'échantillons analysés.

Sources collectées	Type de sources	n_{ISO}	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Invertébrés benthiques	Invertébrés	5	$-15,6 \pm 0,4$	$4,9 \pm 1,1$
<i>Montastraea annularis</i>	Corail	10	$-14,9 \pm 0,6$	$2,5 \pm 0,1$
<i>Amphiroa fragilissima</i>	Macroalgue calcifiée	3	$-18,3 \pm 0,03$	$3,4 \pm 0,2$
<i>Tricleocarpa fragilis</i>	Macroalgue calcifiée	6	$-16,2 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,2$
<i>Dictyota cf pulchella</i>	Macroalgue molle	3	$-14,9 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,1$
<i>Acanthophora spicifera</i>	Macroalgue molle	3	$-14,6 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$
<i>Udotea flabellum</i>	Macroalgue	3	$-18,7 \pm 0,1$	$-0,6 \pm 0,1$
<i>Ventricaria ventricosa</i>	Macroalgue	3	$-9,7 \pm 0,04$	$1,3 \pm 0,1$
Gazon algal	Gazon	5	$-19,0 \pm 0,6$	$1,7 \pm 0,2$
Détritus	Détritus	5	$-18,2 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,1$
Biofilm	Biofilm du sédiment	5	$-20,8 \pm 0,4$	$2,4 \pm 0,2$
MOP	Mat. organique particulaire	3	$-22,2 \pm 0,1$	$3,8 \pm 0,9$

Dans le récif étudié, six espèces de macroalgues ont été récoltées : *Tricleocarpa fragilis*, *Amphiroa fragilissima*, *Dictyota cf pulchella*, *Acanthophora spicifera*, *Ventricaria ventricosa* et *Udotea flabellum*. Les autres sources collectées sur ce site sont : le gazon algal, les détritrus, le biofilm du sédiment, la matière organique particulaire (MOP), le corail vivant (*Montastraea annularis*) et des Invertébrés benthiques. En raison de leur petite quantité, les Invertébrés benthiques ont été regroupés par échantillon de gazon au sein duquel ils ont été récoltés. La composition des cinq échantillons s'est avérée similaire d'un

échantillon à un autre, et la composition taxinomique moyenne est présentée dans la Figure V.4.

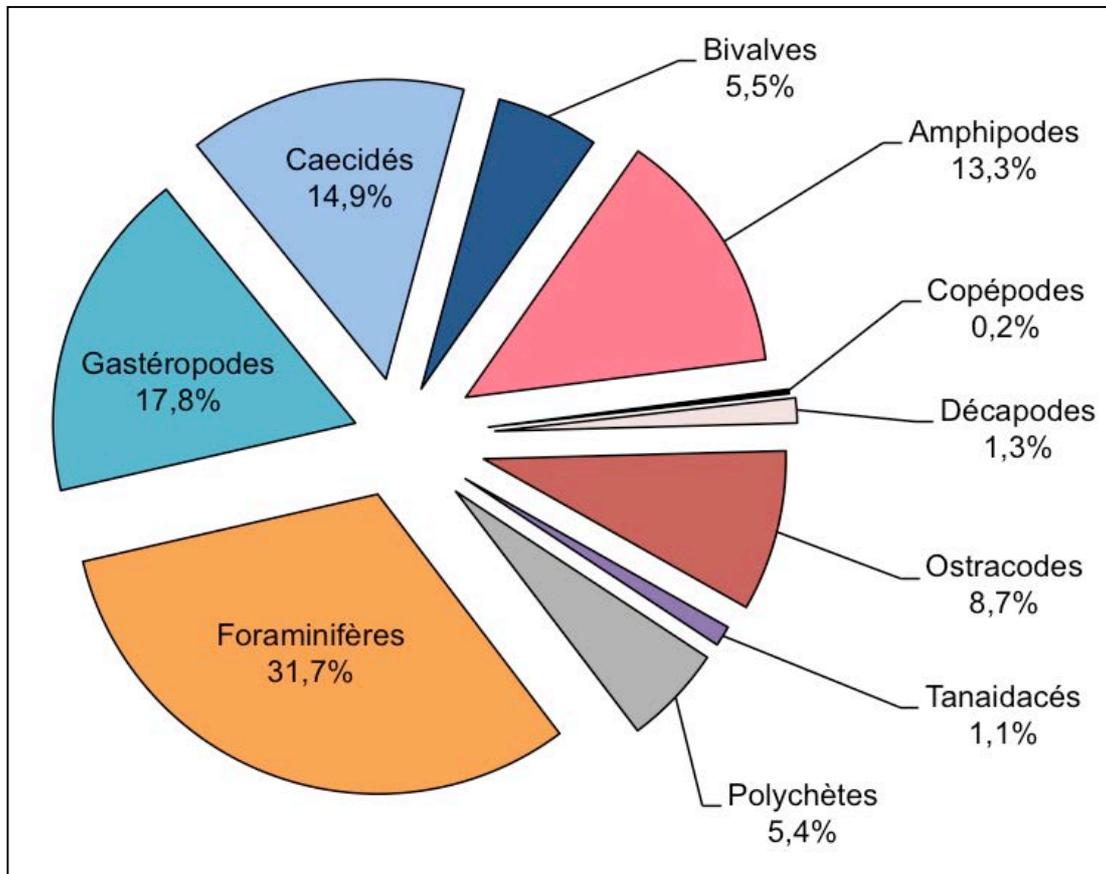


Figure V.4 : Composition taxinomique moyenne (en %) des Invertébrés benthiques et des Foraminifères récoltés dans les échantillons de gazon algal.

Les signatures isotopiques des sources montrent une large dispersion des rapports $\delta^{13}\text{C}$, avec un minima de $-22,2 \pm 0,1 \text{ ‰}$ pour la matière organique particulaire (MOP) et un maxima de $-9,7 \pm 0,04 \text{ ‰}$ pour l'espèce *Ventricaria ventricosa*. Les signatures isotopiques en azote sont moins dispersées et se situent entre $4,9 \pm 1,1 \text{ ‰}$ pour les Invertébrés benthiques et $-0,6 \pm 0,1 \text{ ‰}$ pour *Udotea flabellum* (Tableau V.3). Les signatures isotopiques en carbone et en azote des sources et des consommateurs sont présentées dans un diagramme isotopique (Figure V.5).

Une analyse de variance multivariée (MANOVA) a été réalisée sur les signatures isotopiques en carbone et en azote des sources pour savoir si elles différaient les unes des autres. L'analyse a été complétée par des tests post-hoc

(Tests de Tukey) afin d'effectuer les comparaisons multiples de signatures entre les types de sources. Ainsi, les sources présentent des signatures statistiquement différentes les unes des autres (MANOVA, $\lambda_{\text{WILKS}} = 0,003$, $F_{(9,35)} = 70,6$; $p < 0,0001$). L'ensemble des comparaisons multiples a mis en évidence les différences de signatures isotopiques entre toutes les sources, à l'exception de *Dictyota cf pulchella* et *Acanthophora spicifera*. Les résultats des analyses univariées et des comparaisons multiples sont présentés en Annexe 10.

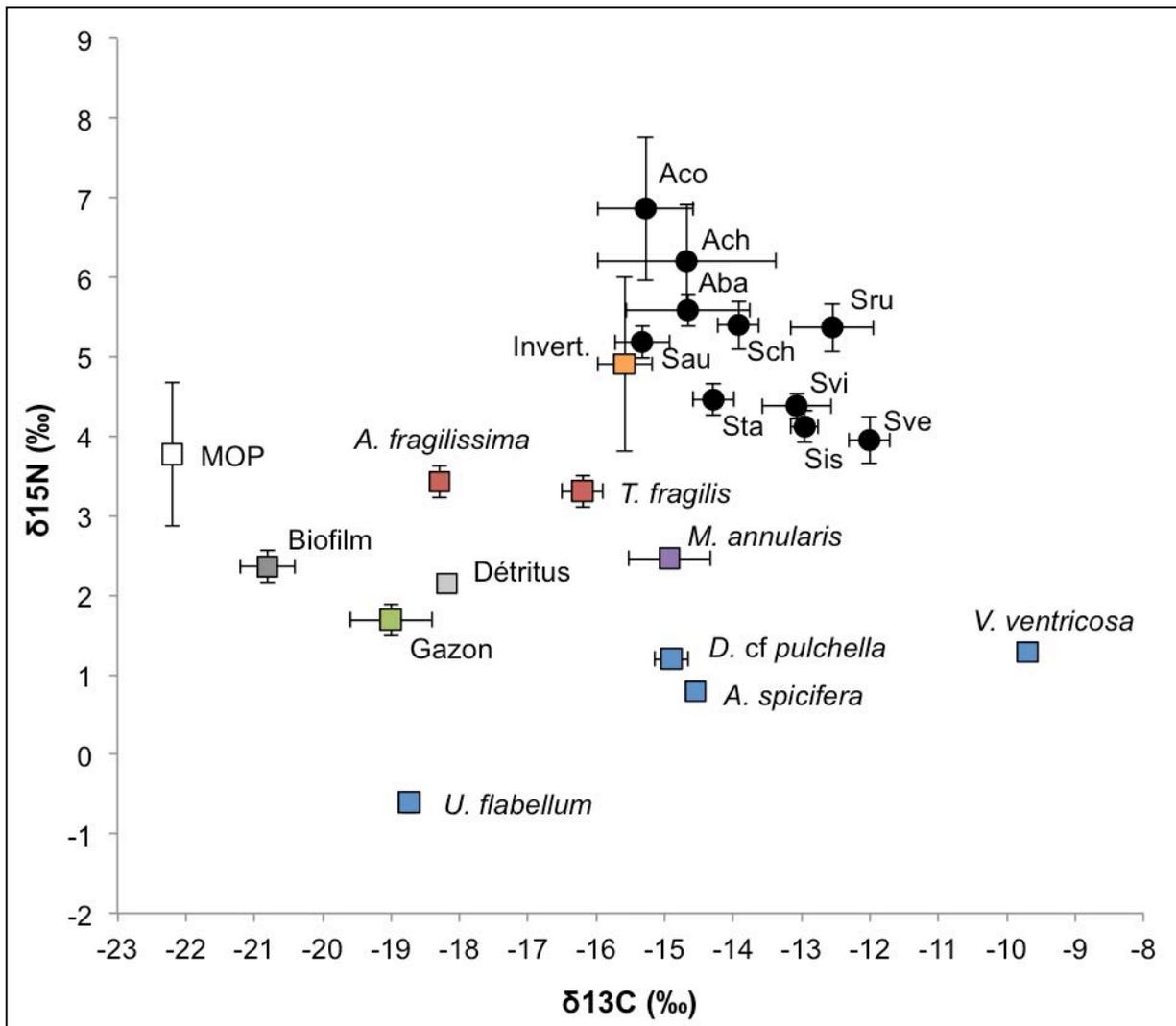


Figure V.5 : Valeurs des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (\pm IC) des dix consommateurs (cercles noirs) et des sources collectées dans le récif (carrés). Les abréviations des noms de poissons sont données dans le Tableau V.1. Les noms complets des sources apparaissent dans le Tableau V.3. Les macroalgues calcifiées sont indiquées en rouge et les macroalgues molles en bleu.

IV. Modèles de mélange et contributions des sources

Les contributions des sources au régime alimentaire de chaque espèce ont été estimées par l'utilisation de modèles de mélange dits « concentration-dépendants ». Dix modèles ont été réalisés, c'est-à-dire un modèle par espèce de poissons étudiés. Les sources utilisées dans les différents modèles sont les sources potentiellement consommées par les poissons herbivores. Ainsi, la matière organique particulaire (MOP), du fait de sa position sur le diagramme isotopique, mais aussi du fait de sa localisation dans la colonne d'eau, a été écartée du modèle. Effectivement, aucune observation de poissons herbivores s'alimentant dans la colonne d'eau n'a été rapportée. Les poissons herbivores privilégient les sources benthiques aux sources pélagiques (Horn, 1989 ; Vonk *et al.*, 2008). *Udotea flabellum* et *Ventricaria ventricosa* n'ont pas été considérées dans les modèles du fait de leurs positions excentrées sur le diagramme isotopique. Par ailleurs, les espèces du genre *Udotea* synthétisent des molécules répulsives qui dissuadent les poissons herbivores de les consommer (Paul *et al.*, 1982 ; Paul, 1987 ; Hay et Fenical, 1988 ; Hay *et al.*, 1994). De la même manière, les espèces « globulaires » telles que *Ventricaria ventricosa* sont généralement évitées par les poissons du fait de leur texture et de leur morphologie (Randall, 1967 ; Hinds et Ballantine, 1987). La présence de sédiment dans les contenus digestifs des poissons herbivores est avérée (Randall, 1967 ; Lobel et Ogden, 1978 ; Bruggemann *et al.*, 1996) ; cependant cette observation est rarement liée à l'ingestion de sable sur le fond. Le biofilm, qui a été récupéré à la surface de taches de sable, a ainsi été écarté des modèles de mélange. Par ailleurs, les analyses biochimiques ont montré que le biofilm est constitué en moyenne de 72,7 % de glucides insolubles, molécules peu digestes (section VI. de ce chapitre). Le biofilm ne représente donc pas une source de macronutriments intéressante pour les poissons herbivores.

De la même manière, le choix des sources à utiliser dans les modèles, a été méthodiquement raisonné. Seul *Acanthurus coeruleus* ingère des Invertébrés benthiques de façon significative (plus de 1 % du contenu stomacal) ; les Invertébrés ont donc été utilisés dans le modèle de cette espèce et écartés des

modèles s'appliquant aux autres espèces. Le corail, représenté par l'espèce *Montastraea annularis*, a été introduit dans les modèles de quatre espèces, couramment décrites comme consommatrices de coraux vivants. Il s'agit de *Scarus vetula*, *S. taeniopterus*, *Sparisoma viride* et *S. aurofrenatum* (Frydl, 1979 ; Rotjan et Lewis, 2005, 2006 ; Cole *et al.*, 2008, Rotjan et Lewis, 2008 ; Roff *et al.*, 2011). Les autres sources collectées ont été utilisées dans tous les modèles ; il s'agit du gazon algal, des macroalgues calcifiées (*Tricleocarpa fragilis* et *Amphiroa fragilissima*), des macroalgues « molles » représentées par *Dictyota cf pulchella* et *Acanthophora spicifera* et des détritits. Le récapitulatif des sources utilisées dans les différents modèles ainsi que les concentrations élémentaires des sources utilisées dans les modèles ([C]% et [N]%) sont donnés dans le tableau V.4.

Tableau V.4 : Concentrations élémentaires moyennes (\pm IC) de carbone [C]% et d'azote [N]% mesurées dans les sources et utilisées dans les modèles de mélange. La colonne « Modèles » indique les espèces pour lesquelles la source a été introduite dans le modèle. « T » signifie que la source a été utilisée dans les modèles de toutes les espèces.

Type de sources	[C]%	[N]%	Modèles
Détritits	6,8 \pm 0,1	0,8 \pm 0,02	T
Gazon algal	7,6 \pm 1,0	2,1 \pm 0,5	T
Macroalgues molles	12,3 \pm 3,0	1,9 \pm 0,2	T
Macroalgues calcifiées	21,8 \pm 3,6	8,8 \pm 0,4	T
Corail	44,8 \pm 2,4	6,7 \pm 1,2	Sve, Svi, Sau, Sta
Invertébrés benthiques	44,5 \pm 1,1	7,5 \pm 0,4	Aco

Les fractionnements isotopiques utilisés dans les modèles de mélange ont été calculés selon l'algorithme proposé par Caut *et al.* (2009). Les facteurs de fractionnement calculés pour le carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) et pour l'azote ($\Delta^{15}\text{N}$) étaient proches entre les espèces de poissons. De ce fait, les moyennes des facteurs relatifs au carbone et à l'azote ont été calculées et utilisées dans l'ensemble des modèles. Le facteur de fractionnement moyen (\pm IC) du carbone est + 1,5 \pm 0,2 ‰ et celui de l'azote est + 4,5 \pm 0,1 ‰. Ces facteurs sont par ailleurs en accord avec les facteurs précédemment cités dans la littérature pour les poissons herbivores (Mill *et al.*, 2007 ; Sweeting *et al.*, 2007b ; Wyatt *et al.*, 2010).

Les contributions moyennes, minimales et maximales des sources (intervalles de crédibilité bayésiens) dans le régime alimentaire des poissons herbivores sont présentées dans le tableau V.5.

Les macroalgues « molles » (*Dictyota* cf *pulchella* et *Acanthophora spicifera*) sont les sources les plus assimilées par les poissons herbivores et plus particulièrement par quatre espèces : *Acanthurus bahianus*, *Sparisoma chrysopterum*, *S. rubripinne* et *Scarus iseri*. Les macroalgues molles participent ainsi à plus de 55 % du régime alimentaire de ces quatre espèces en terme d'assimilation (Tableau V.5). Les contributions minimales et maximales des macroalgues molles indiquent que ces sources sont assimilées de façon régulière.

Bien que les macroalgues molles soient des ressources importantes, *Acanthurus coeruleus* et *Sparisoma aurofrenatum* assimilent préférentiellement le gazon algal, avec des assimilations moyennes respectives (intervalles de crédibilité bayésiens à 95%) de 26,4 % (1,6 – 47,1 %) et 36,9 % (11,3 – 63,8 %). Les autres espèces de poissons herbivores assimilent le gazon en proportions variables (de 4,5 à 25,6 %) avec cependant des assimilations minimales nulles pour la plupart de ces espèces (Tableau V.5).

Les macroalgues calcifiées contribuent de façon variable aux régimes alimentaires des poissons herbivores. La contribution moyenne des macroalgues calcifiées est relativement faible (moyenne \pm IC = 7,5 \pm 3,9 %) et les contributions minimales sont nulles pour l'ensemble des espèces. De cette manière, les macroalgues calcifiées contribuent faiblement et occasionnellement aux apports nutritionnels nécessaires aux individus herbivores.

Le corail contribue fortement au régime alimentaire de trois espèces parmi les quatre sélectionnées comme étant susceptibles d'ingérer du corail vivant. Ainsi, *Scarus vetula*, *Sparisoma viride* et *Scarus taeniopterus* présentent les taux d'assimilation de corail les plus importantes, avec des moyennes respectives de 28,8 %, 31,8 % et 21,8 %. A l'opposé, *Sparisoma aurofrenatum* assimile peu le corail vivant (5,1 % dont l'assimilation minimale est nulle).

Tableau V.5 : Résultats des modèles de mélange effectués pour chacune des espèces étudiées. Les valeurs de contribution moyennes, minimales et maximales des sources (Contrib.) sont exprimées en pourcentages. M. molles : macroalgues molles; M. calcifiées : macroalgues calcifiées. Les valeurs en gras indiquent les contributions importantes. Le code des espèces est donné dans le tableau V.1.

Espèces	Contrib.	Detritus	Invertébrés	Corail	M. molles	M. calcifiées	Gazon
Aco	Moy	22,8	8,0	-	22,5	20,3	26,4
	Min	0,0	0,0	-	1,1	0,0	1,6
	Max	43,0	21,6	-	40,3	40,3	47,1
Aba	Moy	20,0	-	-	57,8	1,2	21,0
	Min	0,0	-	-	33,3	0,0	0,0
	Max	44,1	-	-	84,6	3,7	44,1
Ach	Moy	25,2	-	-	39,2	10,1	25,6
	Min	0,0	-	-	15,2	0,0	0,2
	Max	48,9	-	-	64,2	29,5	47,9
Sch	Moy	14,4	-	-	72,9	1,7	11,0
	Min	0,0	-	-	59,5	0,0	0,0
	Max	30,6	-	-	86,2	5,2	23,6
Sru	Moy	8,4	-	-	83,9	1,1	6,6
	Min	0,0	-	-	62,1	0,0	0,0
	Max	24,7	-	-	99,5	3,1	20,6
Sis	Moy	6,0	-	-	87,6	1,9	4,5
	Min	0,0	-	-	69,8	0,0	0,0
	Max	18,5	-	-	99,5	5,9	14,0
Sau	Moy	26,1	-	5,1	22,9	9,0	36,9
	Min	0,1	-	0,0	1,0	0,0	11,3
	Max	49,6	-	13,2	40,2	32,5	63,8
Sta	Moy	19,7	-	21,8	24,9	12,7	20,8
	Min	0,0	-	2,7	0,1	0,0	0,4
	Max	38,7	-	37,6	48,6	30,9	38,9
Sve	Moy	16,5	-	28,8	29,2	9,9	15,6
	Min	0,0	-	1,4	0,1	0,0	0,0
	Max	35,9	-	51,9	57,2	27,9	34,7
Svi	Moy	13,5	-	31,8	35,9	6,9	11,9
	Min	0,0	-	0,3	0,8	0,0	0,0
	Max	32,8	-	57,1	74,9	30,7	30,7

La contribution moyenne des détritiques par espèce varie entre 6,0 % pour *Scarus iseri* et 26,1 % pour *Sparisoma aurofrenatum*, avec une contribution moyenne de 17,3 %, toutes espèces confondues. Cependant les valeurs de

contributions minimales et maximales oscillent entre 0 et 49,6 % (Tableau V.5). Ces données indiquent ainsi que les détritiques sont effectivement assimilés par les poissons herbivores et contribuent à leur alimentation, avec cependant une irrégularité d'assimilation ; c'est-à-dire que les détritiques ne sont pas systématiquement assimilés par les poissons herbivores et qu'ils contribuent occasionnellement aux apports de carbone et d'azote nécessaires aux individus.

Enfin, les Invertébrés benthiques n'ont été trouvés que dans les contenus stomacaux d'*Acanthurus coeruleus*, en faibles proportions (moyenne \pm IC = 6,0 \pm 3,2 %). Cette ressource est proportionnellement assimilée puisqu'elle contribue en moyenne à 8,0 % (0,0 - 21,6 %) du régime alimentaire de *A. coeruleus* (Tableau V.5).

Un test d'homogénéité du Chi² a permis de mettre en évidence les différences d'assimilation entre les différentes espèces ($\chi^2 = 498,5$, dl = 45 ; p < 0,0001). Afin de regrouper ces espèces selon leurs proportions d'assimilation, une classification hiérarchique a été réalisée sur les coordonnées des premiers axes significatifs d'une analyse en composantes principales (ACP). Les pourcentages moyens d'assimilations ont été utilisés comme variables quantitatives. La variance expliquée par le premier plan de l'ACP est de 81,7 % (Axe 1 : 59,5 % et Axe 2 : 22,2 %). Le cercle des corrélations et la projection des espèces sont présentés dans l'annexe 11, tandis que la classification hiérarchique est présentée dans la figure V.6. L'ACP et la classification hiérarchique associée ont permis de différencier 4 groupes d'espèces.

En terme d'assimilation de ressources, *Acanthurus bahianus*, *Sparisoma chrysopterum*, *S. rubripinne* et *Scarus iseri* sont rassemblés dans un même groupe (Figure V.6). Ces espèces sont caractérisées par une forte contribution des macroalgues molles dans leur régime alimentaire (Tableau V.5 ; Annexe 11). *Scarus vetula* et *Sparisoma viride* présentent des assimilations similaires (Tableau V.5 ; Figure V.6 ; Annexe 11) : les deux espèces assimilent principalement les macroalgues molles mais les coraux vivants contribuent également à leurs apports en carbone et azote de manière importante (Tableau

V.5). Bien que l'assimilation de corail soit plus faible chez *Scarus taeniopterus*, cette espèce se regroupe avec les deux espèces précédentes (Figure V.6).

Acanthurus chirurgus et *Sparisoma aurofrenatum* assimilent préférentiellement le gazon algal ainsi que les macroalgues molles, et complètent leurs apports par une consommation, restreinte et occasionnelle, de détritits pour *Acanthurus chirurgus* et de coraux pour *Sparisoma aurofrenatum*. Enfin, *Acanthurus coeruleus* est isolé dans la classification du fait de son régime varié et de la contribution des Invertébrés benthiques à son régime alimentaire (Tableau V.5 ; Figure V.6).

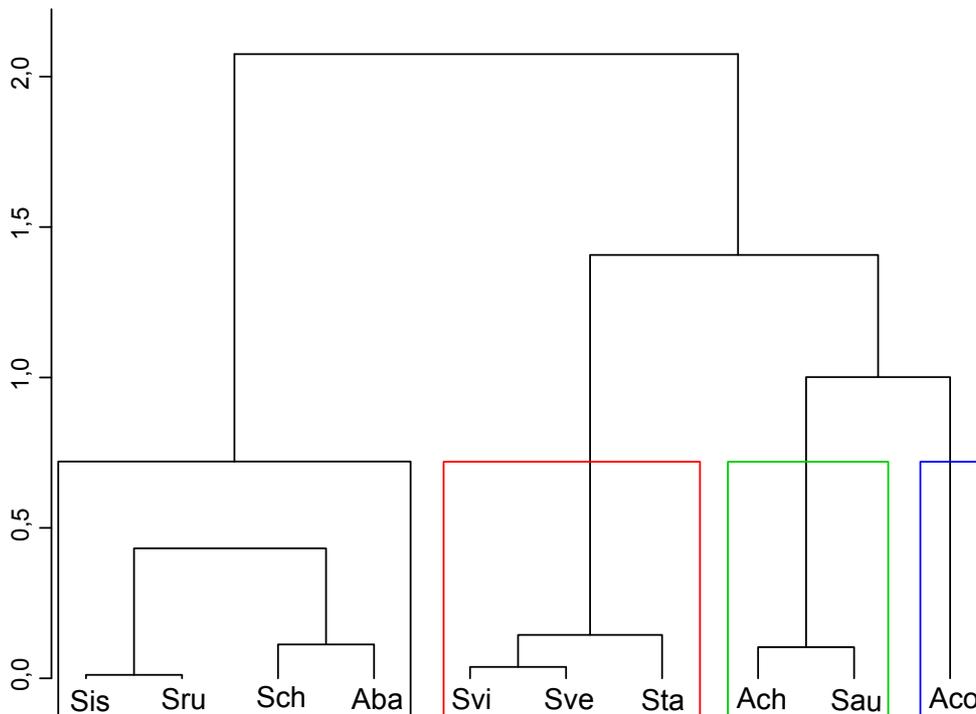


Figure V.6: Résultat de la classification hiérarchique effectuée sur les coordonnées des premiers axes significatifs de l'ACP (méthode de Ward, distance euclidienne). Les groupes rassemblent les espèces dont les assimilations de sources calculées avec les modèles de mélange sont semblables. Le code des espèces est donné dans le tableau V.1.

V. Relations entre les proportions de ressources ingérées et assimilées

Une description précise du régime alimentaire considère à la fois les proportions des sources qui sont ingérées (contenus digestifs) et les pourcentages de sources qui sont assimilées (modèles de mélange). En couplant ces types de données, le régime alimentaire des espèces est défini par les ingestions observées

à un moment t de l'étude, et les assimilations de sources qui s'opèrent sur plusieurs mois.

Deux analyses canoniques des redondances (ACR) ont été réalisées en considérant pour chaque espèce deux types de variables quantitatives. La première variable est une variable « réponse », il s'agit des pourcentages de sources qui sont assimilées par les individus (issues des modèles de mélange). La deuxième variable est « explicative » et il s'agit des proportions de sources ingérées par les individus (issues des contenus digestifs). Dans les graphiques correspondant aux résultats des analyses, le type de sources est précédé de « I » lorsqu'il s'agit d'une variable explicative (Ingestions), et de « A » lorsqu'il s'agit d'une variable réponse (Assimilations). L'ACR permet ainsi de croiser les deux types de variables, en expliquant l'influence des proportions de sources ingérées sur les proportions de sources assimilées. Les projections des variables et des individus dans le premier plan factoriel des ACR sont présentées dans les figures V.7 et V.8 et les résultats statistiques sont reportés en annexe 12. Les variables explicatives sont représentées par des vecteurs. Les variables réponses sont représentées par leur barycentre.

La première analyse (ACR n°1) considère l'ensemble des espèces étudiées. Les deux premiers axes expliquent 85,9 % de la variance des données (Axe 1 : 68,2 % et Axe 2 : 17,7%). Le pourcentage total de variance expliquée par les variables explicatives est de 40,0 %. Le test global est statistiquement significatif ($p = 0,001$).

Dans cette analyse, les cinq variables explicatives ont toutes une influence statistiquement significative. Il s'agit des proportions d'ingestion de macroalgues molles, de macroalgues calcifiées, de gazon algal, d'Invertébrés et de sédiment. Les coefficients de corrélation indiquent que trois variables sont corrélées à l'axe 1 : positivement pour les proportions de macroalgues molles, d'Invertébrés et négativement pour celles de sédiment (Annexe 12). Les ingestions de macroalgues calcifiées sont positivement corrélées à l'axe 2, tandis que l'ingestion de gazon algal est positivement corrélée à l'axe 3 (Annexe 12). L'axe 3 n'explique

que 9,9 % de la variance des données ; ainsi seuls les deux premiers axes sont utilisés pour la projection des données (Figure V.7).

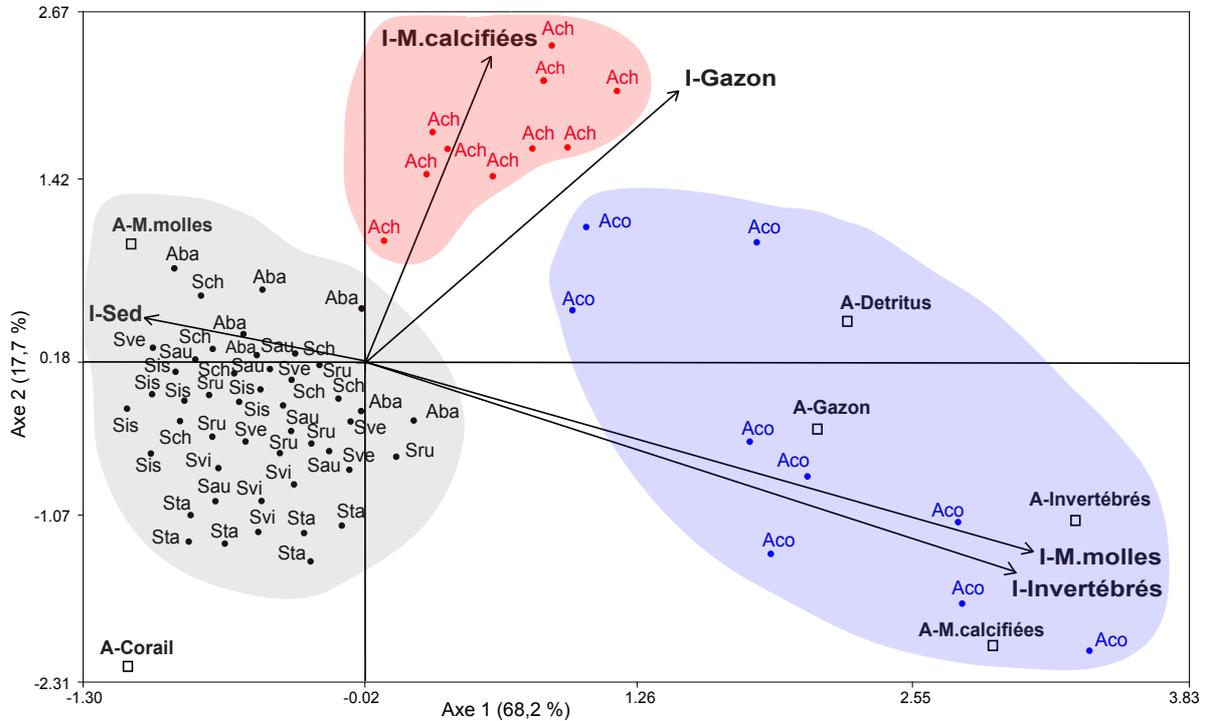


Figure V.7 : Projection des variables explicatives (proportions d'aliment ingérés « I »), des variables réponses (proportions d'aliments assimilés « A ») et des individus dans le premier plan de l'analyse canonique des redondances (ACR n°1 : toutes les espèces).

L'analyse canonique des redondances (ACR n°1) sépare les individus étudiés en trois groupes. *Acanthurus coeruleus* est caractérisé par une ingestion importante de macroalgues molles et d'Invertébrés. Ces ingestions sont liées à des assimilations d'Invertébrés, de macroalgues calcifiées et de gazon. *A. chirurgus* se différencie des autres espèces par une ingestion importante de macroalgues calcifiées. Enfin, *A. bahianus* est regroupé avec les espèces de la famille des Scaridae. Ce dernier groupe est caractérisé par une ingestion de sédiment plus importante et par des assimilations de macroalgues molles et de corail. Cette première analyse apporte plusieurs informations intéressantes. Premièrement, les trois espèces de la famille des Acanthuridae se différencient statistiquement par leurs comportements alimentaires. Alors que *A. coeruleus* et *A. chirurgus* ont des régimes alimentaires spécifiques, *A. bahianus* est regroupé avec les individus de la famille des Scaridae. Deuxièmement, alors que l'ingestion

d'Invertébrés par *A. coeruleus* est liée à une assimilation de cette ressource, *A. chirurgus* ingère des proportions importantes de macroalgues calcifiées qui ne sont pas forcément assimilées. Ces observations rapportent d'une part que les aliments ingérés ne sont pas forcément assimilés par un consommateur et, d'autre part, que l'analyse des contenus stomacaux a certainement introduit des incertitudes du fait de la difficulté à identifier certains aliments.

La deuxième analyse (ACR n°2) s'intéresse à toutes les espèces à l'exception des deux différenciées dans la ACR n°1 : *A. coeruleus* et *A. chirurgus* (Figure V.8). Les deux premiers axes expliquent 90,9 % de la variance des données (Axe 1 : 62,4 % et Axe 2 : 28,5 %). Le pourcentage total de variance expliquée par les variables explicatives est de 33,0 %. Le test global est statistiquement significatif ($p = 0,001$). Dans cette analyse, trois variables explicatives sont significatives : les ingestions de gazon algal positivement corrélées à l'axe 1, les ingestions de macroalgues calcifiées positivement corrélées à l'axe 2, et les proportions de sédiment dans le contenu digestif positivement corrélées à l'axe 3 (Figure V.8 ; Annexe 12). Les individus et les variables sont projetés dans le premier plan de la ACR (Figure V.8).

Bien que la variance expliquée par les variables soit relativement faible, la ACR n°2 permet de dégager trois groupes d'espèces (Figure V.8). Ainsi, un premier groupe, constitué des espèces *Scarus iseri*, *Sparisoma chrysopterum*, *S. rubripinne* et *Acanthurus bahianus*, présente des ingestions de gazon plus importantes que les autres espèces, associées à une assimilation de macroalgues molles. Les ingestions de macroalgues molles n'étaient pas significatives en tant que variable explicative dans cette analyse.

Le vecteur « gazon algal » oppose les quatre espèces citées ci-dessus à un deuxième groupe d'espèces constitué de *Sparisoma viride*, *Scarus taeniopterus* et *S. vetula* qui ingèrent peu de gazon et assimilent peu de macroalgues molles. Ce groupe est cependant caractérisé par une assimilation importante de corail. Le vecteur « macroalgues calcifiées » oppose *Sparisoma aurofrenatum*, ainsi qu'une partie des individus appartenant au premier groupe, aux autres espèces étudiées

(Figure V.8). Enfin le troisième axe, non illustré ici, met en évidence une forte ingestion de sédiment par *Scarus iseri* par rapport aux autres espèces du groupe dont il fait partie.

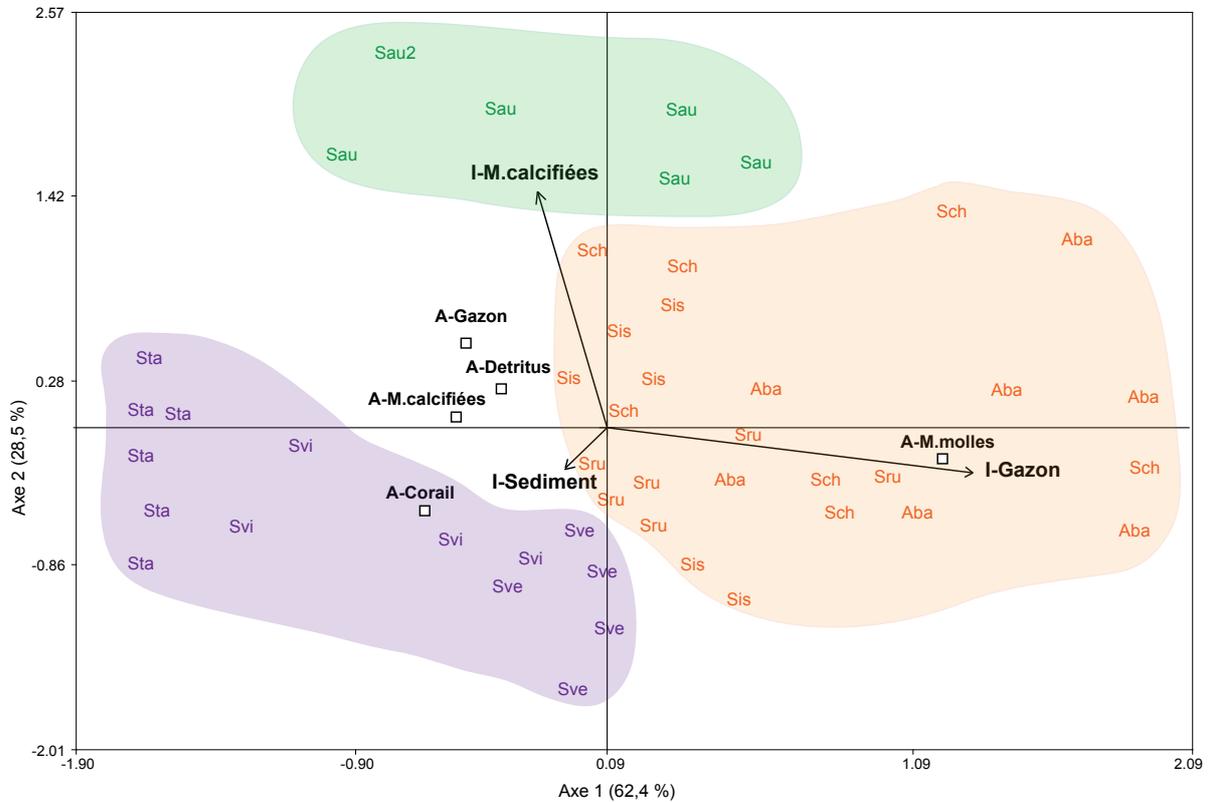


Figure V.8 : Projection des variables explicatives (proportions d'ingestion « I »), des variables réponses (proportions d'assimilation « A ») et des individus dans le premier plan (axe 1 et axe 2) de la deuxième analyse canonique des redondances (ACR n°2).

En résumé de cette section, cinq groupes ont été identifiés par ces analyses canoniques des redondances, suggérant cinq types de niches trophiques, occupées soit par une seule espèce, soit par un groupe d'espèces dont l'alimentation présente les mêmes caractéristiques.

VI. Qualité nutritionnelle des sources sur le récif

Les concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles ont été mesurées dans les différentes sources récoltées dans le récif étudié. Les concentrations moyennes mesurées pour chaque catégorie de sources sont données en pourcentage de matière organique sèche analysée (Tableau V.6). Les comparaisons de valeur nutritionnelle ont été réalisées sur les huit

sources potentielles utilisées dans les modèles de mélange : *Dictyota cf pulchella*, *Acanthophora spicifera*, *Amphiroa fragilissima*, *Tricleocarpa fragilis*, le gazon algal, les détritiques, le corail (*Montastraea annularis*) et les Invertébrés benthiques (Figure V.9).

Tableau V.6 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche \pm IC) en protéines, lipides, glucides solubles (G. solubles) et insolubles (G. insolubles) mesurées dans les sources collectées dans le récif. n est le nombre d'échantillons analysés par type de source. U. flabellum : *Udotea flabellum*, V. ventricosa : *Ventricaria ventricosa*, A. spicifera : *Acanthophora spicifera*, D. cf pulchella : *Dictyota cf pulchella*, A. fragilissima : *Amphiroa fragilissima*, T. fragilis : *Tricleocarpa fragilis*.

Sources	n	Protéines	Lipides	G. solubles	G. insolubles
<i>U. flabellum</i>	3	10,6 \pm 1,0	32,3 \pm 1,6	13,9 \pm 0,2	43,3 \pm 1,9
<i>V. ventricosa</i>	3	19,7 \pm 3,9	19,7 \pm 3,7	21,4 \pm 4,3	39,2 \pm 11,3
<i>A. spicifera</i>	3	14,4 \pm 1,7	7,1 \pm 1,4	54,4 \pm 5,5	24,1 \pm 2,9
<i>D. cf pulchella</i>	6	24,5 \pm 1,5	25,5 \pm 3,0	11,0 \pm 1,8	39,0 \pm 5,2
<i>A. fragilissima</i>	3	6,4 \pm 1,4	5,4 \pm 0,6	23,9 \pm 6,8	64,3 \pm 4,8
<i>T. fragilis</i>	6	10,9 \pm 1,0	4,2 \pm 0,9	24,6 \pm 3,6	60,3 \pm 2,9
Gazon algal	5	5,5 \pm 1,3	15,9 \pm 4,0	23,0 \pm 8,9	55,6 \pm 10,0
Détritiques	3	19,3 \pm 6,8	11,1 \pm 1,1	33,9 \pm 5,7	35,7 \pm 4,4
Biofilm	9	12,2 \pm 2,2	9,7 \pm 1,2	5,5 \pm 0,5	72,7 \pm 1,6
Corail	8	53,7 \pm 5,8	13,2 \pm 2,3	20,8 \pm 3,4	12,4 \pm 1,4
Invertébrés	9	26,6 \pm 4,4	23,2 \pm 2,5	34,1 \pm 3,4	16,1 \pm 3,5

En considérant l'ensemble des macronutriments, les huit sources potentielles présentent des concentrations statistiquement différentes les unes des autres (MANOVA, Wilk's lambda = 0,001, $F_{(7,36)} = 23,7$; $p < 0,0001$). Les concentrations de chaque macronutriment ont ensuite été comparées indépendamment par des analyses de variances (ANOVA) suivies de tests de Tukey pour les comparaisons multiples entre les types de sources (Annexe 13 et 14).

Les concentrations en lipides sont significativement différentes selon les sources (ANOVA, $F_{(7,36)} = 34,1$; $p < 0,0001$). Les Invertébrés et l'espèce *Dictyota cf pulchella* présentent les concentrations en lipides les plus importantes avec des concentrations moyennes (\pm IC) de 23,2 (\pm 2,5) % et 25,5 (\pm 3,0) % respectivement (Tableau V.6). Le corail, représenté par l'espèce *Montastraea annularis*, le gazon

et les détritrus sont caractérisés par des concentrations en lipides intermédiaires (moyenne \pm IC = $13,6 \pm 1,8$ %) et similaires entre elles (Annexe 14). Enfin, *Acanthophora spicifera* ainsi que les deux espèces de macroalgues calcifiées, affichent des concentrations en lipides relativement faibles et proches les unes des autres (Figure V.9 ; Annexe 14).

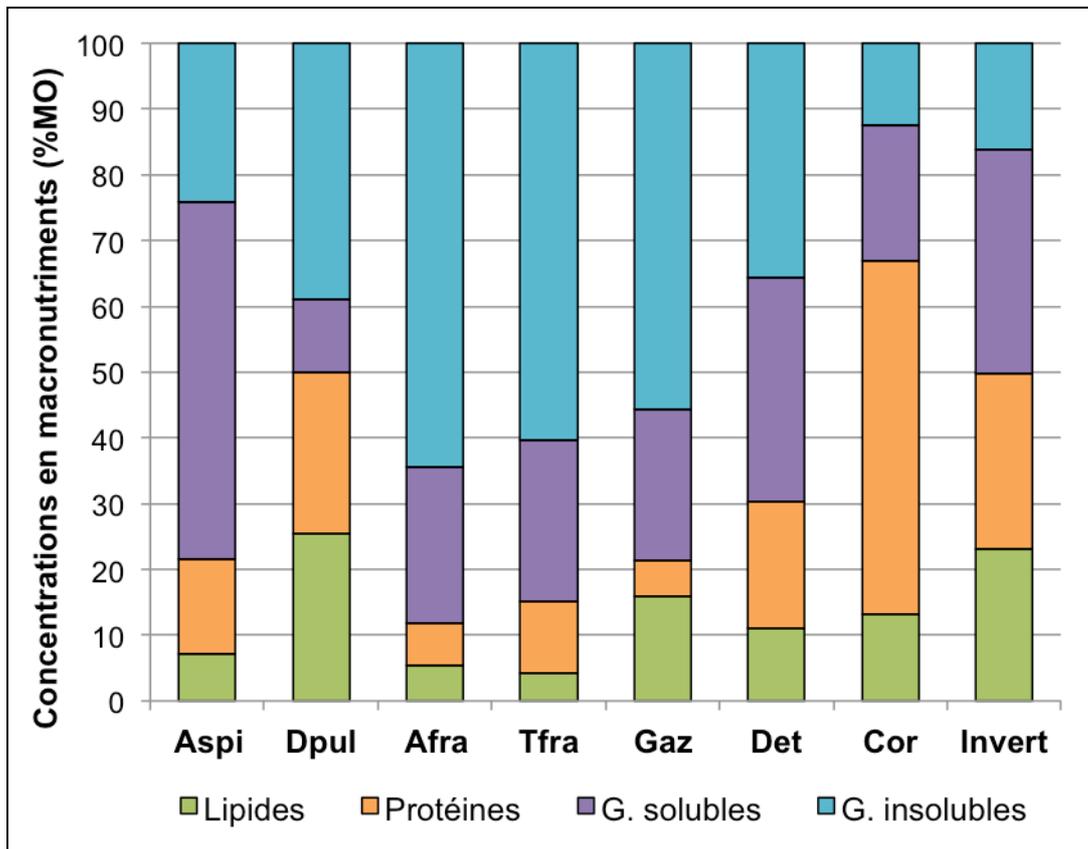


Figure V.9 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche) en lipides, protéines, glucides solubles (G. solubles) et en glucides insolubles (G. insolubles), mesurées dans les sources potentielles. Aspi : *Acanthophora spicifera*, Dpul : *Dictyota cf pulchella*, Afra : *Amphiroa fragilissima*, Tfra : *Tricleocarpa fragilis*, Gaz : gazon algal ; Det : détritrus, Cor : corail, Invert : Invertébrés.

Les sources étudiées présentent des concentrations en protéines statistiquement différentes les unes des autres (ANOVA, $F_{(7,36)} = 55,3$; $p < 0,0001$). Le corail se différencie des autres sources par des concentrations en protéines très élevées (moyenne \pm IC = $53,7 \pm 5,8$ %). Les Invertébrés, les détritrus et *Dictyota cf pulchella* se placent en deuxième position avec des concentrations en protéines intermédiaires et similaires entre elles (Annexe 14). Le gazon et les

trois autres espèces de macroalgues présentent des concentrations en protéines faibles avec une concentration moyenne de 9,2 (\pm 1,7) %.

Les concentrations en glucides solubles montrent également des disparités entre les sources de nourriture (ANOVA, $F_{(7,36)} = 21,8$; $p < 0,0001$). Alors que les concentrations en glucides solubles les plus élevées sont atteintes pour *Acanthophora spicifera* (54,4 \pm 5,5 %), les concentrations les plus faibles ont été mesurées pour l'espèce *Dictyota cf pulchella* (11,0 \pm 1,8 %). Les autres sources présentes de concentrations intermédiaires, variant de 34,1 (\pm 3,4 %) pour les Invertébrés à 20,8 (\pm 3,4) % pour le corail.

Enfin, les comparaisons des concentrations en glucides insolubles selon les sources (ANOVA, $F_{(7,36)} = 75,3$; $p < 0,0001$) montrent que *Amphiroa fragilissima*, *Tricleocarpa fragilis* et le gazon se différencient des autres sources par leurs concentrations particulièrement élevées (Figure V.9 ; Tableau V.6). *Dictyota cf pulchella* et les détritiques affichent des concentrations similaires et intermédiaires, tandis que *Acanthophora spicifera*, les Invertébrés et le corail présentent les concentrations en glucides insolubles les plus faibles.

D'après les concentrations en macronutriments, la valeur nutritionnelle des sources potentielles a pu être évaluée de façon qualitative. Le corail et les Invertébrés sont caractérisés par des concentrations élevées en protéines et en lipides et de faibles proportions de glucides insolubles. Ces deux sources sont donc les sources qui présentent la meilleure qualité nutritionnelle. Les deux espèces de macroalgues molles, *A. spicifera* et *Dictyota cf pulchella*, ainsi que les détritiques, sont placés en deuxième position, en présentant des qualités nutritionnelles moyennes. Enfin, les espèces de macroalgues calcifiées et le gazon algal présentent des concentrations en glucides insolubles élevées, ce qui leur confère de faibles qualités nutritionnelles.

En résumé, les espèces qui sont capables de prélever du corail, c'est-à-dire les espèces dont les individus atteignent de grandes tailles, et plus particulièrement *Sparisoma viride* et *Scarus vetula*, assimilent une grande partie de cette source, étant donné la forte qualité nutritionnelle du corail vivant

(apports de protéines). Les Invertébrés sont des proies intéressantes pour les poissons herbivores, puisqu'ils représentent également des apports de protéines et de lipides conséquents. Cependant, ces Invertébrés sont seulement ingérés par *Acanthurus coeruleus* en petite quantité et sont ainsi assimilés de façon réduite. La plupart des espèces montrent des assimilations importantes de macroalgues molles, selon les modèles de mélange. Les deux espèces étudiées, *Acanthophora spicifera* et *Dictyota cf pulchella*, sont des ressources intéressantes puisqu'elles sont constituées soit de fortes proportions de glucides solubles (*Acanthophora spicifera*), soit de lipides (*Dictyota cf pulchella*) et contiennent peu de glucides insolubles par rapport aux autres espèces algales. Les espèces (*Acanthurus chirurgus*, *A. coeruleus* et *Sparisoma aurofrenatum*) qui assimilent préférentiellement le gazon algal, de faible qualité nutritionnelle, complètent systématiquement leurs apports par l'assimilation d'autres sources, telles que les détritiques, les Invertébrés pour *Acanthurus coeruleus* ou le corail pour *Sparisoma aurofrenatum*. Enfin, les macroalgues calcifiées sont peu assimilées par les poissons herbivores, ce qui peut s'expliquer par leur faible qualité nutritionnelle et, par conséquent, leurs faibles proportions dans les contenus digestifs.

VII. Conclusions

Alors que l'analyse des contenus digestifs n'a permis de mettre en évidence que la différenciation de *Acanthurus coeruleus* et de *A. chirurgus* par rapport aux autres espèces, l'addition des analyses isotopiques a mis en évidence cinq types de niches trophiques parmi ces espèces de poissons herbivores. Ces niches trophiques, caractérisées à la fois par l'ingestion et l'assimilation des ressources, sont occupées soit par des espèces seules, soit par des groupes d'espèces qui partagent les mêmes habitudes alimentaires. Les regroupements d'espèces au sein d'une même niche trophique se sont réalisés indépendamment de la morphologie et des affinités taxinomiques des espèces. Cette observation a déjà été démontrée dans d'autres régions du globe (Choat *et al.*, 2002 ; 2004), ou dans la région caraïbe, même si les regroupements d'espèces ne sont pas similaires (Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Les différences de regroupement proviennent des méthodes utilisées pour définir les régimes alimentaires. De

nombreuses études utilisent les analyses de contenus digestifs (Randall, 1967 ; Ferreira et Gonçalves, 2006) ou le comptage des « bites » (McAfee et Morgan, 1996 ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2008 ; 2011), qui fournissent des informations ponctuelles sur le régime alimentaire des espèces. A ma connaissance, l'utilisation des isotopes stables n'a jamais été entreprise pour définir les niches trophiques des poissons herbivores dans la Caraïbe. Par ailleurs, les comportements alimentaires des poissons herbivores varient dans le temps et dans l'espace, et ces critères sont rarement pris en considération dans les études trophiques (McAfee et Morgan, 1996).

Dans cette étude, *Sparisoma rubripinne*, *S. chysopterum*, *Scarus iseri* et *Acanthurus bahianus* ont été définis comme occupant une même niche trophique. Ces quatre espèces assimilent préférentiellement les macroalgues molles (> 50% de l'assimilation totale), elles mêmes caractérisées par des qualités nutritionnelles intéressantes. La qualité nutritionnelle des sources n'est cependant pas le seul critère qui dicte les préférences alimentaires. Entre ces deux espèces de macroalgues, *Dictyota cf pulchella* est décrite comme une espèce évitée par les poissons du fait des molécules répulsives qu'elle synthétise (Littler *et al.*, 1983b ; Hay et Fenical, 1988 ; Vallim *et al.*, 2005), tandis que *Acanthophora spicifera* est décrite comme une espèce appétante (Lewis, 1985 ; Reinthal et Macintyre, 1994 ; Bittick *et al.*, 2010). Ces deux espèces ont été groupées dans les modèles de mélange puisque leurs signatures isotopiques étaient proches. Cependant, il semble plus probable que l'assimilation de macroalgues molles par ces espèces herbivores soit davantage liée à la consommation de *A. spicifera* que de *Dictyota cf pulchella*. Bien que le gazon algal ait été retrouvé en plus grande quantité que les macroalgues molles dans les contenus digestifs de ces poissons, d'autres études décrivent également ces espèces comme consommatrices de macroalgues (Randall, 1967 ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Francini-Filho *et al.*, 2010).

Le deuxième groupe est constitué de *Sparisoma viride*, *Scarus vetula* et *S. taeniopterus* qui se distinguent des autres espèces par une assimilation importante de corail et de macroalgues molles. Le corail, représenté par l'espèce

Montastraea annularis, a été décrit dans cette étude comme la source la plus riche d'un point de vue nutritionnel. Du fait de leur puissante denture, ces espèces sont capables de prélever des morceaux de corail (Miller et Hay, 1998 ; Rotjan et Lewis, 2006 ; Roff *et al.*, 2011). Cette ingestion de corail a généralement été considérée comme accidentelle (Randall, 1967). La méthode utilisée pour l'analyse des contenus digestifs et le broyage qui résulte de l'ingestion, n'a pas permis l'observation et la quantification des polypes ingérés. Cependant, les modèles de mélange ont clairement montré une utilisation du corail par ces trois espèces comme principal apport de matière carbonée et azotée.

L'espèce *Sparisoma aurofrenatum* a également été décrite comme consommatrice potentielle de corail vivant (Miller et Hay, 1998). Elle a cependant été classée comme occupant une niche trophique spécifique car elle assimile préférentiellement le gazon algal. Du fait de la faible qualité nutritionnelle du gazon, cette espèce semble compléter ses apports nutritionnels par des assimilations de macroalgues molles et de détritrus.

Acanthurus coeruleus adopte des modes d'assimilation proches de ceux utilisés par *Sparisoma aurofrenatum*. Le gazon algal est préférentiellement assimilé et les apports sont complétés par des macroalgues calcifiées, des macroalgues molles et des détritrus. Mais *Acanthurus coeruleus* ingère en plus des Invertébrés benthiques (surtout de petits crustacés). Cette espèce présente le régime alimentaire le plus varié et le plus équilibré (en termes de pourcentages d'aliments ingérés et assimilés), ce qui lui confère une niche trophique particulière. Ces résultats peuvent être reliés à son système digestif qui diffère de ceux des autres espèces étudiées.

Enfin, *Acanthurus chirurgus* assimile une grande partie de macroalgues molles, dont l'assimilation reste cependant inférieure à 50 % de l'assimilation totale. Les apports sont complétés par des détritrus et du gazon algal. Cette espèce a été différenciée des autres espèces herbivores par son ingestion importante de macroalgues calcifiées. Celles-ci ne sont cependant pas assimilées proportionnellement à leur quantité ingérée, résultat sans doute lié à leur faible qualité nutritionnelle.

Dans cette étude, des divergences ont été observées entre les proportions ingérées et les proportions assimilées d'une même ressource. Ainsi, *A. chirurgus* ingère d'importantes quantités de macroalgues calcifiées, qui sont pourtant peu assimilées par cette espèce. De la même manière, les espèces du premier groupe assimilent de façon très importante les macroalgues molles qui n'ont pourtant pas été retrouvées en grande quantité dans les contenus digestifs. Il existe plusieurs raisons pour expliquer ces divergences. Premièrement, les poissons herbivores possèdent des systèmes digestifs particulièrement bien adaptés à ce type d'alimentation, avec la présence de dentures puissantes, d'estomacs aux parois épaisses et musclées et de dents pharyngiennes. Ces adaptations leur permettent de triturer les aliments qu'ils ingèrent. Ainsi, l'importante quantité de matière non identifiée retrouvée dans les contenus digestifs est à l'origine des incertitudes dans la description des régimes alimentaires. Deuxièmement, dans cette étude, l'analyse des contenus digestifs apporte une information ponctuelle sur le régime alimentaire. Il s'agit des proportions d'aliments ingérés juste avant la capture et ne reflètent donc pas l'ensemble du régime alimentaire. C'est pour cette raison que les analyses isotopiques ont été couplées aux observations directes, de manière à considérer les assimilations de sources sur une période plus longue, qui correspond au temps de renouvellement des tissus (environ trois mois pour les poissons). Enfin, l'ingestion d'une source n'induit pas forcément l'assimilation de cette ressource (Lobel, 1980 ; Hobson et Clark, 1992). Certaines sources, telles que les macroalgues calcifiées peuvent être ingérées sans contribuer aux apports de carbone et d'azote nécessaires aux poissons. Il ne faut pas cependant surestimer la validité des modèles de mélange et c'est pourquoi il est nécessaire de confronter leurs résultats avec ceux des contenus digestifs, sans oublier l'observation directe des poissons dans le milieu.

Chapitre 6 :

Niches trophiques des Scaridae dans un herbier



I. Introduction

Les herbiers à Magnoliophytes marins constituent des zones particulièrement productives des eaux tropicales côtières peu profondes (Moncreiff *et al.*, 1992). Ces herbiers, dominés dans la Caraïbe par l'espèce *Thalassia testudinum*, présentent une forte diversité d'organismes associés tels que les assemblages épiphytes végétaux et animaux sur les feuilles des Magnoliophytes (Humm, 1964 ; Thomas *et al.*, 2005) mais aussi les assemblages d'Invertébrés benthiques associés à la frondaison et au sédiment (copépodes, amphipodes, isopodes, crabes, polychètes, échinodermes,...). Ces herbiers sont souvent qualifiés de zone de « nurserie » du fait des densités importantes de poissons juvéniles qui y résident (Weinstein et Heck, 1979 ; Pollard, 1984 ; Parrish, 1989 ; Baelde, 1990 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 1992 ; Nagelkerken *et al.*, 2000, 2002 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 2004). Plusieurs hypothèses expliquent l'abondance des poissons juvéniles dans ces faciès : l'expansion des herbiers sur de larges espaces facilitant l'interception des larves planctoniques de poissons (Parrish, 1989), la diversité de sources alimentaires présentes (Carr et Adam, 1973), la protection contre les prédateurs offerte par la structure physique des herbiers (Parrish, 1989), la turbidité de l'eau (Blaber et Blaber, 1980) et l'éloignement des herbiers des zones pélagiques où résident les grands prédateurs (Shulman, 1985 ; Parrish, 1989). Par ailleurs, la protection contre les prédateurs permet un temps plus important dédié à l'alimentation, entraînant des taux de survie et de croissance plus élevés (Heck *et al.*, 2003).

Alors que la diversité des sources alimentaires est avérée, la diversité des espèces de poissons herbivores utilisant les herbiers comme nurserie est controversée (Heck *et al.*, 2003). Parmi les nombreuses espèces de poissons qui fréquentent les herbiers au stade juvénile dans la Caraïbe (Ogden et Lobel, 1978 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 1992 ; Aliaume *et al.*, 1990, 1993 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 2004), peu d'espèces herbivores sont décrites (Harmelin-Vivien, 1983 ; Thayer *et al.*, 1984). Ainsi, dans cette étude, trois espèces de poissons herbivores seulement ont été collectées. *Sparisoma radians* et *Cryptotomus roseus* sont deux Scaridae exclusivement inféodés aux herbiers (McAfee et Morgan, 1996) tandis que *Scarus*

iseri se retrouve également en milieu récifal à l'âge adulte (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003). Compte tenu de leur taille, les individus ont tous été prélevés à un stade juvénile (Bouchon-Navaro *et al.*, 2006).

Dans ce chapitre, les niches trophiques de ces trois espèces ont été décrites et comparées pour comprendre leur coexistence au sein du même habitat à leur stade juvénile. La description des niches trophiques a tout d'abord été réalisée grâce à l'analyse des contenus du tractus digestif. Alors que l'alimentation de *S. radians* a été étudiée avec précision (Randall, 1967 ; Lobel et Ogden, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker *et al.*, 2005), peu d'études ont décrit l'alimentation de *Scarus iseri* et de *Cryptotomus roseus* (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003). L'utilisation des analyses isotopiques a permis d'évaluer la contribution des sources alimentaires dans le régime de ces espèces. La qualité nutritionnelle des sources a également été évaluée pour comprendre leurs préférences alimentaires.

II. Régimes alimentaires

La dégradation des échantillons de contenus digestifs n'a pas permis l'étude du régime alimentaire des individus prélevés lors de la première campagne d'échantillonnage aux îlets de Carénage (site S4, voir Chapitre 1). Ainsi, l'analyse des contenus digestifs a été menée sur des individus collectés dans un herbier du Grand Cul-de-Sac Marin, proche de l'îlet Fajou, lors d'une autre campagne d'échantillonnage (A. Vaslet, 2012), en respectant le même mode de prélèvement que celui de la première campagne. Les caractéristiques morphologiques des individus qui ont été utilisés pour les analyses des contenus digestifs sont détaillées dans le tableau VI.1.

Deux méthodes ont été utilisées pour l'analyse des contenus digestifs. La méthode des points-intercepts a été utilisée pour étudier l'alimentation de *Scarus iseri* et *Sparisoma radians*, car les éléments ingérés étaient à la fois difficiles à identifier et à séparer, tandis que la méthode des poids secs a été utilisée pour l'espèce *Cryptotomus roseus*.

Tableau VI.1 : Espèces collectées pour l'analyse des contenus digestifs, taille totale en cm et poids frais en g (\pm IC). n_{DIET} est le nombre d'individus étudiés.

Espèces	n _{DIET}	Taille totale (cm)	Poids frais (g)
<i>Sparisoma radians</i>	7	6,5 \pm 0,9	4,7 \pm 2,4
<i>Scarus iseri</i>	7	5,9 \pm 0,9	6,1 \pm 3,5
<i>Cryptotomus roseus</i>	10	6,0 \pm 0,4	2,1 \pm 0,5

Trois catégories de sources alimentaires ont été identifiées dans les tractus digestifs de *Scarus iseri* et *Sparisoma radians* : la matière végétale (qui inclut les macroalgues et les Magnoliophytes), le sédiment et la matière organique non identifiée. Les résultats sont présentés en pourcentages de points-intercepts dans la figure VI.1.

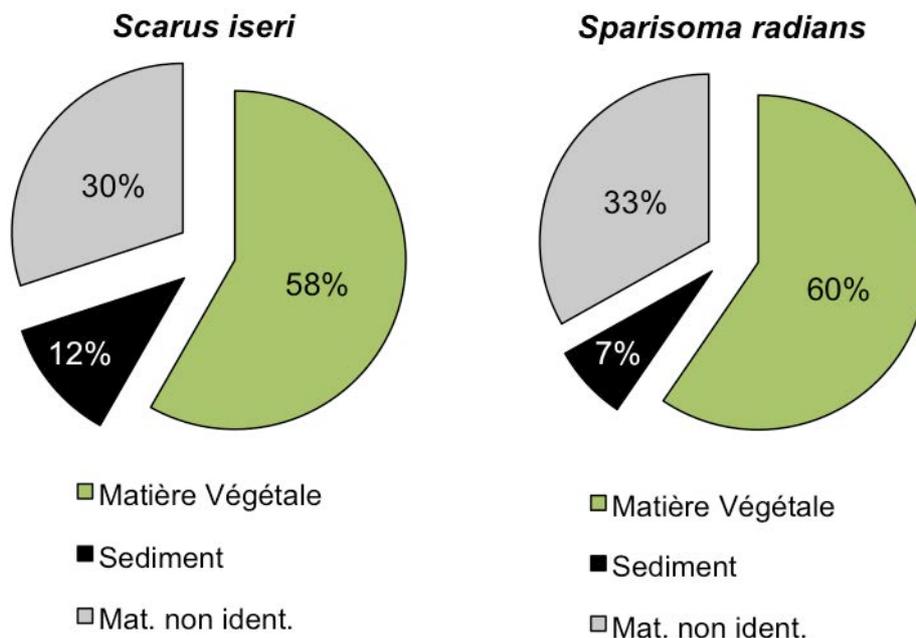


Figure VI.1 : Proportions moyennes d'éléments ingérés par *Scarus iseri* (à gauche) et par *Sparisoma radians* (à droite), exprimées en pourcentages de points-intercepts. Mat. non ident. : matière organique non identifiée.

Scarus iseri et *Sparisoma radians* présentent des régimes alimentaires proches (Figure VI.1). Ces deux espèces ingèrent une importante quantité de matière végétale, en proportions similaires (ANOVA, $F_{(1,72)} = 0,34$; $p = 0,56$). La

matière organique non identifiée représente en moyenne (\pm IC) $30,1 \pm 2,2$ % du contenu digestif de *S. iseri* et $33,2 \pm 2,7$ % du contenu digestif de *S. radians*. La proportion de matière organique non identifiée est similaire pour les deux espèces (ANOVA, $F_{(1,72)} = 3,4$; $p = 0,07$). En revanche, même si les proportions sont plus faibles, les deux espèces se différencient par les pourcentages de sédiment ingéré (ANOVA, $F_{(1,72)} = 11,1$; $p = 0,001$). En effet, *S. iseri* ingère une quantité de sédiment plus importante (moyenne \pm IC = $11,7 \pm 2,5$ %) que *S. radians* ($7,3 \pm 1,3$ %).

Deux catégories de sources alimentaires ont été identifiées dans le tractus digestif de l'espèce *Cryptotomus roseus* : la matière végétale (macroalgues et Magnoliophytes) et les proies animales. Les proies animales ont été identifiées et comptées, avant d'être séchées et pesées. Les résultats sont présentés dans la figure VI.2, en pourcentage de poids secs.

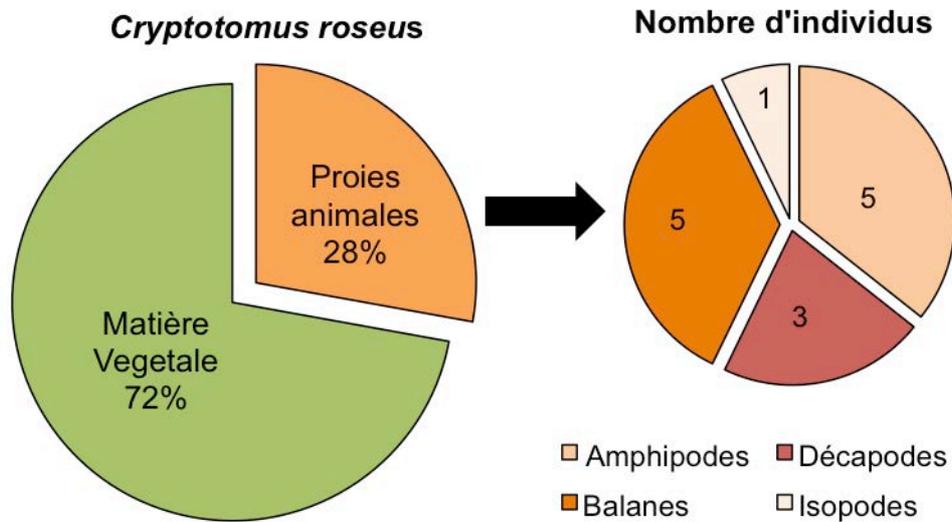


Figure VI.2 : Proportions d'éléments ingérés par *Cryptotomus roseus* exprimées en pourcentages de poids secs (graphique de gauche). Les proies animales identifiées dans les contenus digestifs sont représentées dans le graphique de droite).

Cryptotomus roseus ingère préférentiellement des aliments d'origine végétale (macroalgues et Magnoliophytes) avec une proportion moyenne de 72 %, et une partie plus restreinte d'aliments d'origine animale (28 % en moyenne). Parmi les Invertébrés retrouvés dans les contenus digestifs, quatre groupes

taxinomiques ont été identifiés : les Amphipodes, les « balanes » (Ordre des Sessilia), les Décapodes et un Isopode (Figure VI.2). Ainsi sur dix poissons étudiés, 13 Invertébrés ont été recensés (Figure VI.2). Le régime alimentaire de *Cryptotomus roseus* a été déterminé par la méthode des poids secs ; ainsi, les poids des aliments d'origine animale peuvent être surestimés par la présence de coquilles et de carapaces. Du fait de l'utilisation de deux méthodes différentes, le régime alimentaire de *Cryptotomus roseus* n'a pas pu être comparé à ceux des deux autres espèces. Cependant, le régime alimentaire de *C. roseus* semble être spécifique du fait de la présence d'Invertébrés, qui n'ont pas été retrouvés dans les régimes alimentaires de *Scarus iseri* et de *Sparisoma radians* (Figure VI.1).

Afin de compléter les informations sur le régime alimentaire de ces espèces, une recherche bibliographique a été entreprise sur ce sujet. Ces trois espèces ingèrent d'importantes quantités de matière végétale (supérieures à 50 % du régime alimentaire en termes de poids secs ou de points-intercepts). Dans la littérature, l'alimentation de *Sparisoma radians* est décrite comme étant principalement d'origine végétale, incluant les macroalgues et les Magnoliophytes, ce qui conforte les résultats obtenus dans cette étude. Randall (1967) décrit une ingestion importante de Magnoliophytes (88 %), exclusivement représentées par l'espèce *Thalassia testudinum*, ainsi qu'une consommation plus restreinte de macroalgues (12 %), dont le genre *Dictyota*. Ces observations sont également corroborées par d'autres travaux (Lobel et Ogden, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker et al., 2005). Du fait de son anatomie digestive, et notamment de sa puissante denture, *Scarus iseri* est connu pour racler le substrat afin d'en extraire les algues filamenteuses (McAfee et Morgan, 1996). Randall (1967) décrit une consommation exclusivement constituée de macroalgues pour cette espèce ainsi qu'une importante quantité de sédiments (75,4 % en moyenne), associée à son mode d'alimentation. Cependant, peu de substrats durs (comme des dalles calcaires) ont été trouvés dans l'herbier étudié. De ce fait, les algues filamenteuses associées aux substrats durs (c'est-à-dire le gazon algal) n'ont pas pu être collectées sur ce site. La présence de sédiment dans les contenus digestifs de *S. iseri* peut être expliquée par de nombreux prélèvements effectués sur les surfaces sableuses (en nombre de « bouchées »),

décrits par van Rooij *et al.* (1996). Dans la présente étude, *S. iseri* ingère des proportions de sédiments plus importantes que *Sparisoma radians*. Cependant la nature de ces sédiments peut être différente entre les deux espèces. Alors que le prélèvement de sédiments par *Scarus iseri* est décrit comme ayant une origine benthique (McAfee et Morgan, 1996 ; van Rooij *et al.*, 1996), *Sparisoma radians* n'est pas connu pour racler le substrat (Lobel et Ogden, 1981). Ainsi, les sédiments identifiés dans les contenus digestifs de *S. radians* pourraient être issus du broyage des macroalgues calcifiées ingérées. Enfin, l'espèce *Cryptotomus roseus* a reçu peu d'attention dans la littérature et les préférences alimentaires de cette espèce sont peu connues.

III. Niches isotopiques

Les rapports isotopiques ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$) ont été mesurés dans les muscles des trois espèces de consommateurs (Tableau VI.2) et dans les sources collectées aux îlets de Carénage (Figure VI.3 ; Annexe 15).

Tableau VI.2 : Valeurs moyennes des rapports $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ (\pm IC), taille totale en cm et poids frais en g (\pm IC) mesurées pour les trois espèces de consommateurs. n_{ISO} est le nombre d'individus étudiés lors des analyses isotopiques.

Espèces	n_{ISO}	Taille totale (cm)	Poids frais (g)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Sparisoma radians</i>	7	6,4 \pm 0,2	5,1 \pm 0,4	-9,6 \pm 0,8	6,4 \pm 0,2
<i>Scarus iseri</i>	7	5,0 \pm 0,3	2,0 \pm 0,3	-11,6 \pm 0,4	5,9 \pm 0,3
<i>Cryptotomus roseus</i>	7	5,7 \pm 0,6	2,5 \pm 0,8	-11,3 \pm 1,2	6,7 \pm 0,2

Les trois espèces de Scaridae sont caractérisées par des signatures isotopiques différentes en carbone (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 8,5$; dl = 2 ; p = 0,01) et en azote (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 12,1$; dl = 2 ; p = 0,002). *Cryptotomus roseus* présente les signatures isotopiques en azote les plus importantes, avec une signature moyenne (\pm IC) de 6,7 \pm 0,2 ‰, tandis que *Sparisoma radians* affiche les signatures en carbone les plus élevées (Tableau VI.2 ; Figure VI.3).

Parmi les sources collectées dans l'herbier, huit espèces ou genres de macroalgues ont été identifiés : *Halimeda cf copiosa*, *Halimeda incrassata*,

Dictyota cf pulchella, *Anadyomene stellata*, *Caulerpa cupressoides*, *Udotea flabellum*, *Padina* sp. et *Chaetomorpha* sp. (Figure VI.3). Deux espèces de Magnoliophytes ont été récoltées : *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*. Les échantillons de *Thalassia testudinum* ont été séparés selon trois types de feuilles : les jeunes feuilles, les feuilles plus âgées colonisées par des épiphytes et les feuilles sénescentes. Les autres sources collectées dans l'herbier sont le biofilm du sédiment, les détritits et les Invertébrés benthiques (Figure VI.3). Enfin, la matière organique particulaire (MOP) a été filtrée à partir de l'eau prélevée au dessus de cet herbier.

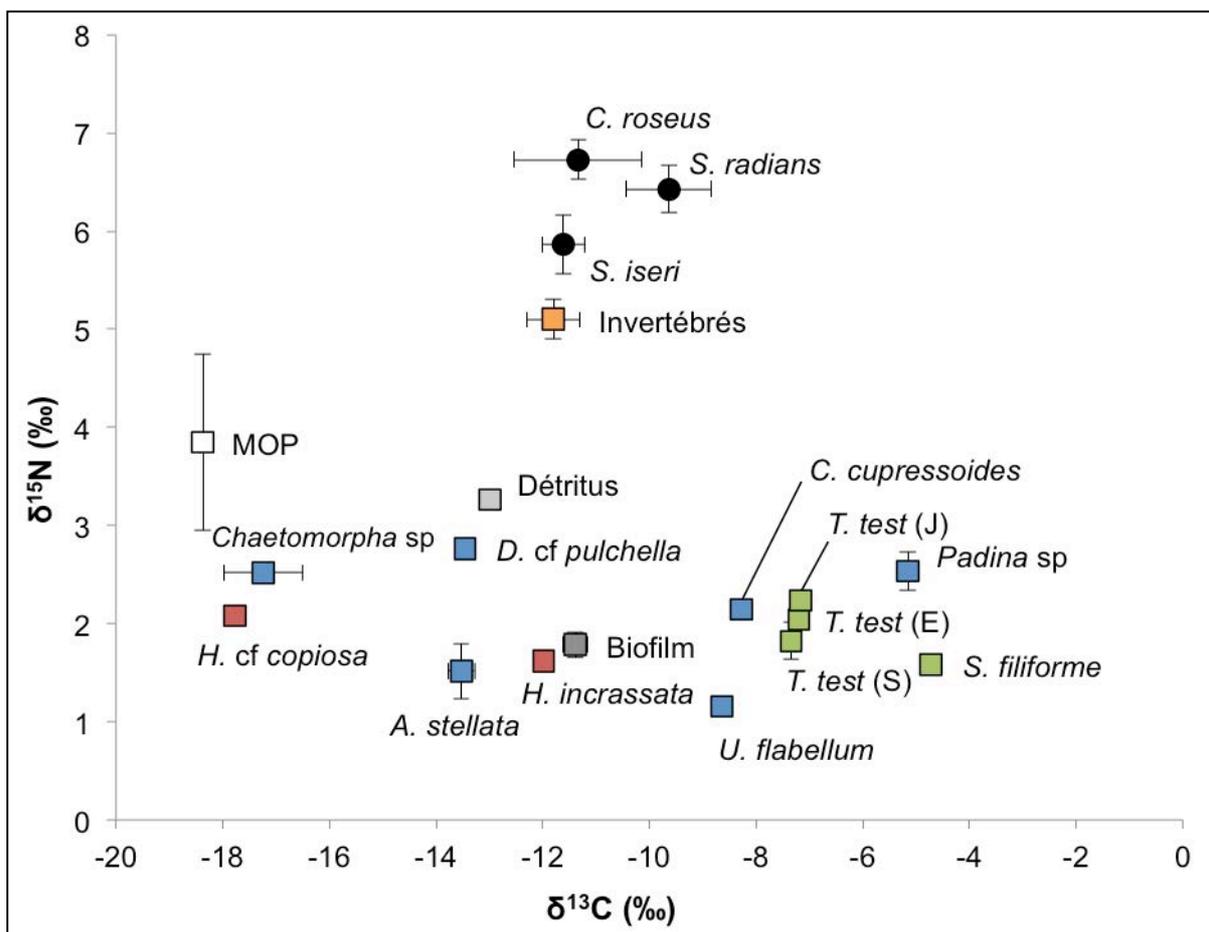


Figure VI.3 : Valeurs moyennes (\pm IC) des rapports $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des trois espèces de poissons (cercles noirs) et des sources collectées dans l'herbier (carrés). MOP : matière organique particulaire, *T.test* (J) : jeunes feuilles de *Thalassia testudinum*, *T.test* (E) : feuilles de *Thalassia testudinum* colonisées par des épiphytes, *T.test* (S) : feuilles sénescentes de *Thalassia testudinum*.

Les signatures isotopiques montrent une grande variabilité selon le type de source (Figure VI.3). La matière organique particulaire (MOP) affiche la

signature en carbone la plus faible avec une valeur moyenne (\pm IC) de $-18,4 \pm 0,2$ ‰, tandis que la signature en carbone la plus élevée est atteinte pour *Syringodium filiforme* ($-4,7 \pm 0,1$ ‰). Les signatures en azote s'échelonnent de $1,2 (\pm 0,1)$ ‰ pour *Udotea flabellum* à $5,1 (\pm 0,2)$ ‰ pour les Invertébrés (Figure VI.3).

Toutes les sources présentent des signatures isotopiques en azote et en carbone statistiquement différentes les unes des autres (MANOVA, $F_{(14,40)} = 516,7$; $p < 0,0001$). Cependant, les comparaisons multiples réalisées indépendamment sur les signatures en azote et en carbone, ont montré que les différents types de feuilles de *Thalassia testudinum* présentent des signatures similaires (Tukey HSD, tous les $p > 0,2$; Annexe 16).

IV. Modèles de mélange et contributions des sources

Trois modèles de mélange dits « concentration-dépendants » ont été réalisés afin d'évaluer la contribution des différentes sources dans le régime alimentaire des trois espèces étudiées. Ces modèles intègrent les signatures isotopiques moyennes des consommateurs ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$), les signatures isotopiques moyennes des sources, les concentrations élémentaires moyennes des sources ainsi que les facteurs moyens de fractionnement.

Etant donné les différences de comportements et de régimes alimentaires entre les trois espèces, différentes sources ont été utilisées dans les trois modèles de mélange. Le biofilm, qui a été récupéré à la surface du sédiment, aurait pu être considéré comme une source potentielle dans le modèle de mélange relatif à l'espèce *Scarus iseri* (van Rooij *et al.*, 1996) ; cependant les analyses biochimiques ont montré que le biofilm est constitué en moyenne de 81,1 % de glucides insolubles, ce qui indique que cette source représente peu d'intérêt nutritionnel pour les poissons herbivores. De la même manière, les Invertébrés n'ont été introduits que dans le modèle de *Cryptotomus roseus* puisque les Invertébrés n'ont pas été identifiés dans les contenus digestifs des autres espèces. Malgré leur taux élevé de calcaire, les espèces algales calcifiées du genre *Halimeda* ont été décrites comme des sources alimentaires potentielles pour les poissons

herbivores (McAfee et Morgan, 1996 ; Lobel et Ogden, 1981), tandis que les espèces du genre *Udotea* sont généralement évitées par ces mêmes poissons (Paul *et al.*, 1982 ; Hay *et al.*, 1994). Ainsi, l'espèce *Udotea flabellum* n'a pas été utilisée dans les modèles de mélange. *Syringodium filiforme* a été récolté dans l'herbier étudié cependant *Thalassia testudinum* y est l'espèce dominante. Ainsi, parmi les deux espèces de Magnoliophytes, seule l'espèce dominante *Thalassia testudinum* a été considérée comme source potentielle. Les différents échantillons de *Thalassia testudinum* récoltés (jeunes feuilles, vieilles feuilles et feuilles colonisées par les épiphytes) ont présenté des signatures isotopiques similaires. Ainsi, une signature isotopique moyenne des trois types de feuilles a été introduite dans les modèles pour *Thalassia testudinum*. Cependant, ces trois types de feuilles peuvent être utilisés de façon différente par les herbivores selon les espèces considérées (Heck et Valentine, 2006).

De même que dans les chapitres précédents, les concentrations élémentaires en carbone et en d'azote ([C]% et [N]%) des macroalgues et des Magnoliophytes ont été corrigées, de façon à ne considérer que la partie digeste de ces sources. Les signatures isotopiques et les concentrations élémentaires moyennes des sources qui ont été utilisées dans les modèles de mélange sont présentées dans le tableau VI.3.

Tableau VI.3 : Concentrations élémentaires et signatures isotopiques moyennes (\pm IC) en carbone et en azote mesurées pour les sources et utilisées dans les modèles de mélange.

Sources	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	[C]%	[N]%
Invertébrés	3	-11,8 \pm 0,2	5,2 \pm 0,2	44,5 \pm 0,9	7,5 \pm 0,3
Détritus	5	-13,0 \pm 0,03	3,3 \pm 0,1	24,9 \pm 0,7	2,9 \pm 0,1
<i>Dictyota cf pulchella</i>	3	-13,5 \pm 0,2	2,8 \pm 0,1	3,0 \pm 1,9	1,7 \pm 0,1
<i>Padina</i> sp.	3	-5,2 \pm 0,1	2,5 \pm 0,2	17,9 \pm 1,2	0,8 \pm 0,3
<i>Caulerpa cupressoides</i>	3	-8,3 \pm 0,1	2,2 \pm 0,03	13,0 \pm 0,8	5,3 \pm 0,4
<i>Anadyomene stellata</i>	3	-13,5 \pm 0,3	1,5 \pm 0,3	17,7 \pm 2,4	1,2 \pm 0,1
<i>Chaetomorpha</i> sp.	3	-17,2 \pm 0,7	2,5 \pm 0,03	19,4 \pm 1,4	2,9 \pm 0,3
<i>Halimeda cf copiosa</i>	3	-17,8 \pm 0,1	2,1 \pm 0,1	45,5 \pm 0,4	6,1 \pm 0,02
<i>Halimeda incrassata</i>	3	-12,0 \pm 0,04	1,6 \pm 0,04	46,6 \pm 0,5	8,8 \pm 0,4
<i>Thalassia testudinum</i>	15	-7,2 \pm 0,1	2,0 \pm 0,1	20,1 \pm 2,0	1,9 \pm 0,3

Les facteurs de fractionnements habituellement utilisés dans les modèles de mélange sont de + 1 ‰ en moyenne pour le carbone et de + 3,4 ‰ en moyenne pour l'azote. Cependant, l'existence de fractionnements plus importants a été démontrée pour les poissons herbivores (Mill *et al.*, 2007 ; Wyatt *et al.*, 2010). Sweeting *et al.* (2007b) préconisent un facteur de fractionnement du carbone compris entre + 1,5 et 2 ‰ pour les poissons. Ainsi, dans la présente étude, le facteur de fractionnement du carbone a été fixé à 1,5 ‰. Peu de valeurs sont disponibles dans la littérature concernant les facteurs de fractionnement par espèce ou par genre. Ainsi, le facteur de fractionnement de l'azote a été fixé à 4,0 ‰, en accord avec la valeur donnée par Mill *et al.* (2007) concernant les espèces du genre *Sparisoma*.

Les contributions moyennes, minimales et maximales (intervalles de crédibilité bayésien) des sources dans le régime alimentaires des trois espèces sont présentées dans le tableau VI.4.

Tableau VI.4 : Contributions moyennes en % (intervalles de crédibilité bayésien) des sources dans le régime alimentaire des trois espèces de poissons, calculées à l'aide des modèles de mélange. Les valeurs en gras sont les contributions importantes.

Sources potentielles	<i>Sparisoma radians</i>	<i>Scarus iseri</i>	<i>Cryptotomus roseus</i>
Invertébrés	–	–	10,6 (3,9 – 17,3)
Détritus	7,1 (0,0 – 15,5)	7,6 (0,0 – 18,0)	9,9 (0,0 – 19,6)
<i>Dictyota cf pulchella</i>	14,6 (0,0 – 29,4)	9,7 (0,0 – 21,1)	9,6 (0,0 – 19,6)
<i>Padina</i> sp	17,3 (1,3 – 31,6)	9,2 (0,0 – 19,9)	9,1 (0,0 – 18,6)
<i>Caulerpa cupressoides</i>	14,2 (0,0 – 27,4)	9,7 (0,0 – 21,1)	9,8 (0,0 – 18,6)
<i>Anadyomene stellata</i>	9,6 (0,0 – 21,6)	12,0 (0,0 – 24,1)	9,7 (0,0 – 19,4)
<i>Chaetomorpha</i> sp	11,1 (0,0 – 23,2)	10,4 (0,0 – 21,9)	10,2 (0,0 – 20,0)
<i>Halimeda cf copiosa</i>	4,8 (0,0 – 11,5)	14,5 (4,3 – 24,2)	11,1 (0,6 – 20,0)
<i>Halimeda incrassata</i>	6,5 (0,0 – 17,4)	17,4 (3,0 – 31,0)	10,7 (0,1 – 20,1)
<i>Thalassia testudinum</i>	14,8 (0,3 – 28,1)	9,5 (0,0 – 20,6)	9,3 (0,0 – 18,8)

Les trois espèces assimilent les ressources en proportions différentes (test du Chi², $\chi^2 = 59,9$; dl = 20 ; p < 0,0001). *Sparisoma radians* assimile préférentiellement *Padina* sp. qui contribue en moyenne (intervalles de crédibilité Bayésien) à 17,3 % (1,3 – 31,6 %) de son régime alimentaire. *Dictyota cf pulchella*, *Caulerpa cupressoides*, ainsi que l'espèce de Magnoliophyte

Thalassia testudinum, contribuent également de manière importante au régime alimentaire de *S. radians* avec une contribution moyenne de 14,5 %, en considérant les trois espèces confondues (Tableau VI.4). Les contributions moyennes des autres sources s'échelonnent de 4,8 % (0,0 – 17,4 %) pour *Halimeda cf copiosa* à 11,1 % (0,0 – 23,2 %) pour *Chaetomorpha* sp.

Les espèces de macroalgues calcifiées, *Halimeda copiosa* et *H. incrassata* présentent les contributions les plus importantes au régime alimentaire de *Scarus iseri* (Tableau VI.4). *Anadyomene stellata* et *Chaetomorpha* sp. présentent des contributions moyennes proches (intervalles de crédibilité Bayésien), de 12,0 % (0,0 – 24,1 %) et 10,4 % (0,0 – 21,9 %) respectivement et représentent les sources les plus assimilées par *Scarus iseri* après les deux espèces du genre *Halimeda*.

Enfin, *Cryptotomus roseus* présente un régime alimentaire relativement varié en terme d'assimilation. Cependant, quatre sources sont préférentiellement assimilées : *Halimeda cf copiosa*, *H. incrassata*, *Chaetomorpha* sp. et les Invertébrés. La contribution moyenne de ces quatre sources dans le régime alimentaire de *Cryptotomus roseus* est de 10,7 %. Les autres sources contribuent en moyenne à 9,6 % du régime alimentaire de *C. roseus*. Ainsi, alors que *Sparisoma radians* et *Scarus iseri* assimilent inégalement les différentes ressources disponibles dans l'herbier, *Cryptotomus roseus* apparaît moins sélectif et assimile un plus grand nombre de sources avec des proportions relativement proches les unes des autres (Tableau VI.4).

V. Qualité nutritionnelle des sources dans l'herbier

Les concentrations en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles mesurées dans les sources potentielles sont exprimées en pourcentages de matière organique sèche analysée (Figure VI.4 ; Annexe 17). Les concentrations ont été comparées par des analyses de variance (ANOVA) suivies de tests de Tukey pour les comparaisons multiples (Annexes 17 et 18).

Les différentes sources de nourriture pour les poissons herbivores présentent des concentrations en protéines statistiquement différentes (ANOVA, $F_{(9,32)} = 31,8$; $p < 0,0001$). *Anadyomene stellata* se différencie des autres sources par des concentrations en protéines élevées (moyenne \pm IC = $68,8 \pm 5,4$ %). *Thalassia testudinum* présente également des concentrations en protéines élevées, avec une concentration moyenne (\pm IC) de $47,9 (\pm 1,6)$ %. En revanche, *Caulerpa cupressoides* affiche les concentrations les plus faibles ($10,0 \pm 1,3$ %). Les autres sources présentent des concentrations intermédiaires, variant de $17,1 \pm 0,7$ % pour *Halimeda incrassata* à $34,1 \pm 4,9$ % pour *Halimeda copiosa*.

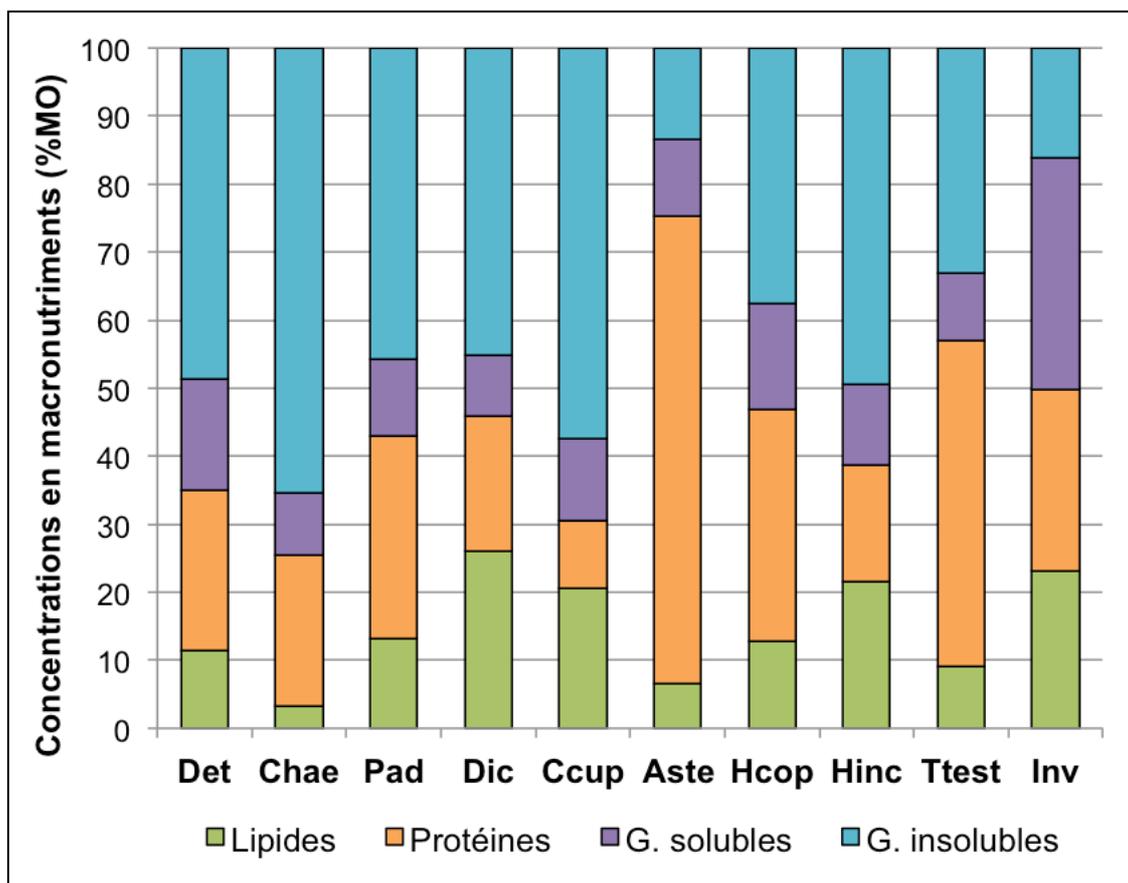


Figure VI.4 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles mesurées dans les sources potentielles. Det : détritrus ; Chae : *Chaetomorpha* sp. ; Pad : *Padina* sp. ; Dic : *Dictyota cf pulchella* ; Ccup : *Caulerpa cupressoides* ; Aste : *Anadyomene stellata* ; Hcop : *Halimeda copiosa* ; Hinc : *Halimeda incrassata* ; Ttes : *Thalassia testudinum* ; Inv : Invertébrés.

Ces sources présentent également des concentrations en lipides différentes (ANOVA, $F_{(9,32)} = 23,3$, $p < 0,0001$). Trois groupes peuvent être mis en évidence d'après les comparaisons multiples (Annexe 18). Les Invertébrés, *Halimeda*

incrassata, *Caulerpa cupressoides* et *Dictyota cf pulchella* sont les sources qui présentent les concentrations en lipides les plus élevées. Les détritrus, *Halimeda copiosa*, *Padina* sp. et *Thalassia testudinum* présentent des concentrations intermédiaires. Enfin, *Chaetomorpha* sp. et *Anadyomene stellata* sont caractérisées par des concentrations en lipides très faibles (Figure VI.4).

Les différences de concentrations en glucides solubles (ANOVA, $F_{(9,32)} = 26,5$; $p < 0,0001$), sont principalement dues aux concentrations élevées mesurées pour les Invertébrés (moyenne \pm IC = $34,1 \pm 3,4$ %). Les autres sources présentent des concentrations en glucides solubles plus faibles, variant de $8,9 \pm 2,4$ % pour *Dictyota cf pulchella* à $16,3 \pm 2,4$ % pour les détritrus (Figure VI.4 ; Annexe 17).

Enfin, les concentrations en glucides insolubles sont également différentes selon le type de sources (ANOVA, $F_{(9,32)} = 45,6$; $p < 0,0001$). *Chaetomorpha* sp. se détache des autres sources par des concentrations en glucides insolubles élevées (moyenne \pm IC = $65,5 \pm 5,3$ %). En revanche, *Anadyomene stellata* et les Invertébrés présentent les concentrations les plus faibles et similaires entre elles. Les concentrations mesurées pour les autres sources sont proches et intermédiaires (Figure VI.4).

En résumé, deux sources présentent des qualités nutritionnelles importantes pour les poissons herbivores : les Invertébrés et l'espèce *Anadyomene stellata*, du fait de leurs concentrations élevées en protéines et leurs concentrations faibles en glucides insolubles. Les Invertébrés présentent également des concentrations élevées en glucides solubles. *Padina* sp., *Dictyota cf pulchella* et *Thalassia testudinum* se situent en deuxième position, tandis que les autres sources présentent des concentrations en glucides insolubles relativement élevées.

VI. Conclusions

Les individus étudiés pour l'analyse des contenus digestifs sont différents de ceux utilisés pour les analyses isotopiques. Cependant, les données sur le régime alimentaire de ces trois espèces de Scaridae décrites dans la littérature

sont cohérentes avec les résultats obtenus dans cette étude (voir section II de ce chapitre). Contrairement aux espèces de Scaridae étudiés dans un récif (voir Chapitre 5) et en accord avec les études précédentes tirées de la littérature, les Scaridae vivant dans les herbiers semblent présenter peu de variations spatiales de leur alimentation.

Les trois espèces étudiées dans l'herbier des îlets de Carénage présentent des régimes alimentaires différents en termes d'ingestion et d'assimilation des ressources alimentaires. La proportion de matière végétale ingérée, incluant les macroalgues et les Magnoliophytes, est supérieure à 50 % de l'ingestion totale pour les trois espèces. Le reste de l'ingestion est constituée d'Invertébrés benthiques pour *Cryptotomus roseus*, de sédiment et de matière non identifiée pour *Scarus iseri* et *Sparisoma radians*, avec des proportions de sédiment ingéré plus importantes pour *Scarus iseri*.

Les herbiers à Magnoliophytes marins sont des zones de productivité primaire élevée (Moncreiff *et al.*, 1992 ; Chauvaud, 1997). Les espèces de macroalgues et de Magnoliophytes n'ont pas pu être identifiées dans les contenus digestifs, cependant, les modèles de mélange ont souligné le fait que les différentes sources végétales n'étaient pas assimilées de la même manière par les trois espèces de poissons.

Alors que l'ingestion de Magnoliophytes est surtout attribuée à *Sparisoma radians* dans la littérature (Randall, 1965, 1967 ; Ogden et Ogden, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker *et al.*, 2005), *Scarus iseri* et *Cryptotomus roseus* semblent également consommer cette ressource, du fait des fragments retrouvés dans les contenus digestifs. Cependant, d'après les modèles de mélange, *Thalassia testudinum* est effectivement plus assimilée par *S. radians* que par les deux autres espèces de scarés. Les résultats des modèles indiquent que *S. radians* assimile également des proportions importantes de trois espèces de macroalgues molles : *Padina* sp., *Dictyota* cf *pulchella* et *Caulerpa cupressoides*. La composition en macronutriments montre que *Thalassia testudinum* représente une source alimentaire intéressante en terme d'apports nutritifs ; ce qui a été démontré également par Lobel et Ogden (1981). Les nombreux composés

chimiques (phénol, tanins) qui ont été mesurés dans *Thalassia testudinum* (Zapata et McMillan, 1979 ; McMillan *et al.*, 1980 ; McMillan, 1984) représentent des défenses chimiques contre « l'herbivorie » ; cependant ces répulsifs semblent inefficaces contre *S. radians* (Lobel, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker *et al.*, 2005). Parmi les autres espèces ingérées, il est probable que *Padina* sp. contribue davantage aux apports de carbone et d'azote que *D. cf pulchella* et *Caulerpa cupressoides*, puisque ces deux dernières sont souvent qualifiées d'espèces répulsives à l'égard des herbivores. En effet, les espèces du genre *Dictyota* synthétisent des terpènes qui dissuadent les herbivores de les manger (Littler *et al.*, 1983b ; Hay et Fenical, 1988 ; Vallim *et al.*, 2005). Bien que la caulerpine ait été identifiée dans les espèces du genre *Caulerpa* (Amico *et al.*, 1978 ; Targett *et al.*, 1986), Meyer et Paul (1992) ont démontré qu'elle avait peu d'effet répulsif sur les poissons herbivores.

L'ingestion de sédiment par *Scarus iseri* est statistiquement plus importante que celle de *S. radians*. D'après les modèles de mélange, cette proportion de sédiment peut être issue de l'ingestion de biofilm à la surface du sédiment, décrite par van Rooij *et al.* (1996). Cependant, comme le biofilm représente une source de très faible qualité nutritionnelle il n'a pas été utilisé dans les modèles de mélange. Le sédiment observé dans les contenus digestifs de *S. iseri* peut aussi résulter de l'ingestion d'algues calcifiées. Effectivement, *Halimeda cf copiosa* et *H. incrassata* sont les deux espèces qui contribuent le plus au régime alimentaire de *S. iseri* et les nombreuses particules calcaires observées dans le tube digestif de cette espèce pourraient provenir essentiellement du broyage des *Halimeda*. Enfin, *Anadyomene stellata* contribue également de façon importante à l'alimentation de cette espèce. Alors que les macroalgues calcifiées sont caractérisées par de faibles valeurs nutritives, *Anadyomene stellata* est l'espèce la plus riche en protéines de toutes les espèces collectées.

Enfin, la description de l'alimentation de *Cryptotomus roseus* manque à la littérature scientifique. Dans cette étude, *C. roseus* est la seule espèce pour laquelle des Invertébrés benthiques ont été identifiés dans le contenu digestif. Ces Invertébrés sont assimilés en proportions importantes et représentent la

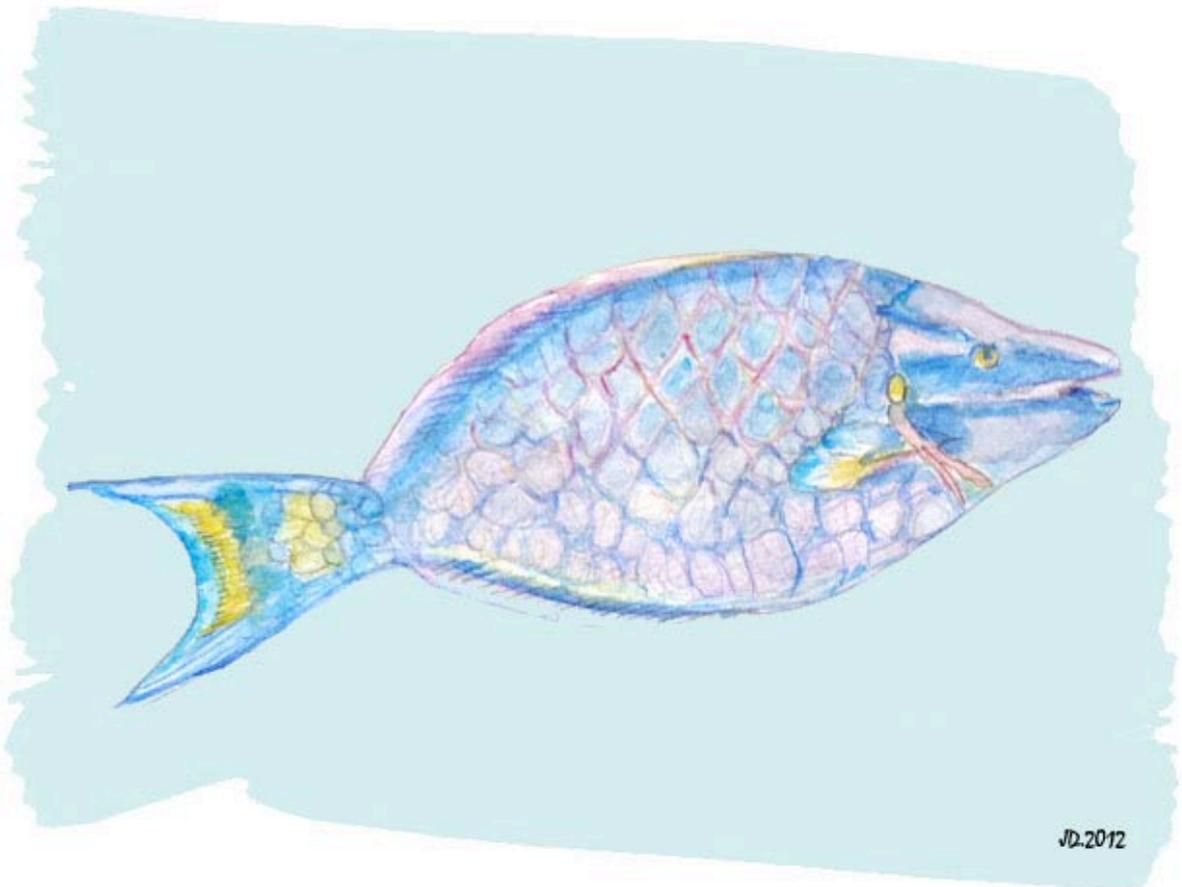
source la plus intéressante du point de vue nutritif. En comparaison, les trois espèces de macroalgues qui sont également assimilées préférentiellement (*Halimeda cf copiosa*, *H. incrassata* et *Chaetomorpha* sp.) sont caractérisées par de faibles qualités nutritionnelles. Cependant, les pourcentages d'assimilation par cet herbivore des différentes sources sont relativement proches les unes des autres, quelle que soit leur valeur nutritive.

En conclusion de ce chapitre, les trois espèces de poissons herbivores étudiées dans l'herbier, qui sont toutes des Scaridae au stade juvénile, présentent des niches trophiques différentes, du fait des différences d'ingestion et d'assimilation des ressources alimentaires. Les ressources utilisées par ces espèces sont caractérisées par des valeurs nutritives très variées. Ogden et Lobel (1981) ont démontré qu'une alimentation constituée de sources de valeurs nutritives différentes (élevées et faibles) permettait un taux de survie plus élevé qu'une alimentation basée sur une seule ressource. Ainsi, l'utilisation de sources dont les valeurs nutritives sont différentes est une stratégie alimentaire efficace, bien adaptée aux besoins des poissons à un stade juvénile.

Les trois espèces présentent des signatures isotopiques différentes indiquant l'existence de niches isotopiques différentes. La surface de la niche isotopique de *Cryptotomus roseus* est la plus importante, ce qui peut être relié au régime alimentaire plus varié de cette espèce en terme d'assimilation. Les différences de niches permettent ainsi de comprendre la cohabitation de ces trois espèces au stade juvénile dans les herbiers à Magnoliophytes marins. Cependant, les résultats des surfaces des niches suggèrent un chevauchement entre les niches de *C. roseus* et de *Sparisoma radians*. Ainsi, l'étude de leur niche au stade mature apporterait des éléments de réflexion intéressants.

Chapitre 7 :

Synthèse et discussion



I. Comparaisons des structures isotopiques entre les quatre sites étudiés

La structure trophique d'un écosystème est définie comme l'ensemble des relations, d'ordre alimentaire, qui relie les consommateurs et les ressources présentes. Les isotopes stables sont des outils de plus en plus utilisés pour décrire ces structures (Bootsma *et al.*, 1996 ; Pinnegar et Polunin, 2000 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Carassou *et al.*, 2008 ; Coat, 2009 ; Vaslet, 2009). Lorsque l'approche isotopique est utilisée, les termes de « structure isotopique » peuvent être employés (Wada *et al.*, 1993). La structure isotopique permet ainsi de tracer l'organisation d'un système par l'interprétation des signatures isotopiques (généralement en carbone et en azote) des sources et des consommateurs. Alors que la méthode isotopique a souvent été employée pour décrire des structures trophiques complexes, comprenant différents niveaux trophiques (producteurs primaires, consommateurs primaires, secondaires, top prédateurs), très peu d'études ont utilisé cette méthode pour comparer les organismes d'un même niveau trophique telle que la guildes des herbivores (Lamb *et al.*, 2012). Dans la présente étude, 14 espèces de poissons herbivores ont été étudiées, sur quatre sites représentant deux systèmes : le milieu récifal et l'herbier à Magnoliophytes marins (Figure VII.1).

A. Variations des structures isotopiques selon le type de système étudié

Parmi les quatre sites étudiés, trois ont été choisis dans un milieu récifal (S1 : les îlets Pigeon, S2 : la passe à Colas et S3 : la pointe à Léopard) et un dans un herbier à Magnoliophytes marins (S4 : îlets de Carénage). Les signatures isotopiques des consommateurs qui reflètent celles des producteurs primaires qu'ils ont consommés, ont permis de différencier ces deux systèmes (récif *versus* herbier) (Figure VII.1).

Les signatures en carbone des producteurs primaires sont de bons indicateurs pour discriminer les systèmes car elles varient selon la composition

en nutriments inorganiques du milieu et selon les cycles biochimiques propres à chaque producteur primaire (Ostrom et Fry, 1993).

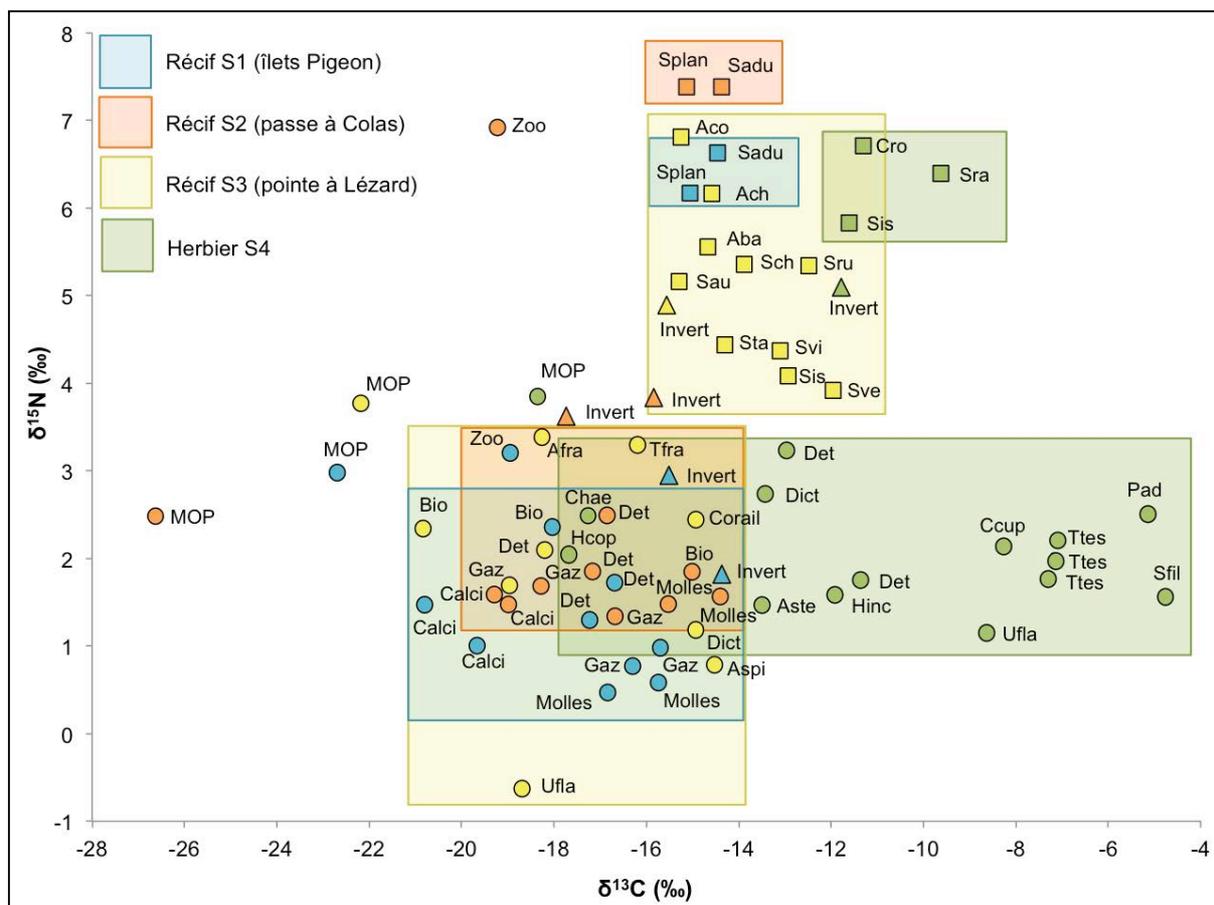


Figure VII.1 : Résumé des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des poissons (carrés), des Invertébrés benthiques (triangles) et des sources (cercles) mesurées dans les différents systèmes étudiés. Splan : *Stegastes planifrons*, Sadu : *Stegastes adustus*; Aco : *Acanthurus coeruleus*; Ach : *Acanthurus chirurgus*; Aba : *Acanthurus bahianus*; Sau : *Sparisoma aurofrenatum*; Sch : *Sparisoma chrysopterum*; Sru : *Sparisoma rubripinne*; Sta : *Scarus taeniopterus*; Svi : *Sparisoma viride*; Sis : *Scarus iseri*; Sve : *Scarus vetula*; Cro : *Cryptotomus roseus*; Sra : *Sparisoma radians*; Invert : Invertébrés; Det : détritius; Gaz : gazon; Bio : biofilm; Molles : macroalgues molles; Calci : macroalgues calcifiées; Afra : *Amphiroa fragilissima*; Tfra : *Tricleocarpa fragilis*; Ufla : *Udotea flabellum*; Dict : *Dictyota cf pulchella*; Chae : *Chaetomorpha* sp.; Hcop : *Halimeda copiosa*; Hinc : *Halimeda incrassata*; Aste : *Anadyomene stellata*; Ccup : *Caulerpa cupressoides*; Ttes : *Thalassia testudinum*; Pad : *Padina* sp.; Sfil : *Syringodium filiforme*; MOP : matière organique particulaire; Zoo : zooplancton.

Dans les trois sites récifaux (S1, S2 et S3), les sources échantillonnées présentent des signatures en carbone comparables (Figure VII.1). Ces signatures varient de -20,8 ‰ à -15,5 ‰ pour les sites S1 et S3 et de -19,2 ‰ à -15,5 ‰ pour le site S2. Ces valeurs sont en accord avec les autres études menées en milieu

récifal (Yamamuro *et al.*, 1995 ; Carassou *et al.*, 2008 ; Lamb *et al.*, 2012). Les signatures en carbone des sources prélevées en milieu récifal sont nettement différenciables de celles des sources collectées dans l'herbier, qui sont caractérisées par des signatures en carbone plus dispersées et globalement enrichies en isotope lourd (^{13}C). Effectivement, les sources prélevées dans l'herbier affichent des signatures en carbone variant de $-17,8 \text{ ‰}$ à $-4,7 \text{ ‰}$ et ces résultats rejoignent les valeurs isotopiques mesurées par d'autres auteurs dans les herbiers (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Nagelkerken et van der Velde, 2004a, 2004b ; Abed-Navandi et Dworschak, 2005). De nombreux auteurs ont montré cette discrimination isotopique existant entre les sources de différents systèmes côtiers tels que les herbiers, les récifs et les mangroves (Zieman *et al.*, 1984 ; Marguillier *et al.*, 1997 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Nagelkerken et van der Velde, 2004a, 2004b ; Connolly *et al.*, 2005 ; Vaslet, 2009). Les signatures en carbone des sources collectées en mangrove sont généralement les plus faibles tandis que les sources collectées en herbier affichent les signatures en carbone les plus élevées. Les signatures en carbone des sources issues des récifs sont intermédiaires, entre celles des deux autres systèmes (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Nagelkerken et van der Velde, 2004a, 2004b).

Deux propriétés expliquent cette discrimination isotopique entre les sources des récifs et celles des herbiers. Premièrement, les macroalgues, qui sont immobiles, assimilent les nutriments dont elles ont besoin pour se développer dans l'eau qui les environne. Leurs signatures dépendent donc de la composition isotopique des éléments nutritifs incorporés, c'est-à-dire de la composition isotopique du milieu d'origine (Fourqurean *et al.*, 1997). Les signatures en carbone de la matière organique particulaire (MOP) peuvent fournir des éléments de réponse sur la composition isotopique du milieu au niveau de chaque site. Ainsi, alors que la MOP affiche des signatures en carbone très faibles sur les sites récifaux (de $-26,6 \pm 1,3 \text{ ‰}$ à $-22,2 \pm 0,1 \text{ ‰}$), la MOP de l'herbier présente des signatures en carbone enrichies en ^{13}C ($-18,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$). L'acquisition des isotopes ^{12}C et ^{13}C dépend également de la disponibilité de ces éléments dans l'eau environnante. L'acquisition du carbone est plus difficile pour les producteurs

primaires aquatiques puisque la diffusion du dioxyde de carbone (CO₂) est environ 10000 fois plus lente dans l'eau que dans l'air (Stumm et Morgan, 1996 ; Touchette et Burkholder, 2000). La lenteur de diffusion moléculaire au voisinage immédiat des producteurs primaires marins peut limiter la disponibilité du CO₂. Les producteurs qui disposent d'une quantité importante de CO₂ peuvent assimiler librement l'isotope léger ¹²C au détriment de l'isotope lourd ¹³C. Cependant, lorsque la quantité de CO₂ est limitée, les producteurs primaires assimilent préférentiellement le ¹²C mais sont ensuite contraints d'assimiler le ¹³C dont l'abondance relative augmente au fur et à mesure de l'appauvrissement du milieu en ¹²C. La disponibilité en CO₂ dans l'eau de mer dépend par ailleurs de la température de l'eau et de la profondeur (Lynch-Stieglitz *et al.*, 1995). Elle varie donc selon les sites et selon les périodes de l'année. La disponibilité en CO₂ dépend également du courant présent sur le site d'étude. Effectivement, les thalles des producteurs primaires aquatiques sont couverts d'une couche d'eau stagnante, appelée couche de diffusion limite, qui peut être épaisse de 10 µm pour les algues unicellulaires en eau courante et jusqu'à 500 µm pour les grandes plantes aquatiques dans les eaux stagnantes (Ricklefs et Miller, 2005). L'épaisseur de cette couche d'eau varie selon l'agitation de l'eau. Ces informations suggèrent que la diffusion du CO₂ est facilitée en milieu récifal, où l'agitation de l'eau est plus importante, tandis qu'elle est limitée en milieu d'herbier où le mode d'agitation est relativement calme.

Deuxièmement, les signatures en carbone des producteurs primaires dépendent du cycle biochimique qu'ils utilisent pour synthétiser la matière organique, notamment les voies de la photosynthèse (type C3, C4 ou CAM¹). Alors que ces différents types de cycles biochimiques sont bien établis entre les plantes terrestres, la distinction entre macrophytes de type C3 et C4 n'est pas toujours claire et certaines espèces présentent des cycles intermédiaires C3-C4 (Beer et Waisel, 1979 ; Beer *et al.*, 1980 ; Touchette et Burkholder, 2000). Par exemple, *Thalassia testudinum* a initialement été classée comme une espèce utilisant le CO₂ dissous comme source de carbone, de la même manière que les

¹ CAM : *Crassulacean Acid Metabolism*

plantes terrestres de type C3 (Benedict *et al.*, 1980 ; Abel, 1984). Cependant, les signatures en carbone de *T. testudinum* (généralement entre -7 et -12 ‰ ; Hemminga et Mateo, 1996) reflètent davantage l'existence d'un métabolisme de type C4. Certains auteurs ont conclu sur l'existence des deux types de métabolismes (C3 et C4) chez les Magnoliophytes (Benedict et Scott, 1976 ; Benedict *et al.*, 1980 ; McMillan et Smith, 1982). Durako (1993) a mis en évidence l'utilisation des ions bicarbonates (HCO_3^-) dans les cycles biochimiques de *T. testudinum*, tout comme la plupart des macroalgues (Maberly *et al.*, 1992). D'autres auteurs ont démontré que l'utilisation des ions HCO_3^- n'était pas un processus fixe mais résultait d'une dynamique qui dépend des besoins des producteurs primaires (Prins et Elzenga, 1989 ; Hemminga et Mateo, 1996). Par exemple, l'assimilation des ions HCO_3^- est importante lorsque les concentrations de CO_2 dissous sont faibles (Sand-Jensen et Gordon, 1986) ou lorsque l'éclairement est maximal (Kübler et Raven, 1994). L'utilisation différentielle du carbone sous sa forme CO_2 ou HCO_3^- explique davantage les signatures isotopiques en carbone des producteurs primaires que le type de métabolisme utilisé par ces producteurs (Mook *et al.*, 1974 ; Raven *et al.*, 2002). Raven *et al.* (2002) ont alors classé les macrophytes selon leurs signatures isotopiques en carbone et expliqué comment ces signatures sont liées à la forme de carbone utilisée (CO_2 ou HCO_3^-). Les macrophytes qui présentent des signatures en carbone inférieures à -30 ‰ sont caractérisées par un usage exclusif de CO_2 tandis que celles qui affichent des signatures supérieures à -10 ‰ n'assimilent le carbone que sous sa forme HCO_3^- . Enfin, les macrophytes dont les signatures en carbone sont situées entre -10 et 30 ‰ sont capables d'utiliser les deux formes de carbone. Ainsi, dans les herbiers, les signatures élevées des Magnoliophytes et de certaines macroalgues sont liées à l'utilisation préférentielle des ions HCO_3^- comme source de carbone inorganique (Beer *et al.*, 2002). Les ions HCO_3^- présentent des signatures en carbone moins négatives que celles du dioxyde de carbone (0‰ *versus* -9‰ ; Kroopnick, 1985 ; Figure VII.2) et leur incorporation par la plante entraîne des signatures en carbone relativement élevées (Raven *et al.*, 2002 ; Lepoint *et al.*, 2004).

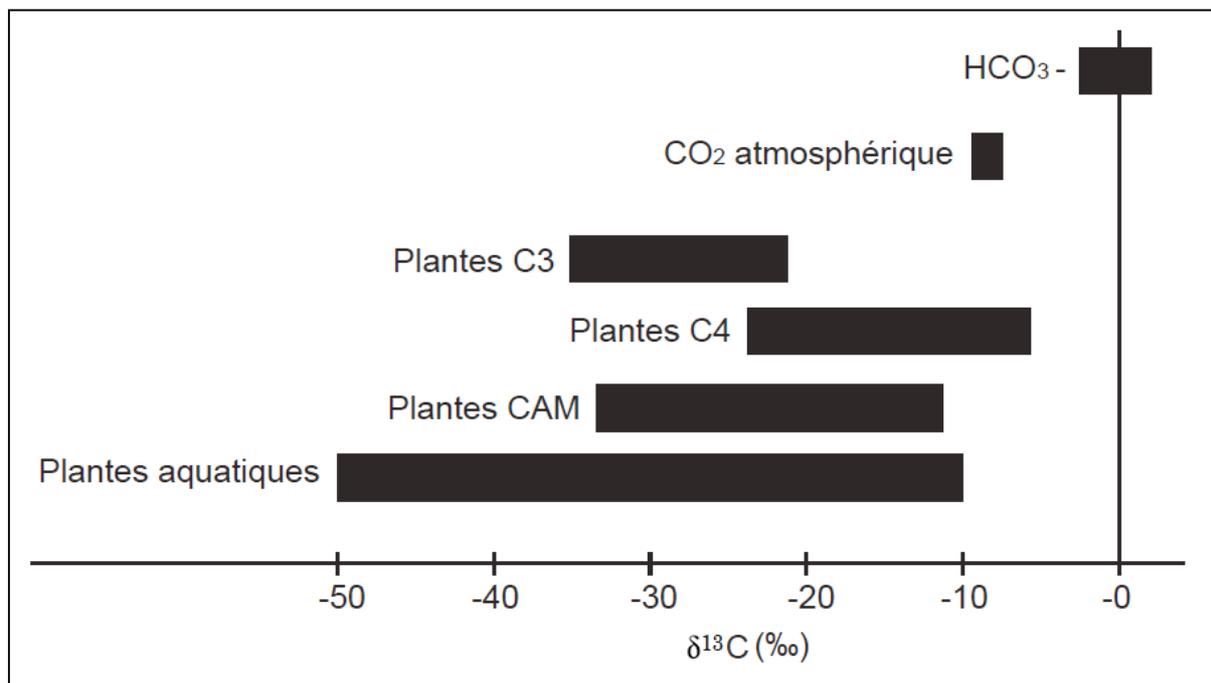


Figure VII.2 : Valeurs moyennes $\delta^{13}\text{C}$ (‰) des producteurs primaires, du dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique et des ions bicarbonate marins (HCO_3^-), d'après Rounick et Winterbourn (1986).

Les différences de signatures en carbone mesurées pour les producteurs primaires se reflètent dans l'ensemble de la structure isotopique. Ainsi, les consommateurs (Invertébrés et poissons) collectés dans l'herbier affichent des signatures en carbone enrichies (de $-11,8 \pm 0,5$ ‰ à $-9,6 \pm 0,8$ ‰) par rapport à celles des consommateurs prélevés dans les autres sites (de $-15,6 \pm 0,4$ ‰ à $-12 \pm 0,3$ ‰). Ces valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ se rapprochent de celles mesurées par Cocheret de la Morinière *et al.* (2003), pour les poissons herbivores d'un herbier ($-12,7$ à $-12,1$ ‰) et ceux d'un récif ($-16,3$ à $-12,3$ ‰) à Curaçao (Antilles néerlandaises).

B. Variations spatiales des structures isotopiques

Des variations spatiales de la structure isotopique ont été mises en évidence au sein d'un même type de système. A titre d'exemple, les *Stegastes* ont été étudiés sur deux sites récifaux, un premier localisé sur la côte sous-le-vent (S1 : les îlets Pigeon) et un second situé dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin au nord de l'île (S2 : la passe à Colas). Sur ces deux sites, les mêmes types d'échantillons ont été collectés (eau de mer, zooplancton, macroalgues, gazon algal, détritus, Invertébrés benthiques, muscles de *Stegastes planifrons* et de *S. adustus*), permettant une bonne comparaison entre ces sites (Figure VII.3).

A la passe à Colas, les sources alimentaires, c'est-à-dire les macroalgues molles, le gazon algal, les détritits et les Invertébrés, sont caractérisées par des signatures isotopiques en azote plus élevées (de $1,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$ à $3,8 \pm 0,2 \text{ ‰}$) que celles des mêmes sources collectées aux îlets Pigeon (de $0,5 \pm 0,2 \text{ ‰}$ à $3,0 \pm 0,5 \text{ ‰}$). Cette tendance a également été observée pour les signatures du zooplancton (plus élevées à la passe à Colas).

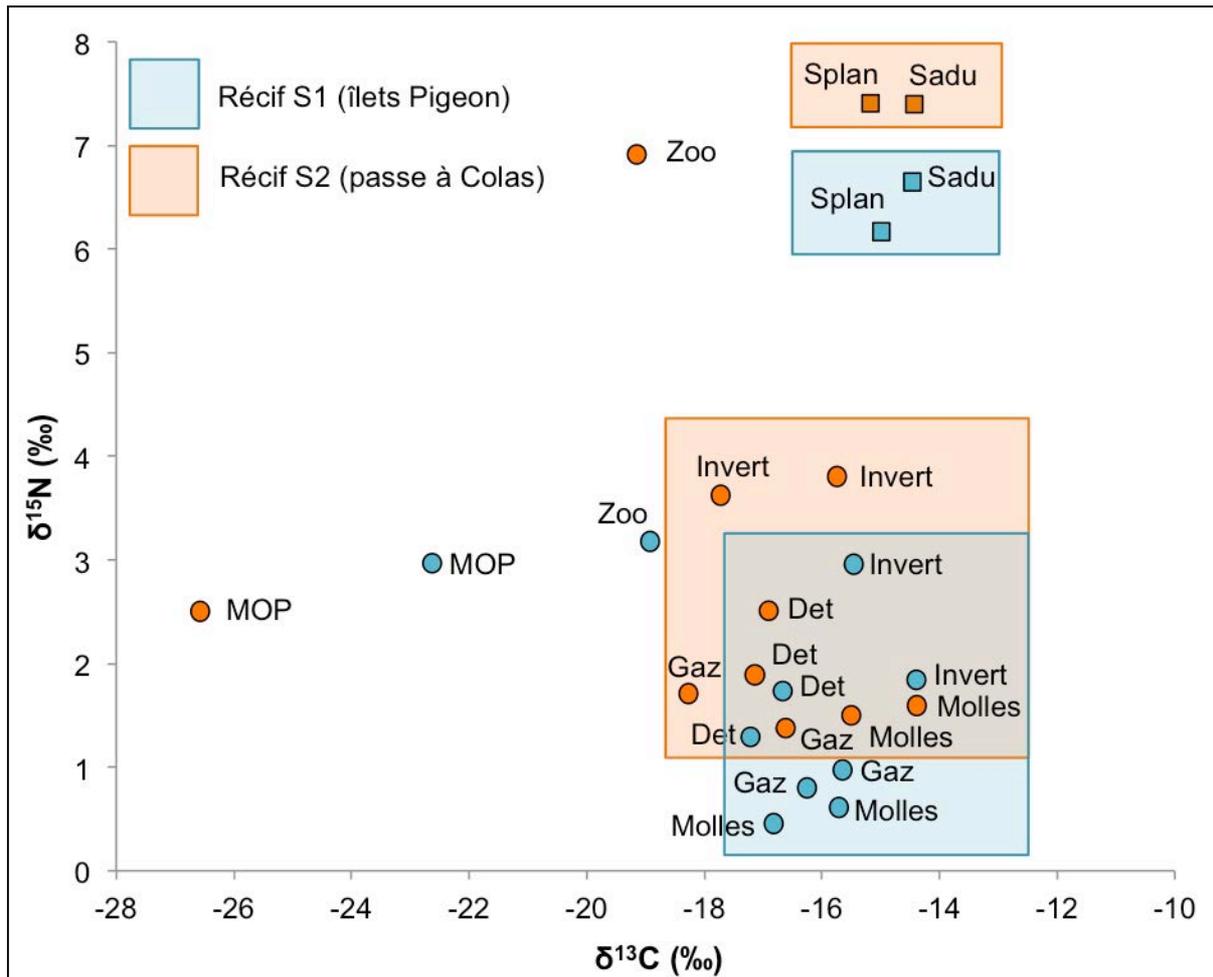


Figure VII.3 : Structures isotopiques dans les territoires de *Stegastes planifrons* (Splan) et de *Stegastes adustus* (Sadu) aux îlets Pigeon (en bleu) et à la passe à Colas (en orange), montrant la distribution des signatures isotopiques des consommateurs (carré : *Stegastes*) et des sources (cercles). Molles : macroalgues molles ; Gaz : gazon ; Det : détritits ; Invert : Invertébrés ; Zoo : zooplancton ; MOP : matière organique particulaire.

L'enrichissement des signatures en azote à la passe à Colas n'a pas été observé pour la MOP. La MOP et le zooplancton sont deux compartiments situés à la base des réseaux trophiques et peuvent constituer de bons indicateurs pour vérifier les différences physico-chimiques du milieu entre des sites d'étude.

Cependant, ces deux compartiments sont caractérisés par des temps de renouvellement très rapides (de quelques heures à quelques semaines) qui peuvent induire d'importantes variations de leurs signatures isotopiques selon la période d'échantillonnage (Cabana et Rasmussen, 1996 ; Zohary *et al.*, 1994). L'eau de mer nécessaire à la mesure de la MOP a été collectée une seule fois durant la période d'échantillonnage relative aux *Stegastes* qui a duré trois mois dans son ensemble. Par ailleurs, les mesures de la matière en suspension (MES) contenue dans les échantillons d'eau de mer ont montré que l'eau prélevée aux îlets Pigeon était plus riche en matière en suspension (MES = 0,51 mg.l⁻¹) que l'eau de la passe à Colas (MES = 0,32 mg.l⁻¹), les jours où ces échantillons ont été prélevés. Ce résultat peut expliquer que la MOP prélevée aux îlets Pigeon affiche des signatures en azote plus élevées alors que la tendance générale de la structure isotopique des autres compartiments montre l'inverse.

L'intégration isotopique des producteurs primaires (macroalgues et gazon algal) est plus longue et reflète mieux la variabilité spatiale des structures isotopiques entre les deux récifs durant la période d'échantillonnage (trois mois). L'enrichissement en ¹⁵N des producteurs primaires à la passe à Colas s'est traduit par des signatures en azote plus élevées pour les détritiques, les Invertébrés et les poissons (Figure VII.2). Les signatures isotopiques en azote des producteurs primaires sont généralement plus élevées dans les zones où les apports terrigènes (rivières) ou anthropiques (pollutions organiques) sont importants (Fourqurean *et al.*, 1997 ; McClelland *et al.*, 1997 ; Lepoint *et al.*, 2004 ; Lapointe *et al.*, 2004 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 2008 ; Wada, 2011). Les eaux de rivières et les eaux usées (ou polluées), riches en azote inorganique (et particulièrement en nitrates), sont enrichies en ¹⁵N à la suite des processus de dénitrification (Cline et Kaplan, 1975 ; Valiela *et al.*, 1992 ; Mariotti *et al.*, 1984 ; Lepoint *et al.*, 2004 ; Wada, 2011). Ainsi, la passe à Colas, située dans la baie du Grand Cul-de-sac Marin, perçoit des influences terrigènes et anthropiques plus importantes que les îlets Pigeon (Bouchon et Bouchon-Navaro, 1998). La baie est effectivement bordée de mangroves, au travers desquelles percolent les eaux de ruissellement et reçoit également les eaux de la grande rivière à Goyave qui est la plus importante de l'île. Les eaux de la rivière salée, particulièrement touchée

par les influences anthropiques, s'évacuent également dans cette baie. Cependant, ces apports ne sont pas continus. A marée descendante, les eaux de la baie se déversent vers le large par la passe à Colas, tandis qu'à marée montante, la passe reçoit les eaux du large qui entrent dans la baie. Alors que les apports de matière riche en ^{15}N pourraient être plus importants au niveau de la passe à Colas, les systèmes de circulation d'eau permettent de modérer cet impact. Les signatures en azote des sources et des consommateurs à la passe à Colas sont enrichies d'environ + 1 ‰ par rapport aux îlets Pigeon (Figure VII.3), ce qui représente un impact relativement faible. A titre d'exemple, Vermeulen *et al.* (2011) ont mesuré une augmentation de + 3,5 ‰ entre les signatures en azote des macroalgues prélevées dans une zone témoin (préservée) et celles des macroalgues prélevées à la sortie de l'émissaire des eaux usées de la ville de Calvi en Corse.

Bien que le système et le type d'échantillons collectés soient différents, les sources de l'herbier (S4) montrent également des signatures isotopiques enrichies en ^{15}N (variant de $1,2 \pm 0,1$ ‰ à $5,1 \pm 0,2$ ‰) par rapport aux sources de la côte sous-le-vent, comme celles collectées aux îlets Pigeon (de $0,5 \pm 0,2$ ‰ à $3,0 \pm 0,5$ ‰ ; Figure VII.1). Cette observation rejoint les explications précédentes puisque le site d'herbier est localisé dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin et reçoit alternativement les apports de la côte et du large, de la même manière que la passe à Colas.

Ces apports de matière azotée au niveau de la passe à Colas peuvent également être responsables du nombre plus important d'espèces de macroalgues collectées dans les territoires des *Stegastes* sur ce site (23 espèces à la passe à Colas et six aux îlets Pigeon). Cette tendance a également été observée pour les espèces algales constitutives du gazon, dont la richesse spécifique s'est avérée plus importante à la passe à Colas (47 espèces) qu'aux îlets Pigeon (41 et 44 espèces selon les territoires). Les producteurs primaires sont effectivement sensibles à ces apports de matière azotée et leur développement est plus important lorsque ces apports augmentent (Fishelson, 1973 ; Valiela *et al.*, 1992 ; Lapointe *et al.*, 2005).

C. Organisation générale des structures isotopiques au sein de chaque site d'étude

Bien que certaines variations aient été démontrées entre le type de système et la localisation des sites, l'organisation générale des structures isotopiques reste similaire dans chaque site. Les signatures isotopiques des sources de matière et celles des consommateurs apportent des informations précieuses sur l'organisation de ces structures étant donné l'enrichissement constant du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ d'un niveau trophique à un autre. Cet enrichissement, ou fractionnement isotopique (notés $\Delta^{15}\text{N}$ et $\Delta^{13}\text{C}$), résulte de l'assimilation préférentielle des isotopes lourds (^{15}N et ^{13}C) par les consommateurs lors de la digestion mais aussi de l'élimination plus rapide des isotopes légers lors de l'excrétion (Rau *et al.*, 1983 ; Rounick et Winterbourn, 1986). Pour les poissons, cette intégration s'opère sur une période d'environ trois mois, qui correspond au temps de renouvellement isotopique (« turn over » en anglais) de leurs tissus musculaires (Hesslein *et al.*, 1993 ; McIntyre et Flecker, 2006). La définition de ces facteurs d'enrichissement est primordiale pour définir l'organisation des structures isotopiques, c'est-à-dire les liens trophiques qui lient les sources alimentaires et leurs consommateurs.

Des fractionnements isotopiques moyens de + 3,4 ‰ pour l'azote et de + 1 ‰ pour le carbone, sont généralement utilisés pour tracer le cheminement de la matière organique entre une source et son consommateur (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Fry et Sherr, 1984 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Vander Zanden et Rasmussen, 2001). Cependant, ces fractionnements peuvent être variables selon la qualité des sources alimentaires, le stress, la taille des individus ou encore le métabolisme des espèces (Ponsard et Averbuch, 1999 ; Adams et Sterner, 2000 ; Overman et Parrish, 2001 ; Pinnegar et Polunin, 2000 ; Post, 2002 ; McCutchan *et al.*, 2003 ; Olive *et al.*, 2003 ; Vanderklift et Ponsard, 2003 ; Mill *et al.*, 2007 ; Sweeting *et al.*, 2007a, 2007b). Mill *et al.* (2007) ont démontré que les poissons herbivores présentent des fractionnements plus importants que les carnivores. Ils observent pour les poissons herbivores un fractionnement moyen de + 4,78 ‰ pour l'azote avec des valeurs comprises entre + 4,41 ‰ et + 5,68 ‰. Cette

différence de fractionnement est expliquée par la qualité des aliments ingérés (en terme de ratio C/N) et par les mécanismes d'excrétion, qui diffèrent entre herbivores et carnivores (Adams et Sterner, 2000 ; Olive *et al.*, 2003). En effet, les poissons herbivores présentent des tubes digestifs plus longs (Elliott et Bellwood, 2003), des taux d'ingestion plus importants, des temps de rétention alimentaire généralement courts (Ogden et Lobel, 1978 ; Polunin *et al.*, 1995 ; Cleveland et Montgomery, 2003) et des pH intestinaux très faibles (Lobel, 1981). D'autres études ont confirmé l'existence d'un fractionnement isotopique plus important entre les signatures des poissons herbivores et celles de leurs sources alimentaires (Pinnegar et Polunin, 2000 ; Wyatt *et al.*, 2010 ; Hata et Umezawa, 2011 ; Lamb *et al.*, 2012).

Ces facteurs de fractionnement peuvent être mesurés expérimentalement en conditions contrôlées sur des individus nourris d'un seul type d'aliment (Hesslein *et al.*, 1993 ; Pinnegar et Polunin, 1999 ; Caut *et al.*, 2008). Cependant, cette méthode a été controversée (Perga et Grey, 2010) et reste lourde à mettre en place. Ce fractionnement peut également être mesuré par la différence entre la signature isotopique du contenu stomacal et celle du consommateur (Mill *et al.*, 2007 ; Wyatt *et al.*, 2010). Cette méthode reste la plus précise mais peut cependant biaiser les valeurs de fractionnement obtenues, notamment parce que certains éléments ingérés ne sont pas assimilés dans le muscle mais directement éliminés (Hobson et Clark, 1992). Par ailleurs, certains auteurs ont souligné le fait que la digestion peut avoir des effets sur les signatures isotopiques des aliments ingérés et donc fausser les calculs des facteurs de fractionnement (Johnson *et al.*, 2012 ; Guelinckz *et al.*, 2008). Une autre façon d'obtenir la valeur des facteurs de fractionnement est de soustraire la signature de chaque source potentielle de celle du consommateur. La moyenne des différences permet d'obtenir une estimation du fractionnement moyen (Peterson et Fry, 1987). Pour être précise, cette méthode requiert cependant l'établissement d'une liste exhaustive des sources alimentaires consommées, ce qui reste difficile à obtenir.

Dans cette étude, plusieurs approches ont été utilisées pour définir le plus précisément possible les facteurs de fractionnement ($\Delta^{15}\text{N}$ et $\Delta^{13}\text{C}$).

Premièrement, la différence entre la signature isotopique d'un consommateur et celles de ses proies a permis une première estimation de ces facteurs de fractionnement. Deuxièmement, l'algorithme défini par Caut *et al.* (2009) a été utilisé afin d'obtenir des valeurs comparatives de facteurs de fractionnement. Les valeurs obtenues par cet algorithme ont été regardées avec précaution car il a été controversé par d'autres auteurs (Auerswald *et al.*, 2010 ; Perga et Grey, 2010). Troisièmement, les facteurs de fractionnement issus des deux premières méthodes ont été confrontés aux données issues de la littérature pour vérifier leur cohérence. Ainsi, dans cette étude, différents facteurs de fractionnement ont été utilisés pour les espèces étudiées. Les facteurs de fractionnement utilisés pour tracer les structures isotopiques relatives aux *Stegastes* ont été définis à + 5,1 ‰ pour l'azote et + 1,6 ‰ pour le carbone. Mill *et al.* (2007) ont décrit des $\Delta^{15}\text{N}$ de + 6,1 ‰, + 4,6 ‰ et + 5,3 ‰ pour différentes espèces du genre *Stegastes*. Hata et Umezawa (2011) ont mesuré un $\Delta^{15}\text{N}$ égal à + 4,9 ‰ pour l'espèce *Stegastes nigricans*. Wyatt *et al.* (2010) ont obtenu un $\Delta^{13}\text{C}$ égal à + 1,53 ‰ pour *Stegastes fasciolatus*. De la même manière, Sweeting *et al.* (2007b) préconisent un $\Delta^{13}\text{C}$ situé entre + 1,5 et + 2 ‰ pour les poissons marins. Pour les espèces récifales, un $\Delta^{15}\text{N}$ égal à + 4,5 ‰ a été choisi, ce qui rejoint la valeur de Mill *et al.* (2007) mesurée pour le genre *Sparisoma* (+ 4,10 ‰). Dans l'herbier, les poissons étudiés ont montré des écarts plus réduits entre les signatures isotopiques de leur chair et celles de leurs sources. Un $\Delta^{15}\text{N}$ de 4,0 ‰ a donc été établi. Le facteur de fractionnement du carbone qui a été utilisé pour les Scaridae et les Acanthuridae dans le récif est de + 1,5 ‰. Cette valeur est en accord avec les $\Delta^{13}\text{C}$ mesurés par Wyatt *et al.* (2010) pour *Acanthurus triostegus* (+ 1,32 ‰ et + 1,67 ‰). Le choix des $\Delta^{15}\text{N}$ et $\Delta^{13}\text{C}$ est particulièrement important, notamment lors de l'usage des modèles de mélange, dont les résultats peuvent être très différents en fonction des facteurs de fractionnement choisis. Par ailleurs, les résultats obtenus par les analyses isotopiques et les modèles de mélange doivent toujours être couplés aux résultats des analyses des contenus digestifs pour être cohérents.

Dans les quatre sites étudiés, les producteurs primaires (macrophytes et gazon algal) présentent les signatures en azote les plus faibles, du fait de leur

position à la base des réseaux trophiques (Figure VII.1). Alors que le gazon et les macroalgues sont généralement différenciables par leurs signatures isotopiques, les différentes espèces de macroalgues présentent souvent des signatures très proches (voir Chapitre 4). Ainsi, dans les sites S1, S2 et S3, les espèces de macroalgues molles ont été regroupées dans les diagrammes isotopiques. Les détritiques et le biofilm présentent des $\delta^{15}\text{N}$ proches sur les sites S2 et S3 et supérieurs à ceux des producteurs primaires sur l'ensemble des sites, confirmant la présence de microorganismes bactériens dans ces compartiments (Crossman *et al.*, 2001).

Les Invertébrés présentent des signatures en azote variable selon les sites, expliquées par la composition multispécifique de ces échantillons qui diffère selon les sites. Alors que la plupart des échantillons d'Invertébrés affichent des $\delta^{15}\text{N}$ supérieurs à ceux des autres sources, les Invertébrés collectés dans les territoires de *Stegastes planifrons* aux îlets Pigeon présentent des signatures en azote faibles ($1,8 \pm 0,6 \text{ ‰}$), similaires à celles des détritiques ($1,8 \pm 0,5 \text{ ‰}$). Dans ces territoires, la composition spécifique en Invertébrés s'est avérée différente des autres échantillons, notamment du fait de l'absence de Copépodes, qui étaient pourtant abondants ailleurs. Dans les autres territoires de *Stegastes* (*S. adustus* aux îlets Pigeon et territoires des deux espèces à la passe à Colas), les Invertébrés affichent des signatures en azote situées entre 3 et 3,8 ‰. Ces valeurs sont comparables à celles mesurées par Hata et Umezawa (2011) dans les territoires de *Stegastes nigricans* (moyenne des Invertébrés : 3,4 ‰). Sur les sites S1 et S2, les Invertébrés benthiques ont été récoltés dans les échantillons de gazon algal, au sein desquels ils s'abritent et dont la plupart se nourrissent. Sur ces sites, des enrichissements moyens de + 1,8 ‰ (entre + 1 ‰ et 2,4 ‰) pour l'azote et de + 0,9 ‰ pour le carbone (entre 0,2 ‰ et 1,9 ‰) ont été mesurés entre la signature des Invertébrés et celles du gazon algal. Ces enrichissements isotopiques sont en accord avec les valeurs décrites par d'autres auteurs ($\Delta^{15}\text{N} = + 2 \text{ ‰}$ et $\Delta^{13}\text{C} = + 1 \text{ ‰}$) entre les Invertébrés benthiques et leur source de nourriture (McCutchan *et al.*, 2003 ; Coat *et al.*, 2009). Les signatures isotopiques des Invertébrés collectés sur le site S3 présentent des enrichissements plus importants par rapport aux signatures du gazon algal (+ 3,2 ‰ en azote et

+ 3,4 ‰ en carbone en moyenne). Cette différence peut être due à la composition taxinomique des échantillons d’Invertébrés entre les sites. Enfin, les Invertébrés benthiques de l’herbier (S4) ont été collectés dans les échantillons de macroalgues, puisque le gazon n’était pas développé sur ce site. Les Invertébrés de l’herbier se nourrissent principalement d’épiphytes et de détritus. Les signatures des épiphytes échantillonnés sur ce site ont été mesurées sur les feuilles de *Thalassia testudinum*, qui présentent des signatures élevées en carbone. Le facteur de fractionnement en carbone est ainsi négatif entre la signature des épiphytes et celles des Invertébrés ($\Delta^{13}\text{C} = - 4,6 \text{ ‰}$). Ce $\Delta^{13}\text{C}$ est en revanche égal à + 1,2 ‰ entre les signatures des Invertébrés et celles des détritus. Les $\Delta^{15}\text{N}$ mesurés entre les signatures en azote des Invertébrés et celles des détritus et des épiphytes sont respectivement de + 1,8 ‰ et de + 3,1‰.

Les Invertébrés montrent des signatures en azote situées entre celles des producteurs primaires et celles de la plupart des poissons. Sur le site S3, les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ des Invertébrés sont proches de celles mesurées dans les muscles de certains Scaridae, indiquant un niveau trophique similaire, c’est-à-dire une utilisation similaire des ressources, entre ces deux groupes de consommateurs.

Sur le même site (S3), les signatures en azote du corail, représenté par l’espèce *Montastraea annularis*, sont supérieures à celles des macroalgues et inférieures à celles des Invertébrés, ce qui est expliqué par la composition mixte du corail (zooxanthelles et polypes). Nahon *et al.* (2012) ont montré une différence moyenne de 2 ‰ entre les $\delta^{15}\text{N}$ des polypes et ceux des zooxanthelles symbiotiques. Dans cette étude, la signature moyenne en azote de *Montastraea annularis* ($2,5 \pm 0,1 \text{ ‰}$) rejoint les valeurs mesurées par Muscatine et Kaplan (1994) pour la même espèce (1,83 ‰ pour les zooxanthelles et 2,41 ‰ pour les polypes).

Enfin, les poissons herbivores affichent les signatures en azote les plus élevées dans les quatre structures isotopiques étudiées. Ces signatures en azote, présentent des variations importantes, puisqu’elles s’étendent de $7,4 \pm 0,3 \text{ ‰}$ pour les *Stegastes* à la passe à Colas à $4,0 \pm 0,3 \text{ ‰}$ pour *Scarus vetula*. La première source de variation est liée à la composition isotopique des milieux,

différente selon les sites (voir section I.B. de ce chapitre). La deuxième source de variation est liée à l'utilisation des ressources, qui sont ingérées et assimilées différemment selon les espèces de poissons herbivores. Les deux espèces de *Stegastes* présentent des signatures d'azote élevées, avec une signature moyenne (\pm IC) égale à $7,4 \pm 0,3$ ‰ à la passe à Colas et égale à $6,4 \pm 0,2$ ‰ aux îlets Pigeon. Les *Stegastes* présentent des signatures d'azote supérieures à celle des Scaridae, comme précédemment démontré par d'autres auteurs (Kieckbusch *et al.*, 2004 ; Carassou *et al.*, 2008). Lamb *et al.* (2012) expliquent les signatures en azote plus élevées de *Stegastes adustus* ($8,5 \pm 0,2$ ‰) par rapport aux autres poissons herbivores ($5,3 \pm 0,4$ ‰), par leur régime plus varié, qui peut inclure de petits Invertébrés benthiques et par leur facteur de fractionnement plus élevé. Dans la présente étude, la même interprétation est acceptée puisque les *Stegastes* sont les seules espèces, avec *Acanthurus coeruleus*, à ingérer et à assimiler des Invertébrés en milieu récifal. Par conséquent, *A. coeruleus* présente également des signatures en azote élevées ($6,9 \pm 0,9$ ‰). Dans cette étude, les Invertébrés n'ont pas été identifiés dans les contenus stomacaux d'*Acanthurus chirurgus*, cependant, les $\delta^{15}\text{N}$ de cette espèce sont importants ($6,2 \pm 0,7$ ‰). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat. D'une part, bien que les Invertébrés n'aient pas été trouvés dans ses contenus stomacaux, Randall (1967) a identifié 0,4 % d'Invertébrés dans les contenus stomacaux de *A. chirurgus*, soit la même proportion d'Invertébrés ingérés par *A. coeruleus* dans la même étude. Ainsi, il est possible que *A. chirurgus* consomme occasionnellement des Invertébrés, ce qui peut contribuer à sa signature en azote élevée, même si ces Invertébrés n'ont pas été mis en évidence dans la présente étude. D'autre part, les proportions de macroalgues calcifiées mesurées dans les contenus stomacaux de cette espèce sont plus importantes que celles mesurées pour les autres espèces. À la pointe à Lézard où les Acanthuridae ont été collectés, les macroalgues calcifiées présentent les signatures en azote les plus élevées parmi les macroalgues échantillonnées, ce qui peut avoir influencé le $\delta^{15}\text{N}$ de ce poisson. *Acanthurus bahianus* et les autres espèces de Scaridae dans le récif, affichent des signatures en azote comprises entre $5,6 \pm 0,2$ pour *Acanthurus bahianus* et $4,0 \pm 0,3$ ‰ pour *Scarus vetula*. Dans les travaux de Nagelkerken et van der Velde

(2004), *Acanthurus bahianus* présente des signatures en azote similaires à celles de *Sparisoma chrysopteron* et de *Scarus iseri*, avec des $\delta^{15}\text{N}$ moyens variant de 4 à 4,5 ‰. Cocheret de la Morinière *et al.* (2003) ont mesuré des signatures isotopiques en azote situées entre 3,7 ‰ et 5,7 ‰ dans les muscles de *Acanthurus bahianus*, *Scarus taeniopterus* et *S. iseri*. Les trois espèces étudiées dans l'herbier, *Cryptotomus roseus*, *Sparisoma radians* et *Scarus iseri*, affichent des signatures en azote et en carbone élevées en lien avec les signatures de leurs sources, enrichies par rapport aux sources collectées en milieu récifal (voir section I.A. de ce chapitre). Parmi ces trois espèces, seul *Cryptotomus roseus* consomme des Invertébrés. Cette espèce présente ainsi des signatures en azote plus élevées que les deux autres étudiées dans l'herbier.

Les *Stegastes*, les Acanthuridae et les Scaridae ont été échantillonnés dans des sites récifaux, au sein desquels les sources présentaient des signatures en carbone proches. Cependant, certaines espèces de Scaridae (*Sparisoma rubripinne*, *S. viride*, *Scarus iseri* et *S. vetula*) ont montré des signatures en carbone élevées par rapport aux signatures de leurs sources potentielles. Cette particularité a également été démontrée par Lamb *et al.* (2012), qui ont mesuré un enrichissement de + 2 ‰ entre les signatures des muscles des Scaridae et les signatures des sources, tandis qu'un enrichissement situé entre + 0,8 ‰ et + 1,6 ‰ avait été calculé pour les autres poissons (*Stegastes* et Acanthuridae). Les Scaridae sont caractérisés par une puissante denture qui leur permet de gratter le substrat, entraînant une ingestion importante de sédiment (Randall, 1967). Lorsque le substrat arraché par les Scaridae provient de corail mort, d'importantes proportions de calcaire sont ingérées. Martin *et al.* (1986) ont mesuré une signature en carbone égale à -3 ‰ pour la matrice calcaire. Étant donné le fait que les Scaridae sont capables de dissoudre le carbonate ingéré dans leur tube digestif (Smith et Paulson, 1974, 1975), une partie des carbonates peut être assimilée et induire des signatures en carbone plus élevées dans les muscles des Scaridae (Lamb *et al.*, 2012).

Sur un même site, les poissons ont montré des signatures isotopiques variables, traduisant des différences de « niches isotopiques ». Ce concept a été

introduit par Newsome *et al.* (2007) afin de décrire plus simplement les habitudes alimentaires des espèces, en ce basant sur les signatures isotopiques d'un système. Cette niche isotopique intègre à la fois une dimension relative à l'alimentation et une dimension relative à l'habitat puisque les signatures des sources varient en fonction du milieu. Ainsi, de nombreux travaux utilisent les mesures de la niche isotopique pour refléter la niche trophique, bien que ces concepts ne doivent pas être confondus (Jackson *et al.*, 2011 ; Layman *et al.*, 2011).

II. Niches trophiques des poissons herbivores

Les niches trophiques des poissons herbivores ont été décrites par différentes méthodes complémentaires. La première méthode est l'analyse des contenus des tractus digestifs. Elle permet d'observer directement les sources alimentaires qui sont ingérées par les poissons et permet également de quantifier les proportions consommées en terme de poids, de volumes ou d'occurrence (Hyslop, 1980). Les poissons herbivores possèdent des anatomies digestives particulières (absence d'estomac ou estomac musculeux, long tube digestif, mâchoires puissantes, dents pharyngiennes) qui permettent de broyer les aliments consommés en de fines particules, alors souvent difficiles à identifier. Les méthodes utilisées dans cette étude (méthodes des poids secs et des points intercepts) sont les méthodes préconisées pour ce type de régime alimentaire (Hyslop, 1980 ; Jones, 1968). Les analyses des contenus des tractus digestifs par la mesure des poids secs ou des volumes ont été souvent utilisées pour décrire le régime alimentaire des Pomacentridae, car les aliments ingérés sont souvent identifiables et séparables (Randall, 1967 ; Emery, 1973 ; Lobel, 1980 ; Hata et Umezawa, 2011). En revanche, cette méthode a été peu utilisée pour décrire le régime alimentaire des poissons herbivores, tels que les Scaridae et les Acanthuridae, non seulement parce que les aliments sont difficiles à identifier et à séparer, mais aussi parce que cette méthode est longue et fastidieuse (Randall, 1967). Pour ces espèces, la méthode des points-intercepts est préférée mais reste cependant peu fréquente (Tilghman *et al.*, 2001 ; Ferreira et Gonçalves, 2006 ; Kopp *et al.*, 2010a). D'autres méthodes sont plus largement utilisées pour décrire

le régime alimentaire des Scaridae et des Acanthuridae, telles que les observations *in situ* par le comptage des « bouchées » (« bites » en anglais) (Frydl et Stearn, 1978 ; Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b, 1996 ; McAfee et Morgan, 1996 ; Bonaldo *et al.*, 2006 ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Hoey et Bellwood, 2009 ; Francini-Filho *et al.*, 2010 ; Kopp *et al.*, 2010a ; Burkepile et Hay, 2011).

La deuxième méthode utilisée dans cette étude pour décrire les régimes alimentaires des poissons herbivores est la méthode isotopique. Différents modèles de mélange ont été proposés pour calculer la contribution des sources dans le régime alimentaire des consommateurs, en considérant leurs signatures isotopiques, celles des sources et le facteur de fractionnement (Koch et Phillips, 2002 ; Phillips et Koch, 2002 ; Phillips et Greg, 2003 ; Phillips *et al.*, 2005 ; Parnell *et al.*, 2010). Du fait de la nature des sources et de leurs compositions élémentaires différentes, le modèle dit « concentration-dépendant » a été utilisé pour chaque espèce étudiée. Ces modèles de mélange ont permis de quantifier les proportions des différentes sources alimentaires assimilées par les poissons. A ma connaissance, cette approche n'a jamais été utilisée pour décrire et comparer les régimes alimentaires des Acanthuridae et des Scaridae.

L'association entre la méthode d'analyse directe (contenus du tractus digestif) et la méthode isotopique (modèles de mélange) représente ainsi une combinaison puissante pour qualifier avec précision la niche trophique d'une espèce. La composition des contenus digestifs renseigne sur les ressources ingérées avant la capture tandis que les modèles de mélange apportent des informations sur l'assimilation des sources alimentaires sur le long terme.

A. Niches trophiques des *Stegastes*

1. Régimes alimentaires des *Stegastes*

Dans cette étude, les régimes alimentaires de *Stegastes planifrons* et *S. adustus* ont été décrits par la méthode des poids secs. Trois catégories alimentaires ont été séparées : les macroalgues, le gazon algal et les Invertébrés benthiques. Le régime alimentaire de *S. adustus* est dominé par de la matière

algale (macroalgues et gazon), qui représente approximativement 73 % de son contenu stomacal. Le reste de son alimentation est constitué d'Invertébrés benthiques (Copépodes, Polychètes, Pélécy-podes). *S. planifrons* ingère une proportion d'Invertébrés beaucoup plus importante, composée principalement de Copépodes, et représentant en moyenne 50 % de son contenu stomacal. La méthode des poids secs peut cependant mener à une surestimation de la proportion d'Invertébrés ingérés, du fait de la présence de coquilles et d'exosquelettes. Lorsque les Invertébrés sont calcinés dans un four à moufle, la partie organique de ces Invertébrés représente alors moins de 15 % du contenu stomacal de *S. planifrons* et moins de 2 % de celui de *S. adustus*. Dans cette étude, les détritiques n'ont pas été observés dans les contenus stomacaux des deux espèces, soit parce que la méthode utilisée (loupe binoculaire) n'était pas adaptée à leur identification, soit parce qu'ils ont été rapidement dégradés dans les contenus stomacaux, ou soit parce que ces détritiques sont restés piégés dans le gazon algal. Randall (1967) a indiqué la présence de détritiques dans l'alimentation de ces deux *Stegastes*, mais ils ont été regroupés avec les macroalgues et la proportion de détritiques ingérés n'a ainsi pas été quantifiée par cet auteur (Tableau VII.1). La matière organique non identifiée par Emery (1973) peut également être constituée de détritiques (Tableau VII.1). De nombreux auteurs ont par ailleurs souligné l'importance de ces particules dans l'alimentation des poissons herbivores (Crossman *et al.*, 2001 ; Wilson, 2002, Wilson *et al.*, 2003), dont les *Stegastes* (Wilson et Bellwood, 1997 ; Ceccarelli, 2007 ; Hata et Umezawa, 2011).

Dans la présente étude, les deux espèces présentent un régime alimentaire similaire dans les deux sites étudiés. Pourtant, la variabilité des régimes alimentaires des *Stegastes*, et plus généralement des Pomacentridae, est connue et cette plasticité alimentaire a souvent été expliquée comme une adaptation aux modifications du milieu (Lobel, 1980 ; Letourneur *et al.*, 1997 ; Jones *et al.*, 2006 ; Ho *et al.*, 2009). Ainsi, le régime alimentaire de *S. planifrons* et de *S. adustus* varie selon les auteurs (Tableau VII.1). À titre d'exemple, le régime alimentaire de *S. planifrons* a été décrit comme principalement composé d'Invertébrés benthiques (Randall, 1967), de diatomées (Lobel, 1980 ; Robertson, 1984) et de matière algale (Emery, 1973 ; la présente étude). De la même

manière, dans le Pacifique, l'alimentation de *Stegastes nigricans* varie selon les sites d'étude. Cette espèce a ainsi été décrite comme détritivore (Lobel, 1980), omnivore (Letourneur *et al.*, 1997) et herbivore (Jones *et al.*, 2006). Bien que les deux espèces de *Stegastes* étudiés dans cette étude présentent des niches trophiques similaires, et cela quel que soit le site, la généralisation concernant les régimes alimentaires des *Stegastes* doit être évitée (Feitosa *et al.*, 2012).

Tableau VII.1 : Régimes alimentaires de *Stegastes planifrons* et *S. adustus* d'après les données issues de la littérature et de la présente étude (IP : îlets Pigeon ; PC : passe à Colas). Mat non ident. : matière non identifiée. Méthodes utilisées : Randall (1967), Emery (1973) et Lobel (1980) : pourcentages volumiques ; Robertson (1984) et la présente étude : pourcentages de points-intercepts.

Espèce	Références	Mat. non ident.	Diatomées	Algues	Algues et détritrus	Gazon	Magnoliophytes	Animaux	Sédiment
<i>Stegastes planifrons</i>	Randall (1967)	25,9			24,4		3,9	45,8	7,4
	Emery (1973)	7,5		77				8,1	
	Lobel (1980)	7	57	8				28	
	Robertson (1984)		81	10,5				15	
	Présente étude (IP)			26,4		17,7		55,9	
	Présente étude (PC)			10,2		37		52,9	
<i>Stegastes adustus</i>	Randall (1967)	10,1	68,8		56,2		1,9	41,9	12,2
	Emery (1973)			51,8			25,9		
	Robertson (1984)			31,2			0,2		
	Présente étude (IP)			33,8	39,2		27		
	Présente étude (PC)			35,6	39,2		25,2		

En prenant en considération les signatures isotopiques des *Stegastes*, les signatures des sources collectées dans l'enceinte de leur territoire ainsi que les facteurs de fractionnement choisis, les deux espèces affichent des taux d'assimilation similaires, quel que soit le site. Les macroalgues contribuent en moyenne à 33,1 % de leur régime alimentaire et représentent ainsi la source la plus assimilée. Bien que les détritrus n'aient pas été identifiés dans les contenus stomacaux, ils contribuent fortement aux régimes alimentaires des deux espèces,

(30,8 %). Dans cette étude, le gazon algal est ingéré de façon importante par les deux espèces, cependant il contribue plus modérément aux régimes de ces deux espèces (entre 21 et 26,7 %). Bien que *S. planifrons* ingère plus d'Invertébrés benthiques que *S. adustus*, cette ressource est peu assimilée par les deux espèces (entre 8,2 et 15,8 %). Par ailleurs, cette légère différence dans les proportions d'Invertébrés ingérés n'a pas été retrouvée dans les signatures isotopiques des deux espèces. À la passe à Colas, les deux espèces affichent des signatures en azote similaires tandis qu'aux îlets Pigeon, la signature en azote de *S. adustus* est supérieure à celle de *S. planifrons*. Dans le cas où *S. planifrons* utiliserait davantage d'Invertébrés benthiques que *S. adustus*, la tendance inverse devrait être observée.

Les signatures en carbone mesurées dans le muscle de *S. planifrons* sont généralement plus faibles que celles de *S. adustus* à la passe à Colas et aux îlets Pigeon. En prenant en considération le fait que les deux espèces utilisent les ressources de la même manière et que les signatures isotopiques des sources sont similaires dans les territoires des deux espèces, ces résultats suggèrent une différence de métabolisme entre les deux espèces. Cleveland et Montgomery (2003) ont ainsi montré que les taux d'assimilation de macronutriments étaient différents entre les deux espèces.

2. Choix des sources alimentaires par les *Stegastes*

Les régimes alimentaires de *Stegastes planifrons* et de *S. adustus* reflètent leur mode de vie. Ces deux espèces territoriales défendent leur territoire des autres espèces présentes sur le récif, afin d'y conserver leur ressources alimentaires (Figure VII.4).

Les *Stegastes* étudiés pratiquent le « farming », c'est-à-dire qu'ils éliminent les macroalgues non comestibles alors que les espèces les plus appétantes sont conservées (Emery, 1973 ; Ceccarelli *et al.*, 2001 ; Hata *et al.*, 2010). Les macroalgues molles sont consommées et assimilées de façon importante par les deux espèces, notamment parce qu'elles possèdent des qualités nutritionnelles intéressantes. Dans les modèles de mélange, les macroalgues molles, qui

présentaient des signatures isotopiques proches, ont été groupées en une seule catégorie. La contribution spécifique des macroalgues n'a donc pas pu être quantifiée. Cependant, certaines espèces doivent probablement contribuer davantage aux apports de nutriments, telles que *Ceramium* sp., *Acanthophora spicifera* ou *Hypnea* sp., du fait de leur palatabilité (Lewis, 1985). D'autres espèces en revanche, telles que *Dictyota* cf *pulchella* ou *Caulerpa* sp. doivent contribuer au régime alimentaire dans une moindre mesure du fait des molécules répulsives qu'elles synthétisent (Schmitt *et al.*, 1995 ; Vallim *et al.*, 2005 ; Erickson *et al.*, 2006).



Figure VII.4 : *Stegastes adustus* dans son territoire (Photo : C. Dromard).

En éliminant les espèces de macroalgues non appétantes, les *Stegastes* entretiennent un gazon algal constitué de macroalgues à un stade juvénile mais aussi d'espèces algales de petite taille. Bien que ce gazon soit consommé de façon importante, il est modérément assimilé, ce qui peut être dû à sa faible qualité nutritionnelle. Le gazon algal est effectivement caractérisé par des concentrations élevées de glucides insolubles et de faibles concentrations en protéines. Le gazon permet par ailleurs de piéger les détritiques qui contribuent de façon importante aux régimes alimentaires des *Stegastes*. L'assimilation des détritiques peut être due à leur structure (fines particules) qui leur confère une forte digestibilité, et à leur qualité nutritionnelle aussi importante que celle des macroalgues. Ces résultats rejoignent les travaux de Robertson (1982) qui

indique que les fécès représentent une ressource alimentaire importante pour les poissons récifaux. Alors que la nature exacte des détritiques est encore mal connue, les fécès qui se déposent sur le fond semblent constituer une partie considérable de ces détritiques (Crossman *et al.*, 2001). Les détritiques renferment également des microorganismes tels que des bactéries (Wilson et Bellwood, 1997), ce qui explique leurs signatures en azote plus élevées que celles des ressources algales. Enfin, le gazon algal permet également d'accroître l'abondance et la diversité des Invertébrés (Ferreira *et al.*, 1998 ; Lobel, 1980 ; Zeller, 1988), en leur fournissant habitat et nourriture. Les Invertébrés contribuent faiblement aux régimes alimentaires des *Stegastes*, malgré leur qualité nutritionnelle très élevée. D'une part, ce résultat peut être expliqué par le fait que les Invertébrés sont consommés en faibles proportions. Ils sont donc assimilés par les poissons proportionnellement à la quantité ingérée. D'autre part, la structure anatomique des Invertébrés les rend difficiles à assimiler (carapaces et exosquelette), d'autant plus que les poissons herbivores ne possèdent pas tous les équipements enzymatiques nécessaires à leur dégradation, telles que la chitinase (Durbin et Durbin, 1981). Le choix des ressources alimentaires des *Stegastes* dépend donc de leur comportement, de leur physiologie et de la qualité nutritionnelle des aliments présents dans les territoires.

3. Partage des ressources entre *Stegastes planifrons* et *S. adustus*

En écologie, la similarité des niches trophiques entre deux espèces soulève la question du partage des ressources et celles des éventuelles interactions compétitives qui peuvent se mettre en place pour l'accès aux ressources alimentaires. Deux hypothèses principales peuvent expliquer comment ces deux espèces de *Stegastes* coexistent sur le récif, en évitant ce type d'interactions. Tout d'abord, les ressources utilisées par les *Stegastes* ont toutes une origine benthique et sont issues de leur propre territoire. En le défendant agressivement des autres espèces de poissons herbivores, les *Stegastes* conservent ainsi un stock « privé » de ressources disponibles. La territorialité développée par ces deux

espèces peut ainsi représenter un moyen d'accéder aux mêmes ressources alimentaires en évitant les interactions compétitives.

Par ailleurs, une ségrégation bathymétrique entre les deux espèces est parfois observée lorsque la topographie le permet. Ces poissons sont souvent décrits comme occupant des zones différentes du récif, *S. planifrons* préférant les zones plus profondes que son congénère (Emery, 1973 ; Waldner et Robertson, 1980 ; Gutiérrez, 1998). Ainsi, aux îlets Pigeon, les territoires de *S. planifrons* sont localisés vers 15 m de profondeur, tandis que les territoires de *S. adustus* se situent entre 5 et 8 m. Toutefois, cette tendance n'a pas été observée à la passe à Colas, où les deux espèces colonisent des fonds de mêmes profondeurs, soit une bande de récif située entre 10 et 12 m de profondeur, un tombant vertical existant en deçà.

La surface des territoires défendus par les *Stegastes* dépend de la quantité de ressources nécessaires à leur alimentation, et donc de leur taille (Letourneur, 2000), et de leur capacité à défendre leur territoire. Ainsi, un territoire de grande taille permettra le développement d'une surface de gazon plus importante, mais sera plus difficile à défendre. Dans cette étude, les poissons étudiés avaient tous des tailles similaires (en moyenne 10,9 cm pour *S. adustus* et 10 cm pour *S. planifrons*), les surfaces de territoires ont ainsi été comparées entre les deux espèces et les deux sites. À la passe à Colas, la surface des territoires de *S. adustus* est considérablement réduite (1,2 m² en moyenne) par rapport à la surface des territoires délimités aux îlets Pigeon (2,8 m²). En revanche, *S. planifrons* conserve des surfaces de territoires de taille similaire sur les deux sites (1,1 et 1,3 m²). Ainsi, lorsque les deux espèces vivent côte-à-côte sur le récif, *S. adustus* défend de plus petits territoires. Cette modification du comportement suggère des interactions entre les deux espèces pour l'espace disponible sur le récif et pour la quantité de ressources qui peuvent y être défendues.

Par ailleurs, la richesse spécifique en macroalgues récoltées dans les territoires a été comparée entre les espèces et les sites. Le même nombre d'espèces de macroalgues a été trouvé dans les territoires des deux espèces aux îlets Pigeon (n = 5). À la passe à Colas, en revanche, les territoires de *S. adustus*

sont plus riches en espèces de macroalgues que les territoires de son congénère (respectivement 22 et 11 espèces), notamment en termes d'espèces non appétantes telles que les macroalgues calcifiées (8 et 5 espèces). La première hypothèse concernant cette différence de composition algale entre les territoires des deux espèces repose sur une réduction du temps dédié à l'entretien du territoire. Les comportements agressifs visant à chasser les autres espèces du territoire occupent un temps non négligeable dans les activités des *Stegastes*. L'augmentation de ces activités de « chasse » pourrait ainsi induire une diminution du temps consacré à l'élimination des espèces de macroalgues non appétantes. La deuxième hypothèse pour expliquer ces différences de composition algale est l'utilisation des macroalgues calcaires pour augmenter les ressources dans l'enceinte des territoires de *S. adustus*. Certains auteurs ont ainsi démontré que les macroalgues calcifiées, même si elles ne sont pas consommées par les *Stegastes*, peuvent être utilisées comme support afin d'augmenter l'abondance des espèces épiphytes appétantes (Hay, 1991 ; Ceccarelli *et al.*, 2005 ; Hoey et Bellwood, 2010). Puisque les territoires défendus par *S. adustus* à la passe à Colas sont réduits de taille, la présence de macroalgues calcifiées permettrait d'augmenter la surface nécessaire aux espèces épiphytes pour se développer (Feitosa *et al.*, 2012). Quelle que soit l'explication exacte, les territoires de *S. adustus* présentent des modifications de taille et de composition algale lorsque les territoires de *S. planifrons* sont situés à proximité. Ces résultats suggèrent l'existence d'interactions compétitives entre ces deux espèces, notamment en terme d'espace.

B. Niches trophiques des Acanthuridae et des Scaridae sur un récif

1. Régimes alimentaires des Acanthuridae

Dans cette étude, les trois espèces d'Acanthuridae étudiées, *Acanthurus coeruleus*, *A. bahianus* et *A. chirurgus*, ont montré des régimes alimentaires différents en terme de proportions d'aliments ingérés. Le régime alimentaire d'*A. coeruleus* est caractérisé par des proportions importantes de macroalgues et de gazon algal. Par ailleurs, cette espèce est la seule pour laquelle des Invertébrés

ont été trouvés dans les contenus stomacaux. *A. chirurgus* et *A. bahianus* ingèrent également du gazon et des macroalgues mais en plus faibles proportions. La principale différence observée entre les contenus stomacaux de ces deux espèces est une consommation plus importante de macroalgues calcifiées et de sédiment par *A. chirurgus* que par *A. bahianus*. Dans la littérature, les proportions d'aliments ingérés pour ces trois espèces sont souvent similaires (Tableau VII.2).

Tableau VII.2 : Régimes alimentaires de *Acanthurus coeruleus*, *A. chirurgus* et *A. bahianus* d'après les données issues de la littérature et de la présente étude. Méthodes utilisées : Randall (1967) : pourcentages volumiques ; Ferreira et Gonçalves (2006), la présente étude : pourcentages de points-intercepts ; Francini-Filho *et al.* (2010) : bouchées par minute.

Espèce	Références	Mat. non ident.	Détritus	Macroalgues	Macroalgues encroûtantes	Macroalgues calcifiées	<i>Halimeda</i> sp.	Algues et détritus	Gazon	Magnoliophytes	Animaux	Sédiment
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Randall (1967)							93		6,8	0,4	
	Ferreira et Gonçalves (2006)		1	91						6	2	
	Francini-Filho <i>et al.</i> (2010)			2,5	1		0,5		12			
	Présente étude	23		30		1,5			27		6	12
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Randall (1967)							94		5,6	0,5	
	Ferreira et Gonçalves (2006)		44	51						3	2	
	Francini-Filho <i>et al.</i> (2010)			2,5	1,5		1,7		15			1
	Présente étude	33		9,2		15			17		0,1	25
<i>Acanthurus bahianus</i>	Randall (1967)							92		8,2		
	Ferreira et Gonçalves (2006)		36	61						1	2	
	Francini-Filho <i>et al.</i> (2010)			3	2		1		15			
	Présente étude	48		12		0,6			23			16

Dans les études précédentes, les quantités de sédiment ingéré par *A. chirurgus* et *A. bahianus* sont souvent décrites comme étant très importantes mais ne sont généralement pas quantifiées (Randall, 1967 ; Tilghman *et al.*,

2001). Les régimes alimentaires de *A. chirurgus* et *A. bahianus* sont ainsi souvent considérés comme étant similaires entre eux et différents du régime alimentaire de *A. coeruleus* (Randall, 1967 ; Ferreira et Goncalves, 2006 ; Thilghman *et al.*, 2001). Les auteurs expliquent ces observations par les différences d'anatomie digestive de ces trois poissons.

A. chirurgus et *A. bahianus* possèdent des estomacs à parois épaisses qui permettent l'ingestion de sédiment et la trituration des aliments à la manière d'un gésier, tandis que *A. coeruleus* possède un estomac à parois fines et évite généralement d'ingérer des sédiments (Ogden et Lobel, 1978). Cependant, une similarité d'anatomie digestive ne correspond pas toujours à une similarité de régimes alimentaires (Choat *et al.*, 2002). Les auteurs citent généralement la proportion totale de matière algale ingérée. Ainsi, les proportions d'algues, ingérées par ces trois espèces, décrites par Randall (1967) incluent des détritits, des macroalgues molles et calcifiées et des espèces algales constitutives du gazon algal (Tableau VII.2). Il est ici impossible de vérifier les différences d'ingestion en terme de macroalgues calcifiées, entre *A. chirurgus* et les deux autres espèces. Francini-Filho *et al.* (2010) montrent cependant que *A. chirurgus* ingère davantage d'espèces du genre *Halimeda*. Certains auteurs ont décrit la présence de Magnoliophytes dans les contenus stomacaux des Acanthuridae (Randall, 1967 ; Ferreira et Gonçalves, 2006). Sur le site S3 où les Acanthuridae ont été collectés, les Magnoliophytes étaient totalement absents. Les détritits ont été mis en évidence dans le régime alimentaire de ces trois Acanthuridae (Ferreira et Gonçalves, 2006) (Tableau VII.2). Dans la présente étude, les importantes proportions de matière organique non identifiée, notamment pour *A. bahianus*, sont sans doute constituées de ces détritits.

De la même manière que pour les *Stegastes*, les signatures isotopiques des Acanthuridae et celles de leurs sources potentielles ont été utilisées dans des modèles de mélange pour quantifier la contribution des sources à leur régime alimentaire. Même si certains auteurs ont mesuré des signatures isotopiques comparables entre *A. chirurgus* et *A. bahianus* (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Nagelkerken et van der Velde, 2004a), les trois espèces ont montré des

signatures en azote significativement différentes dans cette étude, indiquant des niches isotopiques différentes.

En terme d'assimilation de ressources, les trois espèces présentent certaines similarités. Par exemple, les détritiques contribuent de façon importante aux régimes alimentaires des trois poissons (entre 20 et 25 %). Les trois espèces assimilent également entre 21 et 26,4 % de gazon algal. Cependant, *A. coeruleus* se différencie des deux autres espèces par une assimilation d'Invertébrés benthiques (8 %) et de macroalgues calcifiées (20 %). *A. bahianus* assimile préférentiellement les macrophytes molles (57,8 %) tandis que *A. chirurgus* présente des taux d'assimilation intermédiaires de macroalgues molles (39,2 %) et de macroalgues calcifiées (10 %).

En couplant les données issues des contenus stomacaux et celles issues des modèles de mélange, il a été possible de montrer que *A. coeruleus* et *A. chirurgus* occupent des niches trophiques spécifiques, tandis que *A. bahianus* se rapproche davantage des niches des Scaridae. Ainsi, les trois espèces d'Acanthuridae présents dans la Caraïbe semblent occuper trois types de niches trophiques.

2. Partage des ressources entre les espèces d'Acanthuridae

Les Acanthuridae consacrent beaucoup de temps à s'alimenter et ces espèces sont fréquemment observées en groupes multisécifiques durant les processus d'alimentation (Wolf 1987 ; Reinthal et Lewis, 1986 ; Lawson *et al.*, 1999). Ces groupes d'alimentation peuvent être constitués d'un nombre considérable d'individus, allant de 20 à 100 individus selon Foster (1985). Alors que des interactions compétitives existent entre les espèces d'Acanthuridae de la région Indo-Pacifique (Robertson et Gaines, 1986), les trois espèces de la Caraïbe sont généralement peu agressives entre elles et peu d'interactions compétitives sont observées entre ces espèces (Lawson *et al.*, 1999). La différence de niche trophique entre ces trois espèces pourrait ainsi expliquer la formation de ces groupes d'alimentation multisécifiques, en évitant toutes interactions compétitives pour les ressources (Figure VII.5).



Figure VII.5 : Groupe multispécifique d'Acanthuridae composé de chirurgiens bleus (*A. coeruleus*) et de chirurgiens noirs (*A. bahianus*) (Photo : C. Dromard).

Même si les aliments consommés sont similaires, ils sont ingérés et assimilés en proportions différentes, et certaines sources, mêmes mineures (tels que les Invertébrés) contribuent à différencier les régimes alimentaires de ces trois espèces. Nagelkerken *et al.* (2007) ont souligné l'importance des sources mineures pour expliquer comment 21 espèces de Chaetodontidae se partagent les ressources et cohabitent sur un récif de Bornéo.

La formation de groupes d'alimentation multispécifiques représente une stratégie alimentaire intéressante pour les Acanthuridae. Les bénéfices de ce type de comportement alimentaire sont généralement décrits selon deux axes principaux : l'accroissement de la disponibilité des ressources et la diminution des risques de prédation durant l'alimentation (Barlow, 1974 ; Morse, 1977 ; Ogden et Lobel, 1978 ; Pitcher *et al.*, 1982 ; Lukoschek et McCormick, 2000). La formation de groupes augmente la capacité des individus à prélever des sources normalement difficiles à atteindre par les individus solitaires. Par exemple, la formation de groupes permet l'accès aux ressources algales entretenues et défendues par les *Stegastes* (Barlow, 1974 ; Robertson *et al.*, 1976 ; Foster, 1985 ; Reinthal et Lewis 1986). La territorialité et l'agressivité des *Stegastes* vis-à-vis

des autres poissons herbivores rendent généralement l'accès au territoire impossible pour un individu solitaire. Les groupes d'alimentation facilitent également la détection des prédateurs. Les signes d'alarme déclenchés par un des individus augmentent la vigilance des autres membres du groupe. A l'inverse, l'absence de signes d'alarme permet aux individus de relâcher leur vigilance et de consacrer plus de temps à l'alimentation (Magurran et Pitcher, 1983).

3. Régimes alimentaires des Scaridae sur un récif

Sept espèces de Scaridae ont été collectées sur le même site que les Acanthuridae (site S3). Ces sept espèces appartiennent à deux genres de Scaridae: *Scarus* et *Sparisoma*. Cinq catégories alimentaires ont été déterminées dans les contenus de leurs tractus digestifs : le sédiment, les macroalgues molles et calcifiées, le gazon algal et la matière organique non identifiée. La matière organique non identifiée représente une importante part des tractus digestifs et résulte des mécanismes digestifs particulièrement bien adaptés pour digérer les cellules végétales. Cette matière peut être constituée de détritiques ou d'aliments digérés tels que les macroalgues, le gazon ou le corail, et peut ainsi conduire à des incertitudes dans la description des régimes alimentaires. L'analyse des contenus stomacaux est une méthode longue et fastidieuse et de ce fait, peu d'auteurs ont utilisé cette méthode (Randall, 1967 ; Tableau VII.3). En revanche, la méthode d'observation *in situ* par le comptage des « bouchées » est assez répandue, notamment parce qu'elle est facilement exécutable (Tableau VII.3).

Les sources alimentaires les plus souvent décrites dans les régimes alimentaires des Scaridae sont le gazon algal (Randall, 1967 ; Bruggemann *et al.*, 1994a ; McAfee et Morgan, 1996) et les macroalgues (Randall, 1967 ; Cardoso *et al.*, 2009). Lorsque les sites d'étude sont situés à proximité d'un herbier, les Magnoliophytes sont aussi consommés par les poissons herbivores (Randall, 1967 ; McAfee et Morgan, 1996 ; Munoz et Motta, 2000). Certains aliments d'origine animale sont décrits, mais en faible quantité, tels que les coraux, les éponges ou les gorgones. Enfin, bien que les proportions n'aient pas été quantifiées dans son étude, Randall (1967) note d'importantes proportions de sédiment dans les contenus digestifs de toutes les espèces. D'autres auteurs

décrivent les Scaridae, et notamment *Sparisoma viride* et *Scarus vetula*, comme des acteurs importants de bioérosion du fait des quantités importantes de substrat qu'ils prélèvent grâce à leurs mâchoires puissantes (Bruggemann *et al.*, 1996 ; van Rooij *et al.*, 1996). À ma connaissance, l'utilisation des détritiques par les Scaridae de la Caraïbe n'a jamais été mise en évidence, du fait des méthodes employées telles que les comptages des « bouchées » (McAfee et Morgan, 1996 ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Les détritiques sont pourtant décrits comme des sources alimentaires importantes pour les espèces de Scaridae du Brésil (Ferreira et Gonçalves, 2006) et du Pacifique (Choat *et al.*, 2002, 2004). Enfin, l'ingestion de polypes de coraux a été démontrée par des observations *in situ* pour *Scarus vetula*, *S. taeniopterus*, *Sparisoma viride* et *S. aurofrenatum* (Frydl, 1979 ; Rotjan et Lewis, 2005, 2006 ; Cole *et al.*, 2008 ; Rotjan et Lewis, 2008 ; Roff *et al.*, 2011). Cependant la contribution des coraux dans le régime des Scaridae, en termes d'apports de matière, n'a, à ma connaissance, jamais été évaluée.

Alors que certaines catégories alimentaires n'ont pas pu être quantifiées dans les contenus digestifs des Scaridae, les analyses isotopiques ont permis de révéler l'assimilation de certaines sources par les Scaridae, telles que les détritiques ou le corail. Les modèles de mélange ont permis de différencier trois groupes d'espèces, selon la contribution des sources à leur régime alimentaire. *Sparisoma chrysopterus*, *S. rubripinne* et *Scarus iseri* sont caractérisés par des taux d'assimilation importants de macroalgues molles et de faibles taux d'assimilations de détritiques. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les détritiques sont plus importants sur le gazon qui les piège que sur les macroalgues. *Scarus vetula* et *Sparisoma viride* présentent des taux d'assimilation similaires : ces deux espèces assimilent principalement les macroalgues molles (respectivement 29,2 % et 35,9 %) mais les coraux vivants contribuent fortement à leurs apports en azote et en carbone (28,8 % et 31,8 %). Bien que son assimilation de corail soit plus faible (21,8 %), *Scarus taeniopterus* se regroupe avec les deux espèces précédentes. Enfin, *Sparisoma aurofrenatum* assimile préférentiellement le gazon algal et complète ses apports alimentaires par l'assimilation des détritiques.

Tableau VII.3 : Régimes alimentaires des Scaridae en milieu récifal d'après les données issues de la littérature et de la présente étude. Méthodes utilisées : Randall (1967) : pourcentages volumiques ; McAfee et Morgan (1996) : bouchées en 5 minutes ; Bruggemann *et al.* (1994a, 1994b), Munoz et Motta (2000), Cardoso *et al.* (2009) : bouchées en pourcentages ; présente étude : pourcentages de points-intercepts.

Espèces	Références	Gazon	Macroalgues	Macroalgues molles	<i>Dictyota</i> sp.	Macroalgues calcifiées	<i>Halimeda</i> sp.	Algues encroûtantes	Magniophytes	Coraux vivants	Coraux morts	Eponges	Gorgones	Invertébrés	Sédiment	Matière non identifiée
<i>Scarus iseri</i>	Randall (1967)	100														
	McAfee et Morgan (1996)	92,2			6		1		1	3						
	Cardoso et al. (2009)	41	59													
	Présente étude	8,2		9,1		2,3									40,7	39,6
<i>Scarus taeniopterus</i>	Randall (1967)	81,2							17,3			1,5				
	Cardoso et al. (2009)	37	59					<1		4				0,1	22	68,3
	Présente étude	7,2		0,9		1,3										
<i>Scarus vetula</i>	Randall (1967)	94														
	Cardoso et al. (2009)	15	82					<1		3		1	1,8		1,8	
	Bruggemann et al. (1994a)	70,5	22,5					7								
	Présente étude	14		14,9		0,2									27,5	43,4
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Randall (1967)	97,8														
	McAfee et Morgan (1996)	5			1		1		3	0,3	32					
	Cardoso et al. (2009)	75	24					<1		1						
	Munoz et Motta (2000)	8	2				80		10							
	Présente étude	7,1	7,7			4,1								0,1	30,1	51

Tableau VII.3 (suite) : Régimes alimentaires des Scaridae en milieu récifal d'après les données issues de la littérature et de la présente étude. Méthodes utilisées : Randall (1967) : pourcentages volumiques ; McAfee et Morgan (1996) : bouchées en 5 minutes ; Bruggemann *et al.* (1994a, 1994b), Munoz et Motta (2000), Cardoso *et al.* (2009) : bouchées en pourcentages ; présente étude : pourcentages de points-intercepts.

Espèces	Références	Gazon	Macroalgues	Macroalgues molles	<i>Dictyota</i> sp.	Macroalgues calcifiées	<i>Hallimeda</i> sp.	Algues encroûtantes	Magniophytes	Coraux vivants	Coraux morts	Eponges	Gorgones	Invertébrés	Sédiment	Matière non identifiée
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	Randall (1967)	83,2							16,8							
	McAfee et Morgan (1996)	3			1		1		15		3					
	Cardoso et al. (2009)	15	85						15				1		1	
	Munoz et Motta (2000)	15	25				43									
	Présente étude	6,4		17,6			1,5							0,1	21,8	52,5
<i>Sparisoma rubripinne</i>	Randall (1967)	92,6							7			0,4				
	McAfee et Morgan (1996)	< 1			2		1		10		6					
	Cardoso et al. (2009)	3	96							1						
	Présente étude	12,9		15,4		0,6								0,2	24,1	46,8
<i>Sparisoma viride</i>	Randall (1967)	97,3							2,5						0,1	
	McAfee et Morgan (1996)	4			1		1		3		32					
	Cardoso et al. (2009)	30	62							8						
	Bruggemann et al. (1994b)	54,3	26,3							9,3						
Présente étude	7,9		8,8			0,1									18,2	65,1

4. Choix des sources alimentaires par les poissons herbivores sur un récif

Les poissons herbivores, par définition, ont une alimentation dominée par la matière algale (gazon et macroalgues). Cependant dans cette étude, d'autres types d'aliments ont été mis en évidence, notamment des détritiques, des Invertébrés benthiques ou du corail pour certaines espèces. Parmi les poissons herbivores étudiés (Scaridae et Acanthuridae), les types de sources consommées sont semblables (gazon, macroalgues, détritiques) cependant ces sources sont ingérées et assimilées différemment selon les espèces.

Les macroalgues molles ont été trouvées en proportions variables dans les contenus des tractus digestifs. D'après les modèles de mélange, elles sont assimilées de façon importante par la plupart des espèces. L'assimilation des deux espèces de macroalgues étudiées, *Dictyota cf pulchella* et *Acanthophora spicifera*, peut résulter de leurs qualités nutritionnelles importantes. *Dictyota cf pulchella* possède des concentrations en protéines élevées, tandis que *Acanthophora spicifera* est caractérisée par des concentrations en glucides solubles élevées et de faibles teneurs en glucides insolubles. Du fait de leurs signatures isotopiques proches, les deux espèces étudiées ont été groupées dans les modèles de mélange sous l'appellation « macroalgues molles ». Cependant, ces deux espèces ne contribuent sans doute pas de la même manière aux régimes alimentaires des poissons herbivores. Effectivement, *Dictyota cf pulchella* est connue pour synthétiser des terpènes, molécules répulsives à l'égard des herbivores (Littler *et al.*, 1983b ; Hay, 1991 ; Hay et Fenical, 1988 ; Vallim *et al.*, 2005), tandis que *Acanthophora spicifera* est souvent décrite comme une espèce de goût agréable (Lewis, 1985 ; Reinthal et Macintyre, 1994 ; Bittick *et al.*, 2010). Bien que certains auteurs aient décrit ces macroalgues dans le régime alimentaire des poissons herbivores (Randall, 1967 ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Francini-Filho *et al.*, 2010 ; Burkepile et Hay, 2011), d'autres auteurs démontrent que les macroalgues sont généralement évitées par les poissons (Russ et St John, 1988 ; Bellwood et Choat, 1990 ; Bruggemann *et al.*, 1994b ; Kopp, 2007). Les études menées dans la Caraïbe sur la pression de broutage montrent pourtant un

effet des poissons herbivores sur les macroalgues, sans toutefois, identifier clairement les espèces dont le rôle est le plus important (Lewis, 1985, 1986 ; McCook *et al.*, 2001 ; Paddock *et al.*, 2006 ; Mantyka et Bellwood, 2007). Les études s'accordent cependant à dire que les Acanthuridae et les Scaridae jouent un rôle primordial en prévenant le phénomène de changement d'état (phase-shift), mais que leur capacité à supprimer les macroalgues s'avère limitée lorsque ces dernières sont déjà bien développées (Bellwood *et al.*, 2006 ; Mumby, 2006 ; Kopp, 2007 ; Kopp *et al.*, 2010a ; Brugneaux, 2012). La contribution importante des macroalgues aux régimes des poissons herbivores, mesurée dans la présente étude, peut être expliquée par plusieurs hypothèses. Premièrement, les poissons herbivores étudiés à la pointe à Lézard peuvent avoir consommé des macroalgues, même s'il ne s'agit pas précisément des deux espèces collectées. Effectivement, la comparaison des signatures isotopiques des macroalgues (Chapitre 4) a montré que les espèces molles présentent des signatures très proches. Ainsi, l'assimilation des macroalgues pourrait inclure l'espèce *Lobophora variegata*, qui est davantage décrite comme une espèce consommée par les Scaridae (Cardoso *et al.*, 2009). Certains auteurs ont montré que les poissons herbivores ne consommaient pas les macroalgues à proprement parler mais dénudaient ces dernières de leurs épiphytes (Steneck, 1988 ; Bellwood *et al.*, 2006 ; Ledlie *et al.*, 2007). Ainsi, de la même manière, les modèles de mélange ont pu indiquer une forte assimilation de macroalgues, du fait que les épiphytes n'aient pas été séparés des thalles mais surtout parce que les épiphytes présentent des signatures isotopiques similaires à celles de leur hôte (voir Chapitre 6). Francini-Filho *et al.* (2010) ont par ailleurs démontré que les habitudes alimentaires des poissons herbivores peuvent varier selon la disponibilité des ressources alimentaires. Dans son étude, les Acanthuridae et les Scaridae consomment d'importantes proportions de macroalgues calcifiées (*Halimeda* sp.) lorsque la densité de *Stegastes* est élevée sur le récif. Les interactions compétitives entre ces groupes d'espèces peuvent induire un changement d'alimentation des Acanthuridae et des Scaridae, qui consomment alors des sources de moins bonne qualité mais en proportions plus importantes, afin d'éviter les interactions agonistiques avec les *Stegastes*, coûteuses en énergie

(Robertson *et al.*, 1976 ; Bruggemann *et al.*, 1994b). Il est ainsi possible que les Acanthuridae et les Scaridae du site S3 aient consommé des macroalgues pour des raisons similaires. Deuxièmement, la contribution des macroalgues aux régimes alimentaires des poissons herbivores peut résulter de la consommation des espèces de macroalgues, non pas matures et érigées, mais des formes juvéniles qui constituent une partie du gazon et qui en ont été exclues lors de la préparation des échantillons. Cette hypothèse expliquerait pourquoi les poissons herbivores sont plus souvent observés en train de s'alimenter sur le gazon (Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b, Paddack *et al.*, 2006), alors que les macroalgues contribuent davantage à leur régime alimentaire d'après les modèles de mélange. Enfin, les taux d'assimilation des macroalgues ont simplement pu être surestimés par les modèles de mélange, du fait que certaines sources n'ont pas été échantillonnées sur ce récif, telles que les algues encroûtantes (Burkepile et Hay, 2011) ou les éponges, qui sont parfois citées comme sources alimentaires des Scaridae (Randall, 1967 ; Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b, Wulff, 1997).

A l'exception de *Acanthurus coeruleus*, le gazon algal est généralement décrit comme la ressource principale des poissons herbivores dans la Caraïbe (Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b, Paddack *et al.*, 2006), au Brésil (Bonaldo *et al.*, 2006) ou dans le Pacifique (Bellwood et Choat, 1990 ; Choat *et al.*, 2002 ; Wilson *et al.*, 2003 ; Bonaldo et Bellwood, 2008). Dans la présente étude, le gazon est consommé et assimilé de façon importante par les trois espèces d'Acanthuridae, *Sparisoma aurofrenatum* et *Scarus taeniopterus*. Cependant, l'assimilation de gazon est souvent complétée par d'autres apports, tels que les Invertébrés (*Acanthurus coeruleus*), le corail (*Scarus taeniopterus*) ou les détritiques (*Sparisoma aurofrenatum*). Les autres espèces ingèrent et assimilent le gazon en proportions modérées (par exemple *Sparisoma viride*, *Scarus vetula*), voire faibles (par exemple *Sparisoma rubripinne*, *Scarus iseri*). La faible contribution du gazon algal dans le régime alimentaire de la majorité des espèces peut être expliquée par la faible qualité nutritionnelle de cette source. Le gazon algal est effectivement caractérisé par des concentrations en glucides insolubles élevées, des concentrations en protéines et en glucides solubles moyennes et de faibles

concentrations en lipides. Ces résultats s'opposent à ceux de certains auteurs qui ont décrit des concentrations importantes en protéines pour le gazon (Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b). Polunin et Klumpp (1989) ont montré l'existence d'une variabilité diurne de la qualité du gazon, avec une augmentation des produits de la photosynthèse (glucides assimilables) au cours de la journée. Tous les échantillons de la présente étude ont été collectés le matin. Une comparaison avec des échantillons de gazon collectés l'après midi pourrait être intéressante.

Les résultats de cette étude sont en revanche en accord avec ceux de Crossman *et al.* (2001) qui montrent que les concentrations en macronutriments sont plus importantes dans les détritiques que dans le gazon. Les détritiques, qui se déposent sur les macroalgues mais surtout sur le gazon, constituent une ressource riche en nutriments et facilement assimilable par les poissons herbivores, comme expliqué précédemment.

Les coraux sont caractérisés par une qualité nutritionnelle élevée, avec des concentrations en protéines, en lipides et en glucides solubles importantes. Ainsi, les poissons qui ont la capacité de les prélever, c'est-à-dire *Scarus vetula*, *S. taeniopterus* et *Sparisoma viride* (Miller et Hay, 1998 ; Rotjan et Lewis, 2006 ; Roff *et al.*, 2011), assimilent de façon importante cette ressource. Alors que l'ingestion de corail par ces espèces a été décrite comme accidentelle (Randall, 1967), les modèles de mélange ont démontré une utilisation du corail vivant comme apport important de carbone et d'azote. Les conséquences de ce comportement alimentaire sur les récifs ne sont pas encore clairement envisagées (Francini-Filho *et al.*, 2008 ; Mumby, 2009).

Enfin, les Invertébrés benthiques (Gastéropodes, Crustacés, Polychètes...) n'ont été trouvés que dans les contenus stomacaux de *Acanthurus coeruleus*. Les Invertébrés possèdent des concentrations élevées de protéines, de glucides solubles et de lipides, ainsi que de faibles concentrations en glucides insolubles. Malgré leur qualité nutritionnelle élevée, les Invertébrés contribuent faiblement au régime alimentaire de *A. coeruleus*, parce qu'ils sont également ingérés en

faibles proportions, et également parce qu'ils présentent une faible digestibilité pour les herbivores.

Le choix des sources de nourriture par les poissons herbivores est dicté par plusieurs facteurs. La qualité nutritionnelle, qui inclut les concentrations en macronutriments, la texture et la présence, ou non, de molécules répulsives ou toxiques, semble jouer un rôle important. Cependant, certaines espèces ingèrent des sources de qualité nutritionnelle très faible, telles que les macroalgues calcifiées, qui sont riches en glucides insolubles, en plus de leur teneur en calcaire. Les Scaridae, qui possèdent des mâchoires puissantes et les Acanthuridae, qui peuvent avoir des estomacs musculeux et épais (par exemple *Acanthurus chirurgus*) sont capables de puiser ces ressources inaccessibles pour d'autres espèces (*Stegastes*). Par ailleurs, l'ingestion de ce type de source peut permettre une meilleure trituration des aliments, comme le permet l'ingestion de sédiments, afin de dégrader les sources algales riches en fibres et en cellulose et difficiles à dégrader. Le choix des ressources alimentaires peut ainsi être liée aussi à la disponibilité des ressources et à la capacité des poissons à les prélever.

5. Diversité fonctionnelle des poissons herbivores sur un récif

Parmi les dix espèces de poissons herbivores étudiés dans le récif (Acanthuridae et Scaridae), cinq types de niches trophiques ont pu être mis en évidence en prenant en considération à la fois les aliments ingérés par ces espèces et la contribution des sources à leur régime alimentaire par les modèles de mélange. Les mêmes ressources sont utilisées par les espèces mais elles sont consommées et assimilées dans des proportions différentes. *Acanthurus coeruleus*, *A. chirurgus* et *Sparisoma aurofrenatum* occupent des niches trophiques spécifiques tandis que les autres espèces se regroupent en deux types de niches trophiques : *Scarus vetula*, *S. taeniopterus* et *Sparisoma viride* d'un côté, *Acanthurus bahianus*, *Scarus iseri*, *Sparisoma chrysopteron* et *S. rubripinne* de l'autre.

Alors que la diversité des niches entre les poissons herbivores a été démontrée dans le Pacifique, peu d'auteurs ont décrit et comparé les niches des poissons herbivores de la Caraïbe (Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Dans le Pacifique, Choat *et al.* (2002, 2004) ont étudié 17 espèces d'Acanthuridae et de Scaridae parmi lesquelles ils ont décrit cinq types de niches trophiques. Dans la Caraïbe, la diversité en poissons herbivores est plus restreinte et les auteurs ont souvent considéré ces espèces comme appartenant à une guildes homogène.

Les résultats de la présente étude suggèrent l'existence de plusieurs niches trophiques, occupées par une ou plusieurs espèces, indépendamment de leurs morphologies et de leurs affinités taxinomiques. Par exemple, le genre *Sparisoma* compte des espèces dans trois types de niches décrites. De la même manière, la niche trophique d'*Acanthurus bahianus* se rapproche davantage de celles des Scaridae que de celles des autres espèces d'Acanthuridae. La variabilité inter- et intra-genre des niches trophiques a également été démontrée dans les travaux de Choat *et al.* (2002, 2004). Les regroupements d'espèces réalisés dans la présente étude ne sont pas totalement similaires à ceux proposés par d'autres auteurs (Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Cependant, Cardoso *et al.* (2009) regroupent *Sparisoma rubripinne* et *S. chrysopteron* du fait de leur consommation importante de macroalgues, comme dans la présente étude. De la même manière, *Scarus vetula*, *S. taeniopterus* et *S. viride* sont également souvent regroupés du fait de leur comportement alimentaire similaire (Bruggemann *et al.*, 1994a ; Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Les différents regroupements pour les autres espèces peuvent résulter des variations des régimes alimentaires selon le site d'étude (Tableau VII.3). Cependant, la conclusion importante de ces résultats est l'existence d'une diversité fonctionnelle entre les poissons herbivores de la Caraïbe. La diversité des niches trophiques décrites suggère une utilisation différente des ressources présentes. Si les poissons herbivores jouent des rôles différents dans la régulation des communautés algales, on peut suggérer ici une complémentarité entre ces espèces. Une forte complémentarité sous-entend cependant une faible redondance (Burkepile et Hay, 2011). Bellwood *et al.* (2006) expliquent la

difficulté d'inverser le phénomène de « phase-shift » observé dans la Caraïbe depuis le début des années 80 (Gardner *et al.*, 2003 ; Hughes *et al.*, 2003) par la diminution des populations (surexploitation) et par la faible redondance fonctionnelle des poissons herbivores (Hoey et Bellwood, 2009). D'autres auteurs ajoutent à ces facteurs, l'augmentation des pollutions marines organiques (eutrophisation) qui favorisent le développement des macroalgues (Valiela *et al.*, 1992 ; Lapointe *et al.*, 2005) ou le déclin de l'oursin diadème (Lessios *et al.*, 1984).

Certaines espèces partagent des niches trophiques similaires. Alors que les interactions compétitives sont connues entre les Acanthuridae ou les Scaridae et les *Stegastes* (Robertson *et al.*, 1976 ; Reinthal et Lewis, 1986 ; Osorio *et al.*, 2006 ; Francini-Filho *et al.*, 2010), peu d'interactions de ce type sont observées entre les Acanthuridae et les Scaridae (Overholter et Motta, 2000). McAfee et Morgan (1996) suggèrent que l'absence d'interactions entre ces deux groupes d'espèces peut être expliqué par leur éventuelle différence de niches trophiques, ce qui a été vérifié dans cette étude, et par l'abondance des ressources algales sur le récif qui ne constituent pas un facteur limitant (Gonzalez-Solis *et al.*, 1997 pour des conclusions similaires).

Ces résultats apportent également des pistes de réflexion concernant l'exploitation commerciale de ces espèces. Les Acanthuridae et les Scaridae sont communément exploitées par les pêcheries artisanales de la Caraïbe (Polunin et Robert, 1993). Dans les cas où ces espèces jouent des rôles complémentaires sur les récifs, la surexploitation d'une ou de plusieurs de ces espèces pourrait entraîner des conséquences importantes sur la régulation des communautés algales.

C. Niches trophiques des Scaridae dans un herbier

1. Régimes alimentaires des Scaridae dans un herbier

Dans l'herbier des îlets de Carénage, les trois espèces de Scaridae appartenant à trois genres (*Scarus*, *Cryptotomus* et *Sparisoma*) ont été étudiées à un stade juvénile.

Les analyses des contenus stomacaux ont montré que *Scarus iseri* et *Sparisoma radians* présentent des régimes alimentaires proches, bien que *Scarus iseri* se différencie par une ingestion de sédiment plus importante. Ces deux espèces consomment préférentiellement la matière algale présente (environ 60 % du régime alimentaire en pourcentage de points-intercepts). Dans la littérature, l'alimentation de *Sparisoma radians* est décrite comme étant principalement d'origine végétale, incluant les macroalgues et les Magnoliophytes, ce qui conforte les résultats obtenus dans cette étude. Randall (1967) décrit une ingestion importante de Magnoliophytes (88 %), exclusivement représentés par l'espèce *Thalassia testudinum*, ainsi qu'une consommation plus restreinte de deux macroalgues (12 %), *Acanthophora spicifera* et *Dictyota* sp. Ces observations sont également corroborées par d'autres travaux (Lobel et Ogden, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker et al., 2005). McAfee et Morgan (1996) et Nagelkerken et al. (2006) décrivent une alimentation constituée principalement d'espèces algales filamenteuses pour *Scarus iseri* à un stade juvénile. La présence de sédiment dans les contenus digestifs de *S. iseri* est généralement expliquée par son mode d'alimentation qui consiste à racler le substrat pour en extraire les espèces algales filamenteuses (McAfee et Morgan, 1996 ; Randall, 1967).

Cryptopomus roseus consomme principalement de la matière algale (72 % en pourcentage de poids sec) mais ingère également des proies animales (28 %) qui n'ont pas été trouvées dans les contenus digestifs des deux autres espèces. De la même manière que pour les *Stegastes*, la méthode utilisée pour décrire le régime alimentaire de *C. roseus* (poids secs) peut cependant avoir conduit à une surestimation de la proportion d'Invertébrés ingérés du fait de la présence de coquilles et d'exosquelettes. Il n'a pas été possible de comparer ces résultats, car à ma connaissance, aucune étude de la littérature n'a décrit l'alimentation de cette espèce.

Pour ces trois espèces, la matière algale représente la source alimentaire principale. Malheureusement, les fragments de macroalgues et de Magnoliophytes n'ont pas pu être séparés dans cette analyse. L'usage de modèles de mélange, à la suite des analyses isotopiques, a ainsi mis en évidence une

différence entre ces poissons, dans l'utilisation de la matière algale. *Sparisoma radians* assimile préférentiellement les Magnoliophytes, représentées par l'espèce *Thalassia testudinum*. Certaines espèces de macroalgues molles, telles que *Padina* sp., *Caulerpa cupressoides* et *Dictyota* cf *pulchella*, contribuent également au régime alimentaire de ce poisson. *Scarus iseri* assimile principalement les espèces de macroalgues calcifiées (*Halimeda* sp.) ainsi que deux macroalgues molles (*Anadyomene stellata* et *Chaetomorpha* sp.). Compte tenu de l'absence de substrat dur dans l'herbier étudié, les proportions de sédiments qui ont été quantifiées dans les contenus digestifs de *S. iseri* pourraient ainsi être constituées de fragments de macroalgues calcifiées. En effet, la méthode des points-intercepts, par laquelle le contenu digestif est placé entre deux lames et observé à la loupe binoculaire, ne permet pas toujours de différencier le sédiment des morceaux de macroalgues calcifiées. Enfin, *Cryptotomus roseus* assimile les macroalgues calcifiées ainsi que les Invertébrés.

Les résultats de ces modèles de mélange doivent cependant être regardés avec précaution. Effectivement, les épiphytes des macroalgues et des Magnoliophytes sont souvent décrits comme des ressources importantes pour les poissons juvéniles des herbiers (Moncreiff et Sullivan, 2001 ; Connolly *et al.*, 2005 ; Thomas *et al.*, 2005). Dans la présente étude, les épiphytes ont montré des signatures similaires à celles de leur hôte, *Thalassia testudinum*. Ainsi, une part de la contribution attribuée aux Magnoliophytes et aux macroalgues, peut en fait être attribuée à celle des épiphytes.

Dans cet herbier, une variabilité inter-genres des niches trophiques a été observée, car les trois espèces montrent des habitudes alimentaires différentes lorsque les données des analyses des contenus digestifs et celles des analyses isotopiques sont couplées.

2. Choix des ressources alimentaires et rôle des herbiers

Les ressources utilisées par les trois espèces sont caractérisées par des valeurs nutritives très variées. Alors que l'ingestion de Magnoliophytes est surtout attribuée à *Sparisoma radians* dans la littérature (Randall, 1965, 1967 ;

Lobel et Ogden, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker *et al.*, 2005), *Scarus iseri* et *Cryptotomus roseus* semblent également consommer cette ressource, du fait des fragments retrouvés dans les contenus digestifs. L'utilisation de cette ressource peut tout d'abord être expliquée par son abondance, puisque *Thalassia testudinum* représente l'espèce dominante dans l'herbier étudié. *T. testudinum* représente ensuite une source alimentaire intéressante en terme d'apports nutritifs (Lobel et Ogden, 1981), ce qui a été vérifié dans cette étude par la mesure de concentrations en protéines élevées et de concentrations en glucides insolubles relativement faibles par rapport aux autres sources végétales. Certains auteurs ont mis en évidence la présence de composés chimiques (phénol, terpènes) dans les tissus de *T. testudinum* (Zapata et McMillan, 1979 ; McMillan *et al.*, 1980 ; McMillan, 1984). Cependant, ces molécules répulsives semblent inefficaces contre *S. radians* (Lobel, 1981 ; Targett et Targett, 1990 ; Goecker *et al.*, 2005) qui assimile préférentiellement ce Magnoliophyte.

Parmi les macrophytes collectés, *Anadyomene stellata* affiche des concentrations en protéines très élevées et présente la qualité nutritionnelle la plus importante parmi les macroalgues collectées dans cette étude (sources récifales comprises). *Padina* sp., *Dictyota* cf *pulchella*, *Caulerpa cupressoides* sont caractérisées par des qualités nutritionnelles moyennes. Parmi ces trois espèces, il est probable que *Padina* sp. contribue davantage aux apports en carbone et en azote que *D. cf pulchella* et *Caulerpa cupressoides*, puisque ces deux dernières sont souvent qualifiées d'espèces répulsives à l'égard des herbivores. Effectivement, les espèces du genre *Dictyota* synthétisent des terpènes qui dissuadent les herbivores de les manger (Littler *et al.*, 1983b ; Hay et Fenical, 1988 ; Vallim *et al.*, 2005). Bien que la caulerpine ait été identifiée dans les espèces du genre *Caulerpa* (Amico *et al.*, 1978 ; Targett *et al.*, 1986), Meyer et Paul (1992) ont démontré qu'elle avait peu d'effet répulsif sur les poissons herbivores. Les espèces d'*Halimeda* ont des concentrations en macronutriments moyennes et sont caractérisées par de fortes teneurs en calcaire. Malgré leur faible qualité nutritionnelle, elles sont pourtant décrites comme sources utilisées par les jeunes poissons herbivores (Overholter et Motta, 1999, 2000). *Chaetomorpha* sp. présente les concentrations en glucides insolubles les plus

élevées des macrophytes étudiés. Bien que les détritiques présentent des qualités nutritionnelles intéressantes, (en terme de concentrations en macronutriments mais aussi en terme de digestibilité) et qu'ils aient été considérés comme une source alimentaire importante dans les herbiers (Carr et Adams, 1973), cette ressource contribue modérément aux régimes alimentaires des trois Scaridae dans la présente étude. Enfin, les Invertébrés consommés et assimilés par *Cryptotomus roseus* représentent des apports importants de protéines, de glucides solubles et de lipides pour cette espèce. Ces apports sont d'autant plus importants qu'ils favorisent la croissance des poissons juvéniles.

Les herbiers à Magnoliophytes marins sont des zones de productivité primaire élevée (Moncreiff *et al.*, 1992 ; Chauvaud, 1997). Parmi les sources de nourriture potentielles pour les poissons herbivores, collectées dans l'herbier, des qualités nutritionnelles très différentes ont été observées. Les jeunes Scaridae assimilent à la fois des sources de faible et de forte qualité nutritionnelle. Par exemple, *Scarus iseri*, qui assimile de façon importante les deux espèces d'*Halimeda* caractérisées par de faibles qualités nutritionnelles, assimile également d'importantes proportions de l'espèce *Anadyomene stellata*, qui affiche la qualité nutritionnelle la plus élevée. Lobel et Ogden (1981) ont démontré qu'une alimentation constituée de sources de valeurs nutritives différentes (élevées et faibles) permettait un taux de survie plus élevé qu'une alimentation basée sur une seule ressource. Ainsi, l'utilisation de sources dont les valeurs nutritives sont différentes est une stratégie alimentaire efficace. Les herbiers, qui regroupent des espèces végétales variées, semblent correspondre aux besoins nécessaires des jeunes poissons herbivores pour se développer. Ces herbiers sont souvent qualifiés de zone de « nurserie » du fait des densités importantes de poissons juvéniles qui y résident (Weinstein et Heck, 1979 ; Pollard, 1984 ; Parrish, 1989 ; Baelde, 1990 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 1992 ; Nagelkerken *et al.*, 2000, 2002 ; Bouchon-Navaro *et al.*, 2004). Ainsi, la diversité mais aussi la qualité des sources de nourriture présentes pourraient être le fondement de ce rôle de nurserie, en plus de la protection contre les prédateurs apportée par la frondaison.

3. Variations ontogéniques du régime alimentaire de *Scarus iseri*

Dans la présente étude, la niche trophique de *Scarus iseri* a été décrite dans un récif (site S3) et dans un herbier (site S4). Les régimes alimentaires de cette espèce ont pu être comparés entre son stade juvénile et son stade adulte pour étudier les variations ontogéniques de sa niche trophique (Figure VII.6).

Dans les deux sites, *Scarus iseri* présente d'importantes proportions de sédiment dans ses contenus stomacaux et assimile de façon importante les macroalgues. Cependant, certaines différences de régime alimentaire ont pu être mises en évidence, en lien avec les sources présentes dans chaque milieu. Dans le récif, *Scarus iseri* ingère du gazon algal, qui n'a pas été trouvé dans l'herbier. Dans l'herbier, *S. iseri* consomme l'espèce *Thalassia testudinum*, absente sur le récif. En revanche, les macroalgues calcifiées, présentes sur les deux sites, sont utilisées par ce poisson lorsqu'il est jeune alors qu'elles sont très peu assimilées lorsqu'il est adulte. Dans l'herbier, *S. iseri* est l'espèce qui présente la denture la plus puissante parmi les trois espèces étudiées. Cette particularité anatomique pourrait expliquer que *S. iseri* utilise cette ressource qui est plus difficile d'accès pour les deux autres espèces.

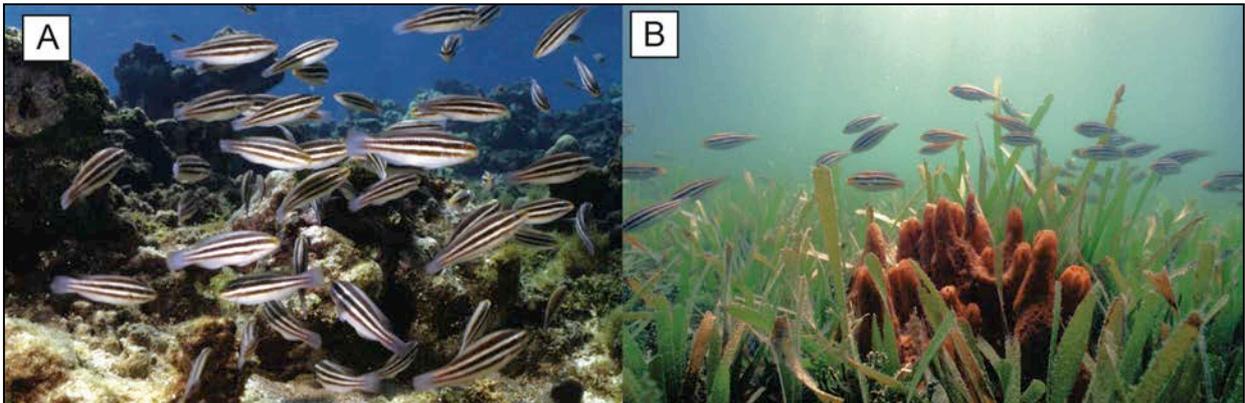


Figure VII.6 : (A) *Scarus iseri* adulte dans un récif et (B) *S. iseri* juvénile dans un herbier (Photos : C. Bouchon).

Bien que certaines différences aient été observées, les régimes alimentaires de *S. iseri* sont proches dans le récif (stade adulte) et dans l'herbier (stade juvénile). De tels résultats ont également été montrés par McAfee et

Morgan (1996). De la même manière, Cocheret de la Morinière *et al.* (2003) ont démontré que les signatures isotopiques de *S. iseri* jeune et adulte sont similaires, indiquant des habitudes alimentaires proches.

Aucun changement d'alimentation n'a été démontré pour *S. iseri* en fonction de son stade de développement, mais des variations ontogéniques sont démontrées pour d'autres espèces, telles que *Acanthurus bahianus* et *A. chirurgus* (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003), *Sparisoma viride* et *S. chrysopterum* (McAfee et Morgan, 1996). Ces variations ontogéniques des niches trophiques sont des critères importants pour évaluer le rôle global des poissons herbivores sur la régulation des communautés benthiques algales, de la même manière que les changements d'habitat au cours de leur vie (McAfee et Morgan, 1996).

III. Rôle écologique des poissons herbivores

Depuis le début des années 80, les écosystèmes côtiers de la Caraïbe souffrent du phénomène de « coral-algal phase-shift », qui entraîne le remplacement des communautés benthiques dominées par les coraux par d'autres dominées par des algues (Littler et Littler, 1984 ; Lapointe, 1989 ; Done, 1992 ; Hughes, 1994, Miller et Hay, 1998 ; McManus et Polsenberg, 2004). Depuis le déclenchement de ce phénomène et du déclin de l'oursin herbivore *Diadema antillarum* (Lessios *et al.*, 1984), les poissons herbivores ont été considérés comme les principaux acteurs de régulation de la biomasse algale (Mumby *et al.*, 2006).

Dans la présente étude, la description des habitudes alimentaires des poissons herbivores confirme l'importance de leur rôle écologique. Parmi les 14 espèces étudiées, huit types de niches trophiques ont été décrits, indiquant la diversité fonctionnelle de cette guild. Les poissons herbivores utilisent différentes catégories alimentaires, majoritairement d'origine algale (macroalgues molles, calcifiées, gazon algal,...), mais ingèrent et assimilent ces ressources en proportions variables. Kopp (2007) a démontré des différences d'ingestion algale entre les espèces de poissons herbivores en Guadeloupe, par la

méthode du comptage des « bouchées ». Les résultats de la présente étude corroborent ses observations, en précisant ici la nature des sources utilisées. La diversité des habitudes alimentaires des poissons herbivores traduit une complémentarité certaine entre ces espèces et un fort potentiel à réguler les communautés algales.

Cependant, l'abondance des communautés algales ne semble pas diminuer dans les Antilles et le phénomène de « coral-algal phase-shift » ne semble pas se renverser. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la prolifération des macroalgues dans les écosystèmes côtiers. Les poissons herbivores sont considérés comme des espèces clés et leur abondance reste un facteur important pour comprendre leur rôle écologique. Par exemple, les *Stegastes*, qui entretiennent un gazon algal par leur activité de « farming », représentent des acteurs importants sur les récifs. Leurs territoires peuvent être vus comme des zones de récif « nettoyées » de certaines espèces de macroalgues non désirées par ces poissons. Cependant, la taille des territoires est relativement petite à l'échelle d'un récif et seule une forte densité de ces poissons peut leur permettre de jouer un rôle considérable. Un suivi temporel, mené entre 1988 et 2010, a pourtant démontré que la population de *Stegastes planifrons* est en déclin aux îlets Pigeon (Bouchon-Navaro *et al.*, 2010), suggérant une limitation de leur rôle dans la régulation de la biomasse algale. De la même manière, lorsqu'ils sont peu abondants, les Acanthuridae et les Scaridae sont incapables d'appliquer une pression de broutage nécessaire au maintien des macroalgues à un stade de développement restreint. Kopp (2007) a ainsi démontré que la régulation de la biomasse algale est plus effective lorsque l'abondance des poissons herbivores est importante. Par la suite, Brugneaux (2012) a calculé un seuil de biomasse égal à 15 kg de poissons par 300 m², au-dessus duquel les poissons herbivores sont capables de réguler les communautés algales. Au-dessous de ce seuil, leur pression de broutage n'est pas suffisante pour réduire le développement des communautés algales.

Par ailleurs, le phénomène de « phase-shift » semble être difficile à renverser lorsque les macroalgues ont déjà atteint un développement avancé

(Kopp, 2007). Les résultats de la présente étude permettent d'appuyer cette observation. Alors que les poissons herbivores sont décrits comme s'alimentant principalement sur le gazon algal, les macroalgues contribuent fortement aux régimes alimentaires de ces espèces, d'après les modèles de mélange. Ainsi, les poissons herbivores semblent utiliser préférentiellement les macroalgues aux stades juvéniles, dans le gazon algal qu'ils ingèrent.

Ainsi, pour que leur rôle écologique soit efficace, les populations de poissons herbivores ont besoin d'être importantes en nombre. Plusieurs mesures de conservation sont envisageables pour rétablir des populations de poissons herbivores conséquentes. La première est une restriction de la pêche envers ces espèces. La deuxième mesure possible est un élargissement des zones de réserves marines dont l'efficacité en terme de repeuplement n'est plus à démontrer. Les poissons herbivores localisés dans les récifs protégés sont plus abondants et de taille plus grande, induisant des taux d'ingestion plus importants et des taux de recouvrements en macroalgues plus limités par la pression de broutage. La troisième mesure est liée à la protection des récifs en termes d'habitats. Les populations de *Sparisoma radians* dans les herbiers semblent diminuer progressivement (Y. Bouchon-Navaro, comm. pers.) bien que, tout comme les *Stegastes*, cette espèce ne soit pas sujette à la pêche. Alors que les raisons exactes du déclin de ces espèces ne sont pas avérées, la dégradation de leur habitat semble être l'explication la plus probable (dégradations physiques des récifs et des herbiers, pollutions...). Encore une fois, la mise en réserve de zones marines semble être une bonne alternative pour préserver les écosystèmes côtiers et permettre la résilience des communautés coralliennes.

Conclusions



L'objectif de ce travail était d'étudier les habitudes alimentaires des poissons herbivores des Antilles en décrivant et en comparant leurs niches trophiques, dans différents systèmes côtiers (récifs et herbier). La description des niches trophiques a été menée en couplant deux types d'analyses. L'analyse des contenus des tractus digestifs a permis d'identifier les aliments ingérés par les espèces herbivores et de montrer certaines différences dans les habitudes alimentaires de ces poissons. Par exemple, *Acanthurus coeruleus* consomme d'importantes proportions de macroalgues par rapport aux autres poissons. Certaines espèces incluent les Invertébrés benthiques dans leur régime alimentaire (*A. coeruleus*, *Stegastes planifrons* et *S. adustus*, *Cryptotomus roseus*). D'autres espèces ingèrent des proportions de sédiment plus importantes que les autres (*Scarus iseri*). Les analyses isotopiques et l'utilisation des modèles de mélange ont ensuite permis d'affiner cette analyse en mettant en évidence la contribution des macroalgues, des Magnoliophytes, du gazon algal et des Invertébrés, aux régimes alimentaires des poissons étudiés. Bien que le gazon algal soit souvent décrit comme la ressource alimentaire principale des poissons herbivores, notamment par la méthode d'observation *in situ* (comptage des bouchées) (Steneck, 1988 ; Bellwood et Choat, 1990 ; Bruggemann *et al.*, 1994a, 1994b, Paddack *et al.*, 2006 ; Kopp *et al.*, 2010a), il ne représente pas la source alimentaire préférentiellement assimilée par ces poissons. Effectivement, d'après les modèles de mélange, les sources les plus assimilées par la majorité des espèces, sont celles dont les signatures isotopiques se rapprochent le plus de celles des macroalgues (c'est-à-dire les macroalgues elles-mêmes ou leurs épiphytes). L'approche isotopique a également permis de quantifier la contribution des sources alimentaires difficiles à identifier dans les contenus digestifs. Par exemple, alors que les détritiques étaient difficiles à isoler, les modèles de mélange ont souligné leur contribution importante aux régimes alimentaires des 14 espèces. De la même manière, *Sparisoma viride*, *Scarus vetula* et *S. taeniopterus* ont été décrits comme des consommateurs occasionnels de coraux vivants (Frydl, 1979 ; Rotjan et Lewis, 2005, 2006 ; Cole *et al.*, 2008 ; Roff *et al.*, 2011). Cependant, la contribution de cette source à leur régime alimentaire, en termes d'apports de carbone et d'azote, n'avait jamais été évaluée. Dans la

présente étude, les modèles de mélange ont révélé une contribution importante des polypes aux régimes alimentaires de ces trois espèces.

La combinaison des deux méthodes (contenus digestifs et approche isotopique) a permis de décrire différents types de niches trophiques. Ces niches sont occupées par une ou plusieurs espèces, indépendamment de leur morphologie ou de leurs affinités taxinomiques. Ce type d'étude a été mené dans la région Pacifique, qui compte un grand nombre d'espèces herbivores (Choat *et al.*, 2002, 2004). Dans la Caraïbe, où la diversité de ces poissons est réduite, très peu d'études sont parvenues à séparer les espèces selon le type de niche qu'elles occupent (Cardoso *et al.*, 2009 ; Burkepile et Hay, 2011). Par ailleurs, les analyses isotopiques sont peu utilisées pour discriminer des espèces appartenant à une même guildes trophique. Cette étude représente une des premières évaluations des niches isotopiques des poissons herbivores de la Caraïbe (Lamb *et al.*, 2012).

Les différences de niches trophiques entre les poissons herbivores de la Guadeloupe expliquent en partie comment ces espèces se partagent les ressources présentes et comment ces espèces coexistent sur des sites communs, en évitant les interactions compétitives. Les différences de niches trophiques peuvent expliquer par exemple la formation de groupes multispécifiques d'alimentation (par exemple, pour les Acanthuridae). Lorsque certaines espèces partagent des niches trophiques similaires, leur cohabitation peut être expliquée par des stratégies comportementales telles que la territorialité ou la ségrégation bathymétrique des individus (par exemple, pour les *Stegastes*). Par ailleurs, bien que certaines espèces partagent des niches trophiques similaires, il faut rappeler que la ressource algale n'est pas un facteur limitant dans la Caraïbe, puisque les macroalgues continuent de proliférer dans les systèmes côtiers.

Les différences de niches trophiques traduisent une utilisation différente des ressources entre les espèces. Les herbivores jouent donc des rôles différents dans le contrôle des communautés algales benthiques. Le partage d'un même type de niche trophique suggère ainsi une redondance fonctionnelle entre les espèces. A l'inverse, la diversité des niches trophiques reflète une

complémentarité fonctionnelle (Burkepile et Hay, 2011). La description de huit types de niches trophiques sur les 14 espèces étudiées, est un bon exemple de complémentarité fonctionnelle. Ces résultats soulèvent des questions concernant la conservation des espèces herbivores et plus particulièrement pour les espèces qui occupent une niche trophique spécifique (par exemple *Acanthurus chirurgus* ou *Sparisoma aurofrenatum*) ou les espèces dont les taux d'ingestion sont les plus importants (*Scarus vetula*, *Sparisoma viride*). Plusieurs mesures de conservation sont envisageables pour protéger les populations de poissons herbivores. La première est une restriction de la pêche envers ces espèces. Les Scaridae et les Acanthuridae ont une importance considérable dans les pêcheries caribéennes (Polunin et Robert, 1993) et les modes de pêches employés (nasses non sélectives) rendent difficiles les restrictions au niveau de la pêche commerciale. Ces restrictions, ou interdictions, pourraient cependant être proposées pour la pêche sous-marine récréative, comme récemment proposé à Saint Barthélémy. La deuxième mesure possible est un élargissement des zones de réserves marines dont l'efficacité en terme de repeuplement n'est plus à démontrer. Kopp (2007) a ainsi mis en évidence une relation négative entre le nombre de poissons herbivores et l'abondance des communautés algales dans les réserves marines, indiquant que la protection de ces espèces agit sur la régulation de la biomasse algale sur les récifs.

Clements *et al.* (2009) ont souligné le fait que l'approche nutritionnelle est peu utilisée alors qu'elle est indispensable pour comprendre les préférences alimentaires des poissons herbivores (Montgomery et Gerking, 1980). Dans cette étude, l'appréciation des concentrations en macronutriments (protéines, lipides, glucides solubles et insolubles) a permis de mettre en évidence la variabilité de la qualité nutritionnelle des sources (d'origine animale *versus* végétale) mais aussi entre les sources algales (gazon algal, Magnoliophytes et différentes espèces de macroalgues). La qualité nutritionnelle des sources, qui inclut les concentrations en macronutriments, la synthèse de molécules répulsives mais aussi la texture (comme la calcification), explique en partie les choix alimentaires des poissons herbivores. Cependant, certaines sources, qui présentent de fortes valeurs nutritionnelles, sont peu assimilées par les poissons herbivores (Invertébrés

benthiques), et inversement (macroalgues calcifiées). Le choix des ressources alimentaires est en effet également dicté par la physiologie des poissons ou leur capacité à prélever certaines sources. Par exemple, les poissons herbivores ne synthétisent pas de chitinase (Durbin et Durbin, 1981), rendant difficile l'assimilation de certains Invertébrés. Par ailleurs, *Acanthurus chirurgus* possède un estomac musculeux qui lui permet de broyer les macroalgues calcifiées alors que les *Stegastes* en sont incapables... Enfin, la comparaison des régimes alimentaires des poissons herbivores avec d'autres études menées dans la Caraïbe (McAfee et Morgan, 1996 ; Munoz et Motta, 2000 ; Cardoso *et al.*, 2009) a permis de montrer que le choix des ressources alimentaires dépend également de l'abondance de ces ressources et de celle de leur éventuels compétiteurs.

Le régime alimentaire des poissons herbivores est souvent difficile à déterminer car ces poissons sont équipés de systèmes digestifs particulièrement bien adaptés à la dégradation de la matière algale (dents pharyngiennes, mâchoires puissantes, estomacs musculeux...). En raison de ces adaptations anatomiques, les contenus des tractus digestifs sont ainsi généralement réduits en fines particules et les aliments deviennent difficiles à identifier ou à séparer dans le bol alimentaire. De nombreuses solutions méthodologiques sont envisageables pour améliorer les résultats de ce type d'analyse. Du fait du nombre d'espèces étudiées, une dizaine d'individus en moyenne ont été collectés pour décrire les régimes alimentaires. Cependant, un plus grand nombre de poissons permettrait une analyse plus précise de leur alimentation. Parallèlement, les contenus digestifs pourraient être observés à l'aide d'un microscope pour permettre une identification plus détaillée des aliments ingérés. La participation d'un phycologue dans l'analyse des contenus digestifs permettrait également de quantifier les espèces algales au niveau spécifique. Ceci représenterait une analyse très longue mais permettrait d'obtenir des renseignements très précis sur l'utilisation des ressources algales (macroalgues ou espèces constitutives du gazon).

Du point de vue de la méthode isotopique, d'autres suggestions peuvent être proposées pour améliorer la description des niches isotopiques. La première

proposition est d'augmenter le nombre de sources collectées. A la pointe à Lézard, un échantillonnage exhaustif des espèces de macroalgues (molles, calcifiées et encroûtantes) et des autres sources potentielles (par exemple, les éponges) serait important pour cibler les choix alimentaires des espèces. Par exemple, une seule espèce de corail a été prélevée alors qu'un échantillonnage plus large permettrait d'identifier les espèces préférentiellement assimilées par les Scaridae.

En augmentant le nombre de sources de matière, il faut également envisager une amélioration de leur discrimination isotopique. Effectivement, dans la présente étude, de nombreuses sources ont présenté des signatures isotopiques en carbone et en azote très proches, nécessitant alors de les grouper dans un même type de source. Ainsi, l'utilisation d'autres éléments dans l'analyse, tels que les isotopes du soufre (^{34}S et ^{32}S) serait enrichissante. Par exemple, l'usage des isotopes stables du soufre a permis à certains auteurs de discriminer les Magnoliophytes et leurs épiphytes (Benstead *et al.*, 2006 ; Moncreiff et Sullivan, 2001). Les rapports isotopiques du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) permettent effectivement de distinguer les producteurs primaires qui utilisent le soufre du sédiment tels que les Magnoliophytes ($\delta^{34}\text{S}$ appauvri en ^{34}S) de ceux qui utilisent le soufre de la colonne d'eau tels que les épiphytes ($\delta^{34}\text{S}$ enrichi en ^{34}S) (Peterson et Fry, 1987 ; Chasar *et al.*, 2005). La discrimination entre les signatures isotopiques des macroalgues et celles de leurs épiphytes reste cependant problématique, car ces deux sources assimilent le soufre de la colonne d'eau. Les analyses isotopiques des acides aminés sont de plus en plus utilisées pour différencier les organismes. Les acides aminés « essentiels », tels que la leucine, la valine ou la lysine, ne peuvent pas être synthétisés par les animaux. Ces acides aminés leur sont fournis par leur nourriture. Ainsi, le suivi des acides aminés par leur signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}_{\text{AA}}$ ou $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$) permet de suivre les apports de matière dans un écosystème (Fantle *et al.*, 1999). Les signatures isotopiques des acides aminés peuvent également être utilisées pour définir la position trophique des organismes dans un écosystème (Vander-Zanden *et al.*, 2012). Cependant, cette méthode semble plus efficace lorsqu'elle est utilisée sur des animaux qui se nourrissent de sources riches en protéines, ce qui permet un meilleur suivi des acides aminés (Gannes *et al.*, 1998). L'utilisation de cette

technique pourrait ainsi ne pas être réellement adaptée pour mieux discriminer les sources de nourriture des herbivores qui sont pauvres en protéines.

D'autres méthodes sont utilisées pour décrire les régimes alimentaires et pourraient être envisagées dans l'étude des niches trophiques des poissons herbivores, comme la méthode des acides gras ou la méthode du « bar-coding ». Les producteurs primaires synthétisent des acides gras, dont certains leur sont spécifiques, permettant ainsi de différencier de grands groupes phylogénétiques : microalgues, macroalgues, Magnoliophytes, bactéries. Certains acides gras, qui sont transférés sans modifications ou presque dans les niveaux trophiques supérieurs (Dalsgaard *et al.*, 2003) au cours des processus de digestion, d'absorption et d'incorporation dans les tissus, peuvent être utilisés comme des biomarqueurs pour les transferts de matière entre les producteurs primaires et les consommateurs. Par ailleurs, certains acides gras dits essentiels, ne peuvent pas être synthétisés par les animaux, qui doivent se les procurer par le biais de leur nourriture pour satisfaire leurs besoins physiologiques. Bien que les producteurs primaires présentent des compositions en acides gras caractéristiques, l'existence d'un grand nombre de sources potentielles peut cependant rendre difficile l'estimation de leur contribution aux régimes alimentaires. L'analyse des acides gras est ainsi une méthode complémentaire qui pourrait être couplée à celles des isotopes stables.

Le terme de « barcoding » est apparu dans la littérature scientifique pour décrire une méthode d'identification à partir des signatures génétiques (par l'acide désoxyribonucléique : ADN). En écologie, cette méthode a été proposée pour identifier, avec une extrême précision, les aliments constitutifs du bol alimentaire, à partir de leur code génétique (Valentini *et al.*, 2008). Cependant, cette approche peut entraîner des erreurs d'interprétation du régime alimentaire du fait de sa sensibilité et de sa précision. Premièrement, le choix des amorces est motivé par une idée préconçue des aliments ingérés. Deuxièmement, en étudiant le régime alimentaire des poissons herbivores, il faut intégrer dans l'analyse de nombreuses amorces (par exemple, les amorces de toutes les espèces de macroalgues susceptibles d'être consommées) et ces amorces ne sont pas

forcément disponibles à l'heure actuelle. Enfin, la méthode du barcoding va révéler les codes génétiques de tous les organismes animaux et végétaux qui ont transité par le tube digestif du poisson. Par exemple, en ingérant un crabe, les codes génétiques des proies ingérées par le crabe peuvent être mises en évidence, ainsi que les éventuelles épiphytes associés à sa carapace, sans que ces éléments ne participent à l'alimentation du poisson. Deagle *et al.* (2005) ont réussi à quantifier la proportion d'aliments ingérés par des lions de mer grâce à cette méthode, cependant seulement deux sources de nourriture ont été utilisées en milieu contrôlé.

Les résultats de ce travail débouchent sur plusieurs perspectives scientifiques. Les niches trophiques sont souvent étudiées dans trois axes dimensionnels : le type de ressources utilisées et leur utilisation dans le temps et dans l'espace (Schoener, 1974). Alors que les types de ressources alimentaires utilisées par les 14 espèces de poissons herbivores ont été décrits dans la présente étude, les variations temporelles et spatiales de l'alimentation ont été abordées de façon succincte. Pourtant la considération de ces trois axes est primordiale pour décrire avec précision les niches trophiques des poissons herbivores et pour comprendre comment ils utilisent et régulent les ressources algales.

Les variations temporelles incluent deux types de changements alimentaires. Les variations ontogéniques ont été succinctement décrites pour *Scarus iseri*, qui a été collecté à la fois sur le récif au stade adulte et dans l'herbier au stade juvénile. Dans la présente étude, peu de modifications ontogéniques de l'alimentation ont été observées pour cette espèce. Cependant, ces changements ont été démontrés pour d'autres espèces herbivores (McAfee et Morgan, 1996 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003). Un suivi des régimes alimentaires pourrait être mené pour ces espèces herbivores au stade adulte et juvénile pour décrire l'utilisation des ressources alimentaires tout au long de leur vie. Les variations temporelles prennent également en considération les éventuels changements de régime alimentaire selon les saisons (Clifton, 1995 ;

Letourneur *et al.*, 1997), ce qui permet de savoir comment les ressources sont utilisées tout au long de l'année.

Les variations spatiales du régime alimentaire peuvent être étudiées à petite ou grande échelle. Localement, les poissons herbivores peuvent vivre à différentes profondeurs, ce qui représente une première source de variation d'ordre spatial. Les Scaridae et les Acanthuridae étudiés dans cette étude ont été collectés à la même profondeur. Cependant, Kopp (2007) a décrit la distribution spatiale des poissons herbivores en Guadeloupe et montré que les Acanthuridae étaient plus abondants sur le platier tandis que les Scaridae colonisaient surtout la pente externe. Cette distribution suggère une utilisation différente des ressources présentes et l'étude des régimes alimentaires selon plusieurs profondeurs permettrait de comprendre comment les poissons herbivores se partagent les ressources sur un récif. Les variations bathymétriques de la distribution et des régimes alimentaires peuvent par ailleurs être corrélées aux variations ontogéniques, puisque certaines espèces changent de profondeur au cours de leur vie (Lawson *et al.*, 1999).

Les régimes alimentaires des deux espèces de *Stegastes* étudiées se sont avérés similaires aux Îlets Pigeon et à la passe à Colas. Cependant, la comparaison des régimes alimentaires avec les autres études menées dans la Caraïbe, a montré des divergences selon les sites étudiés. Ce résultat suggère que les poissons herbivores peuvent adapter leur alimentation selon l'environnement dans lequel ils évoluent. Le partage des ressources entre ces différentes espèces pourrait alors être étudié sur différents sites de Guadeloupe ou de la Caraïbe, afin de décrire la plasticité alimentaire de ces espèces et de comprendre comment les caractéristiques du milieu influencent le choix de leurs ressources alimentaires. Cet aspect est particulièrement important de nos jours où le milieu marin est profondément impacté par les activités humaines. La dégradation de certaines ressources peut être à l'origine de variations des niches trophiques. Par exemple, au Japon, Ho *et al.* (2009) ont montré qu'à la suite de la dégradation des communautés coralliennes, deux espèces de Pomacentridae changeaient leur alimentation en consommant des anémones pour compenser la pénurie de

polypes de coraux. À l'inverse, l'apparition de nouvelles ressources, telles que les sargasses qui arrivent périodiquement en masse sur les côtes guadeloupéennes ou l'arrivée de l'espèce envahissante *Halophila stipulacea* (Forsskål, 1775), peut également modifier les niches trophiques des poissons herbivores. Dans la même approche, les niches trophiques pourraient être comparées entre des sites caractérisés par différents statuts de protection (dans et hors réserves marines). Dans les réserves, l'abondance des poissons herbivores est plus importante tandis que l'abondance des ressources algales est plus réduite (Kopp *et al.*, 2010b). Ce type de comparaisons permettrait ainsi de montrer comment les poissons herbivores se partagent les ressources dans deux situations contrastées, en terme d'abondance de ressources et de compétiteurs.

Enfin, seules les principales espèces de poissons herbivores ont été prises en considération dans ce travail. Cependant, d'autres espèces, moins abondantes, pourraient être étudiées pour compléter les connaissances sur les habitudes alimentaires des poissons herbivores (Blennies, Kyphosidae ou *Scarus guacamaia* et *Scarus coelestinus* ailleurs dans la Caraïbe). D'autres groupes d'herbivores jouent également un rôle important dans la régulation des ressources algales, tels que les oursins (Brugneaux, 2012) ou d'autres Invertébrés benthiques (Mollusques, Crustacés...). La considération de ces groupes permettrait une vision globale de l'utilisation des ressources par les herbivores de la Caraïbe.

Références
bibliographiques

- A -

- Abed-Navandi D. et Dworschak P.C. (2005).** Food sources of tropical thalassinidean shrimps: a stable-isotope study. *Marine Ecology Progress Series*. **291**, 159-168.
- Abel K.M. (1984).** Inorganic carbon source for photosynthesis in the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. *Plant Physiology*. **76 (3)**, 776-781.
- Adams T.S. et Sterner R.W. (2000).** The effect of dietary nitrogen content on trophic level ¹⁵N enrichment. *Limnology and Oceanography*. **45 (3)**, 601-607.
- Aliaume C., Lasserre G. et Louis M. (1990).** Organisation spatiale des peuplements ichtyologiques des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe. *Revue d'hydrobiologie tropicale*. **23 (3)**, 231-250.
- Aliaume C., Louis M. et Lasserre G. (1993).** L'écosystème des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Antilles françaises) : relations entre le recrutement des poissons et l'habitat. *Acta Oecologica*. **14 (5)**, 627-241.
- Amico V., Oriente G., Piattelli M., Tringali C., Fattorusso E., Magno S. et Mayol L. (1978).** Caulerpenyne, an unusual sesquiterpenoid from the green alga *Caulerpa prolifera*. *Tetrahedron Letters*. **19**, 3593-3596.
- Aminot A. et Chaussepied M. (1983).** Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans*, 395 pp.
- Arrington D.A. et Winemiller K.O. (2002).** Preservation effects on stable isotope analysis of fish muscle. *Transactions of the American Fisheries Society*. **131**, 337-342.
- Assor R. (1988).** Hydrologie et sédimentologie du Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe, F.W.I). *Annales Société Géologique Nord*. **CVII**, 221-238.
- Auerswald K., Wittmer M.H.O.M., Zazzo A., Schaufele R. et Schnyder H. (2010).** Biases in the analysis of stable isotope discrimination in food webs. *Journal of Applied Ecology*. **47**, 936-941.
- Augris C., Clabaut P., Durant F., Mazé J.P. et Satra C. (2003).** Les fonds marins du plateau insulaire de la Guadeloupe et de la Martinique : carte des formations superficielles. Editions Ifremer. Conseil Général de la Martinique, 3 pp.
- Avois-Jacquet C. (2002).** Variabilité spatiale multiéchelle du zooplankton dans un lagon récifal côtier. Thèse de doctorat. Université Paris 6 et Université de Montréal, 302 pp.

- B -

- Baelde P. (1990).** Differences in the structures of fish assemblages in *Thalassia testudinum* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. *Marine Biology*. **105**, 163-173.
- Bakus G.J. (1966).** Some relationships of fishes to benthic organisms on coral reefs. *Nature*. **210**, 280-284.
- Bakus G.J. (1967).** The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. *Micronesia*. **3**, 135-149.
- Barlow G.W. (1974).** Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pisces: Acanthuridae). *Journal of Zoological Society of London*. **174**, 105-108.
- Barlow G.W. (1975).** On the sociobiology of four Puerto Rican Parrotfishes (Scaridae). *Marine Biology*. **33**, 281-293.
- Baumgartner F.A., Motti C.A., de Nys R. et Paul N.A. (2009).** Feeding preferences and host associations of specialist marine herbivores align with quantitative variation in seaweed secondary metabolites. *Marine Ecology Progress Series*. **396**, 1-12.
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. et Macleod H. (2004).** Determining trophic niche width : a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. **73**, 1007-1012.
- Beaudoin C.P., Tonn W.M., Prepas E.E. et Wassenaar L.I. (1999).** Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox Lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia*. **120**, 386-396.
- Beer S. et Waisel Y. (1979).** Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. *Aquatic botany*. **7**, 129-138.
- Beer S., Shomer-Ilan A. et Waisel Y. (1980).** Carbon metabolism in seagrasses. II. Patterns of photosynthetic CO₂ incorporation. *Journal of Experimental Botany*. **31**, 1019-1026.
- Beer S., Bjork M., Hellblom F. et Axelsson L. (2002).** Inorganic carbon utilization in marine angiosperm (seagrasses). *Functional Plant Biology*. **29**, 349-354.
- Bellwood D.R. (1988).** Ontogenetic changes in the diet of early post-settlement *Scarus* species (Pisces: Scaridae). *Journal of Fish Biology*. **33 (2)**, 213-219.

- Bellwood D.R. et Choat J.H. (1990).** A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae) : the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*. **28**, 189-214.
- Bellwood D.R., Hoey A.S. et Choat J.H. (2003).** Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*. **6**, 281-285.
- Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C. et Nyström M. (2004).** Confronting the coral reef crisis. *Nature*. **429**, 827-833.
- Bellwood D.R., Hughes T.P. et Hoey A.S. (2006).** Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current Biology*. **16**, 2434-2439.
- Benavides A.G., Cancino J.M. et Ojeda F.P. (1994).** Ontogenetic changes in gut dimensions and macroalgae digestibility in the marine herbivorous fish, *Aplodactylus punctatus*. *Functional Ecology*. **8 (1)**, 46-51.
- Benedict C.R. et Scott J.R. (1976).** Photosynthetic carbon metabolism of a marine grass. *Plant Physiology*. **57**, 876-880.
- Benedict C.R., Wong W.W.L. et Wong J.H.H. (1980).** Fractionation of the stable isotopes of inorganic carbon by seagrasses. *Plant Physiology*. **65 (3)**, 512-517.
- Benstead J.P., March J.G., Fry B., Ewel K.C. et Pringle C.M. (2006).** Testing Isosource: stable isotope analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology*. **87 (2)**, 326-333.
- Benzécri J.P. (1969).** Statistical analysis as a tool to make pattern recognition, Pp 35-74, *In*: Watanabe S. (Eds), Methodologies of pattern recognition. Academic Press, London, 578 pp.
- Bittick S.J., Bilotti N.D., Peterson H.A. et Stewart H.L. (2010).** *Turbinaria ornate* as an herbivory refuge for associate algae. *Marine Biology*. **157**, 317-323.
- Blaber S.J.M. et Blaber T.G. (1980).** Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology*. **17**, 143-162.
- Bleuse N. et Mandar C. (1993).** Le regime pluviométrique de la Guadeloupe. *Météorologie*. **4**, 42-56.
- Bligh E. et Dyer W. (1959).** A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*. **37**, 911-917.

- Bonaldo R.M. et Bellwood D.R. (2008).** Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*. **360**, 237-244.
- Bonaldo R.M., Krajewski J.P., Sazima C. et Sazima I. (2006).** Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology*. **149**, 423-433.
- Bootsma H.A., Hecky R.E., Hesslein R.H. et Turner G.F. (1996).** Partitioning among Lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology*. **77** (4), 1286-1290.
- Bosley K.L. et Wainright S.C. (1999).** Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios ($^{15}\text{N}:$ ^{14}N , $^{13}\text{C}:$ ^{12}C) of two species of marine animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **56**, 2181-2185.
- Bouchon C. (1990).** Les milieux marins côtiers. Pp 8-11, *In*: Bouchon C. (Eds), La Grande Encyclopédie de la Caraïbe. Tome 5 : Le monde Marin. Editions Sanoli, 207 pp.
- Bouchon C. et Bouchon-Navaro Y. (1998).** La Guadeloupe. Pp 107-117, "L'état des récifs coralliens en France Outre mer". Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement et secretariat d'état à l'outre mer (Eds), 136 pp.
- Bouchon C. et Laborel J. (1990).** Les peuplements coralliens du Grand Cul-de-Sac Marin de Guadeloupe (Antilles Françaises). *Annales de l'Institut océanographique*. **66** (1-2), 19-36.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Imbert D. et Louis M. (1991).** Effets de l'ouragan Hugo sur les communautés côtières de Guadeloupe (Antilles françaises). *Annales de l'Institut Océanographiques*. **67** (1), 5-33.
- Bouchon C., Miller A., Bouchon-Navaro Y., Portillo P. et Louis M. (2004).** Status of coral reefs in the French Caribbean islands and other islands of the Eastern Antilles. Pp 493-507, *In*: Wilkinson C. (Eds), Status of coral reefs of the world. Australian Institute of Marine Sciences, Australia, 152 pp.
- Bouchon, C., Portillo, P., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Hoetjes, P., Brathwaite, A., Roach, R., Oxenford, H., O'Farrell, S. et Day, O. (2008a).** Status of the coral reefs of the Lesser Antilles after 2005 coral bleaching event. Pp 85-104, *In*: Wilkinson C. and Souter D. (Eds.), Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Center, Townsville.

- Bouchon, C., Portillo, P., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Hoetjes, P., De Meyer, K., Armstrong, H., Datadin, V., Hardings, S., Mallela, J., Parkinson, R., Van Bochove, J.W., Wynne, S., Macrae, D., Lirman, D., Herlan, J., Baker, A., Collado, L., Nimrod, S., Mitchell, J., Morrall et C., Isaac, C. (2008b).** Status of the coral reefs of the Lesser Antilles in 2008: the French West Indies, the Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua and Barbuda, Grenada, Trinidad and Tobago. Pp 265-280, *In: Wilkinson, C. et al. (Eds.), Status of the coral reefs of the world Vol. 3. Australian Institute of Marine Sciences, Australia, 298 pp.*
- Bouchon C., Portillo P., Louis M., Mazeas F. et Bouchon-Navaro Y. (2008c).** Evolution récente des récifs coralliens des îles de la Guadeloupe et de Saint-Barthélemy. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*. **63**, 45-65.
- Bouchon-Navaro Y. (1983).** Distribution quantitative des principaux poissons herbivores (Acanthuridae et Scaridae) de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *Journal de la Société des Océanistes*. **77**, 43-54.
- Bouchon-Navaro Y. (1997).** Les peuplements ichtyologiques récifaux des Antilles. Distribution spatiale et dynamique temporelle. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 242 pp.
- Bouchon-Navaro Y. et Harmelin-Vivien M.L. (1981).** Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Marine Biology*. **63**, 79-86.
- Bouchon-Navaro Y., Bouchon C. et Louis M. (1992).** L'ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines des Antilles françaises : intérêt de leur protection. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*. **59**, 253-272.
- Bouchon-Navaro Y., Bouchon C. et Louis M. (2004).** L'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines de la baie de Fort-de-France (Martinique, Antilles françaises). *Cybium*. **16 (4)**, 307-330.
- Bouchon-Navaro Y., Bouchon C., Kopp D. et Louis M. (2006).** Weight-length relationship for 50 fish species collected in seagrass beds of the Lesser Antilles. *Journal of Applied Ichthyology*. **22**, 322-324.
- Bouchon-Navaro Y., Dromard C., Kopp D., Cordonnier S. et Bouchon C. (2010).** Long term decline of a keystone fish species (*Stegastes planifrons*) on the coral reefs of Guadeloupe Island (Poster). *Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, San Juan, Puerto Rico.
- Bowen S.H. (1983).** Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Fish Biology*. **9**, 137-144.

- Bowen S.H., Lutz E.V. et Ahlgren M.O. (1995).** Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology*. **76 (3)**, 899-907.
- Bradbury R.H. et Goeden G.B. (1974).** The partitioning of the reef slope environment by resident fishes. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*, The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia. **1**, 167-178.
- Bruggemann J.H., Kuyper M.W.M. et Breeman A.M. (1994a).** Comparative analysis of foraging and habitat use by sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae). *Marine Ecology Progress Series*. **112**, 51-66.
- Bruggemann J.H., van Oppen M.J.H. et Breeman A.M. (1994b).** Foraging by the spotlight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. *Marine Ecology Progress Series*. **106**, 41-55.
- Bruggemann J.H., Begeman J., Bosma E.M., Verburg P. et Breeman A.M. (1994c).** Foraging by the spotlight parrotfish *Sparisoma viride*. II. Intake and assimilation of food, protein and energy. *Marine Ecology Progress Series*. **106**, 57-71.
- Bruggemann J.H., van Kessel A.M., van Rooij J.M. et Breeman A.M. (1996).** Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Marine Ecology Progress Series*. **134**, 59-71.
- Brugneaux S. (2012).** Etude de la population de *Diadema antillarum* Philippi et de son rôle dans la dynamique de dégradation des communautés récifales des Antilles françaises. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 205 pp.
- Burkepile D.E. et Hay M.E. (2006).** Herbivore *versus* nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology*. **87**, 3128-3139.
- Burkepile D.E. et Hay M.E. (2008).** Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. **105**, 16201-16206.
- Burkepile D.E. et Hay M.E. (2011).** Feeding complementarity *versus* redundancy among herbivorous fishes on a Caribbean reef. *Coral Reefs*. **30**, 351-362.

- C -

- Cabana G. et Rasmussen J.B. (1994).** Modelling food chain structure and contamination bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Letters to Nature*. **372**, 255-257.
- Cabana G. et Rasmussen J.B. (1996).** Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **93**, 10844-10847.
- Carabel S., Godínez-Domínguez E., Verísimo P., Fernández L. et Feire J. (2006).** An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **336**, 254-261.
- Carassou L., Kulbicki M., Nicola T.J.R. et Polunin N.V.C. (2008).** Assessment of fish trophic status and relationships by stable isotope data in the coral reef lagoon of New Caledonia, southwest Pacific. *Aquatic Living Resources*. **21**, 1-12.
- Cardoso S.C., Soares M.C., Oxenford H.A. et Côté I.M. (2009).** Interspecific differences in foraging behaviour and functional role of Caribbean parrotfish. *Marine Biodiversity Records*. **2**, 1-6.
- Carpenter R.C. (1986).** Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs*. **56 (4)**, 345-364.
- Carpenter R.C. (1990).** Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology*. **104**, 79-86.
- Carr W.E.S. et Adams C.A. (1973).** Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Transaction of the American Fisheries Society*. **102**, 511-540.
- Castaing P., Weber O. et Assor R. (1984).** Etude courantologique de Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe) en début de saison sèche. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*. **35**, 123-134.
- Caut S., Angulo E. et Courchamp F. (2008).** Discrimination factors ($\Delta N-15$ and $\Delta C-13$) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio. *Functional Ecology*. **22**, 255-263.
- Caut S., Angulo E. et Courchamp F. (2009).** Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}N$ et $\Delta^{13}C$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*. **46**, 443-453.

- Ceccarelli D.M. (2007).** Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. *Coral reefs*. **26**, 853-866.
- Ceccarelli D.M., Jones G.P. et McCook L.J. (2001).** Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. **39**, 355-389.
- Ceccarelli D.M., Jones G.P. et McCook L.J. (2005).** Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs*. **24**, 606-620.
- Chaperon P., L'Hôte Y. et Vuillaume G. (1983).** Les ressources en eau de surface de la Guadeloupe. Cahiers ORSTOM, série Hydrologie. **20 (3-4)**, 149-178.
- Chasar L.C., Chanton J.P., Koenig C.C. et Coleman F.C. (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.
- Chauvaud S. (1997).** Cartographie par télédétection à haute résolution des biocénoses marines côtières de la Guadeloupe et de la Martinique. Estimation de la biomasse et de la production primaire des herbiers à *Thalassia testudinum*. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 265 pp.
- Chauvaud S., Bouchon C. et Manière R. (2001).** Cartographie des biocénoses marines de Guadeloupe à partir de données SPOT (récifs coralliens, Phanérogames marines, mangroves). *Oceanologica Acta*. **24**, 3-16.
- Choat J.H. (1991).** The biology of herbivorous fishes on coral reefs. Pp 120-155, *In*: Sale P.F. (Eds), The ecology of fishes on coral reefs, Academic Press, San Diego, 759 pp.
- Choat J.H. et Clements K.D. (1998).** Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments: a nutritional ecology perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **29**, 375-403.
- Choat J.H., Clements K.D. et Robbins W.D. (2002).** The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. I. Dietary analyses. *Marine Biology*. **140**, 613-623.
- Choat J.H., Robbins W.D. et Clements K.D. (2004).** The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. II. Food proceeding modes and trophodynamics. *Marine Biology*. **145**, 445-454
- Clements K.D., Raubenheimer D. et Choat J.H. (2009).** Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Functional Ecology*. **23**, 79-92.

- Cleveland A. et Montgomery W.L. (2003).** Gut characteristic and assimilation efficiencies in two species of herbivorous damselfishes (Pomacentridae: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*). *Marine Biology*. **142**, 35-44.
- Clifton K.E. (1995).** Asynchronous food availability on neighboring Caribbean coral reefs determines seasonal patterns of growth and reproduction for the herbivorous parrotfish *Scarus iseri*. *Marine Ecology Progress Series*. **116**, 39-46.
- Cline J.D. et Kaplan I.R. (1975).** Isotope fractionation of dissolved nitrate during denitrification in the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Marine Chemistry*. **3**, 271-299.
- Coat S. (2009).** Identification du réseau trophique de rivière et étude de sa contamination par les pesticides organochlorés (Chlordécone et β -HCH) en Guadeloupe. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 209 pp.
- Coat S., Monti D., Bouchon C. et Lepoint G. (2009).** Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*. **54**, 1028-1041.
- Cocheret de la Morinière E., Pollux B.J.A., Nagelkerken I., Hemminga M.A., Huiskes A.H.L. et 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.
- Cole A.J., Pratchett M.S. et Jones G.P. (2008).** Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*. **9 (3)**, 286-307.
- Connolly R.M., Hindell J.S. et Gorman D. (2005).** Seagrass and epilithic algae support nutrition of a fisheries species, *Sillago schomburgkii*, in adjacent intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*. **286**, 69-79.
- Criss R.E. (1999).** Principles of stable isotope distribution. Oxford University Press, New York, 254 pp.
- Crosby, M.P. et Reese E.S. (1996).** A manual for monitoring coral reefs with indicator species: butterflyfishes as indicators of change on Indo Pacific reefs. Office of Ocean and Coastal resource Management, National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring, MD, 45 pp.
- Crossman D.J., Choat J.H., Clements K.D., Hardy T. et McConochie J. (2001).** Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography*. **46 (7)**, 1596-1605.

Crossman D.J., Choat J.H. et Clements K.D. (2005). Nutritional ecology of nominally herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. **296**, 129-142.

Cruz-Rivera E. et Hay M.E. (2000). Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*. **81 (1)**, 201-219.

- D -

David V., Sautour B., Galois R. et Chardy P. (2006). The paradox high zooplankton biomass-low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **333**, 202-218.

Dalsgaard J., John M., Kattner G., Müller-Navarra D. et Hagen W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*. **46**, 225-340.

Dawes C.J. (1986). Seasonal proximate constituents and caloric values in seagrass and algae on the West Coast of Florida. *Journal of Coastal Research*. **2 (1)**, 25-32.

Deagle B.E., Tollit D.J., Jarman S.N., Hindell M.A., Trites A.W. et Gales N.J. (2005). Molecular scatology as a tool to study diet: analysis of prey DNA in scats from captive Steller sea lions. *Molecular Ecology*. **14 (6)**, 1831-1842.

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

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

Done T.J. (1992). Phase-shifts in coral reefs communities and their ecological significance. *Hydrobiology*. **247**, 121-132.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebers P.A. et Smith F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*. **28 (3)**, 350-356.

Duffy J.E. et Paul V.J. (1992). Prey nutritional quality and the effectiveness of chemical defenses against tropical reef fishes. *Oecologia*. **90**, 333-339.

Dufour E. (1999). Implications paleoenvironnementales et paleoalimentaires des abondances isotopiques en carbone et en azote des poissons téléostéens. Thèse de doctorat. Université Paris 6, 198 pp.

Dufour E. et 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.

Durako M.J. (1993). Photosynthetic utilization of $\text{CO}_{2(\text{aq})}$ and HCO_3^- in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). *Marine Biology*. **115**, 373-380.

Durbin E.G. et Durbin A.G. (1981). Assimilation efficiency and nitrogen excretion of a filter-feeding planktivore, the atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). *Fishery Bulletin*. **79 (4)**, 601-616.

- E -

Elliott J.P. et Bellwood D.R. (2003). Alimentary tract morphology and diet in three coral reef fish families. *Journal of Fish Biology*. **63**, 1598-1609.

Elton C.S. (1927). Animal ecology. Sidgwick et Jackson (Eds), London, UK, 296 pp.

Emery A.R. (1973). Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*. **23 (3)**, 649-770.

Erickson A.A., Paul V.J., Van Astyne K.L. et Kwiatkowski L.M. (2006). Palatability of macroalgae that use different type of chemical defences. *Journal of Chemical ecology*. **32**, 1883-1895.

- F -

Fantle M.S., Dittel A.I., Schwalm S.M., Epifanio C.E. et Fogel M.L. (1999). A food web analysis of the juvenile blue crab, *Calinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*. **120**, 416-426.

Feitosa J.L., Concentino A.M., Teixeira S.F. et Ferreira B.P. (2012). Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *Journal of Sea Research*. **70**, 42-49.

Ferreira C.E.L. et Gonçalves J.E.A. (2006). Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*. **69**, 1533-1551.

- Ferreira C.E.L., Eduardo J., Gonçalves A., Coutinho R. et Peret A.C. (1998).** Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **229**, 241-264.
- Feuchtmayr H. et Grey J. (2003).** Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determinations from zooplankton. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. **17**, 2605-2610.
- Fishelson L. (1973).** Ecology of coral reefs in the Gulf of Aqaba (Red Sea) influenced by pollution. *Oecologia*. **12 (1)**, 55-67.
- Floeter S.R., Behrens M.D., Ferreira C.E.L., Paddock M.J. et Horn M.H. (2005).** Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology*. **147**, 1435-1447.
- Foster S.A. (1985).** Size-dependent territory defense by a damselfish. A determinant of resource use by group-foraging surgeonfishes. *Oecologia*. **67 (4)**, 499-505.
- Francini-Filho R.B., Moura R.L., Ferreira C.M. et Coni E.O.C. (2008).** Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with comments on the classification of species into functional groups. *Neotropical Ichthyology*. **6 (2)**, 191-200.
- Francini-Filho R.B., Ferreira C.M., Coni E.O.C., De Moura R.L. et Kaufman L. (2010).** Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **90**, 481-492.
- Frédérich B., Fabri G., Lepoint G., Vandewadde P. et Parmentier E. (2009).** Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research*. **56**, 10-17.
- Froese R. et Pauly D. (2011).** Fishbase. (www.fishbase.org, Dernière date d'accès : août 2012)
- Fourqurean J.W., Moore T.O., Fry B. et Hollibaugh J.T. (1997).** Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series*. **157**, 147-157.
- Fry B. et Scherr E.B. (1984).** $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow on marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*. **27**, 13-47.

Frydl P. (1979). The effect of parrotfish (Scaridae) on coral in Barbados, W.I. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. **64 (6)**, 737-748.

Frydl P. et Stearn C.W. (1978). Rate of bioerosion by parrotfish in Barbados reef environments. *Journal of Sedimentary Petrology*. **48 (4)**, 1149-1158.

- G -

Gaines S.D. et Lubchenco J. (1982). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13**, 111-138.

Gannes L.Z., Martínez del Rio C. et Koch P. (1998). Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology*. **119 (3)**, 725-737.

Gannon J.E. (1976). The effects of differential digestion rates on zooplankton by Alewife, *Alosa pseudoharengus* on determinations of selective feeding. *Transactions of the American Fisheries Society*. **105**, 89-95.

Gardner T.A., Cote I.M., Gill J.A., Grant A. et Watkinson A.R. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*. **301**, 958-960.

Ghashghaie J., Tcherkez G., Cornic G. et Deleens E. (2001). Utilisation de la spectrométrie de masse isotopique en physiologie végétale. Pp 97-105, *In: Barbier-Brygoo H., Joyard J., Morot-Gaudry J.F. et Gaymard F. (Eds), Génomique fonctionnelle chez les végétaux : du gene à la fonction.* Paris : INRA-CNRS.

Goecker M.E., Heck K.L. et Valentine J.F. (2005). Effects of nitrogen concentrations in turtlegrass *Thalassia testudinum* on consumption by the bucktooth parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Ecology Progress Series*. **286**, 239-248.

González-Solis J., Oro D., Jover L., Ruiz X. et Pedrocchi V. (1997). Trophic niche width and overlap of two sympatric gulls in the southwestern Mediterranean. *Oecologia*. **112 (1)**, 75-80.

Gu B., Schelske C.L. et Brenner M. (1996). Relationship between sediment and plankton isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and primary production in Florida lakes. *Journal Canadien des Sciences Halieutiques et Aquatiques*. **53 (4)**, 875-883.

Guelinckz J., Dehairs F. et Ollevier F. (2008). Effect of digestion on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of fish-gut contents. *Journal of Fish Biology*. **72**, 301-309.

Gutiérrez L. (1998). Habitat selection by recruits establishes local patterns of adult distribution in two species of damselfishes: *Stegastes dorsopunicans* and *Stegastes planifrons*. *Oecologia*. **115**, 268-277.

- H -

Harmelin-Vivien M.L. (1983). Étude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines en milieu tropical et tempéré. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*. **38**, 179-210.

Harmelin-Vivien M.L. (2002). Energetics and fish diversity on coral reefs. Pp 265-274, *In* : Sale P.F. (Eds), *Coral reef fishes : dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, 549 pp.

Harmelin-Vivien M., Loizeau V., Mellon C., Beker B., Arlhac D., Bodiguel X., Ferraton F., Hermand R., Philippon X. et 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.

Harrington L., Fabricius K., De'Ath G. et Negri A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival corals. *Ecology*. **85**, 3428-3437.

Hata H. et Umezawa Y. (2011). Food habits of the farmer damselfish *Stegastes nigricans* inferred by stomach content, stable isotope, and fatty acid composition analyses. *Ecological research*. **26 (4)**, 809-818.

Hata H., Watanabe K. et Kato M. (2010). Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific. *Evolutionary Biology*. **10**, 185.

Hatcher B.G. (1981). The interaction between grazing organisms and the epilithic algal community of a coral reef: a quantitative assessment. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, Marine Science Center, Manila, Philippines. **2**, 515-524.

Hatcher B.G. (1983). Grazing in coral reef ecosystems. Pp 164-179, *In*: Barnes D.J. (Eds), *Perspectives on coral reefs*, Manuka, Australia, 288 pp.

Hay M.E. (1981a). Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. *Aquatic Botany*. **11**, 97-109.

Hay M.E. (1981b). Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *The American Naturalist*. **118 (4)**, 520-540.

- Hay M.E. (1981c).** The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*. **62 (3)**, 739-750.
- Hay M.E. (1984).** Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology*. **65**, 446-454.
- Hay M.E. (1991).** Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. Pp 96-119, *In: sale P.F. (Eds), The ecology of fishes on coral reefs*, Academic Press, San Diego, 754 pp.
- Hay M.E. (1992).** The role of seaweed chemical defenses in the evolution of feeding specialization and in the mediation of complex interactions. Pp 93-118, *In: Paul V.J. (Eds), Ecological roles of marine natural products*, Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, 245 pp.
- Hay M.E. (1997).** The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral Reefs*. **16**, Suppl S67-S76.
- Hay M.E. et Fenical W. (1988).** Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **19**, 111-145.
- Hay M.E. et Taylor P.R. (1985).** Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia*. **65**, 591-598.
- Hay M.E., Kappel Q.E. et Fenical W. (1994).** Synergisms in plant defences against herbivores: interactions of chemistry, calcification and plant quality. *Ecology*. **75 (6)**, 1714-1726.
- Heck K.L. et Valentine J.F. (2006).** Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **330**, 420-436.
- Heck K.L., Hays G. et Orth R.J. (2003).** Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*. **253**, 123-136.
- Hecky R.E. et Hesslein R.H. (1995).** Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*. **14 (4)**, 631-653.
- Hemminga M.A. et Mateo M.A. (1996).** Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*. **140**, 285-298.
- Hesslein R.H.K., Hallard K.A. et Ramlal P. (1993).** Replacement of sulphur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus*

- nasus*) in response to a change in diet traced by ^{34}S , ^{13}C , and ^{15}N . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **50**, 2071-2076.
- Hiatt R.W. et Strasburg D.W. (1960)**. Ecological relationship of the fish fauna on coral reefs of the Marshall islands. *Ecological Monographs*. **30 (1)**, 65-127.
- Hinds P.A. et Ballantine D.L. (1987)**. Effects of the Caribbean threespot damselfish, *Stegastes planifrons* (Cuvier), on algal lawn composition. *Aquatic Botany*. **27**, 299-308.
- Ho C-T., Fu Y-C., Sun C-L., Kao S-J. et Jan R-Q. (2009)**. Plasticity of feeding habits of two *Plectroglyphidodon* damselfishes on coral reefs in southern Taiwan: evidence from stomach content and stable isotope analyses. *Zoological Studies*. **48 (5)**, 649-656.
- Hobson K.A. et Clark R.G. (1992)**. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor*. **94**, 181-188.
- Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N., Holst M., Gagnon J-M. et Fortier M. (2002)**. A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography*. **49**, 22-23.
- Hoey A.S. et Bellwood D.R. (2009)**. Limited functional redundancy in a high diversity system: single species dominates key ecological process on coral reefs. *Ecosystems*. **12**, 1316-1328.
- Hoey A.S. et Bellwood D.R. (2010)**. Damselfish territories as a refuge for macroalgae on coral reefs. *Coral Reefs*. **29**, 107-118.
- Hoepffner M., Morell M. et Rossignol D. (1985)**. Variabilité des pluies en milieu insulaire à relief contrasté : le cas de la Guadeloupe. Pp 105-109, In: Tourre Y.M. (Eds), Climat et développement, Séminaire ORSTOM, Bondy, France.
- Horn M.H. (1989)**. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. **27**, 167-272.
- Horn M.H. et Messer K.S. (1992)**. Fish guts as chemical reactors: a model of the alimentary canals of marine herbivorous fishes. *Marine Biology*. **113**, 527-535.
- Hotelling H. (1933)**. Analysis of a complex statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*. **24 (6)**, 417-441.

- Hughes T.P. (1994).** Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of Caribbean coral reefs. *Science*. **265**, 1547-1551.
- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connolly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Guldberg O., Jackson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Nyström M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B. et Roughgarden J. (2003).** Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*. **301**, 929-933.
- Humann P. et Deloach N. (2003).** Reef coral identification: Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publication, Jacksonville, Florida, USA, 487 pp.
- Hutchinson G.E. (1957).** Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*. **22**, 145-477.
- Hutchinson G.E. (1978).** An introduction to population ecology. Yale University Press (Eds), New Haven, 260 pp.
- Humm H.J. (1964).** Epiphytes of the sea grass, *Thalassia testudinum*, in Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*. **14 (2)**, 306-341.
- Hunte W. et Wittenberg M. (1992).** Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. *Marine Biology*. **114**, 625-631.
- Hynes H.B.N. (1950).** The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*. **19**, 36-58.
- Hyslop E.J. (1980).** Stomach contents analysis : a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. **17**, 411-429.
- J -
- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R. et Beyer K. (2005).** Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series*. **287**, 251-253.
- Jan R.G., Ho C.T. et Shiah F.K. (2003).** Determinants of territory size of the dusky Gregory. *Journal of Fish Biology*. **63**, 1589-1597.
- Jardine T.D., McGeachy S.A., Paton C.M., Savoie M. et Cunjak R.A. (2003).** Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis and interpretation. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences N° 2656, 39 pp.
- Jackson J.B.C. (1997).** Reefs since Columbus. *Coral Reefs*. **16**, S23-S32.

- Jackson J.B.C., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R.G., Erlandson J., Estes J.A., Hughes T.P., Kidwell S.M., Lange C.B., Lenihan H.S., Pandolfi J.M., Petreson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J. et Warner R.R. (2001).** Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*. **293**, 629-638.
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. et Bearhop S. (2011).** Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Applied Ecology*. **80**, 595-602.
- Jennings S., Reñones O., Morales-Nin B., Polunin N.V.C, Moranta J. et Coll J. (1997).** Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series*. **146**, 109-116.
- Johnston J.S., Raubenheimer D., Bury S.J. et Clements K.D. (2012).** Effect of ingestion on the stable isotope signatures of marine herbivorous fish diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **438**, 137-143.
- Jones R.S. (1968).** Ecological relationships in Hawaiian and Johnston Island Acanthuridae (surgeonfishes). *Micronesia*. **4**, 309-361.
- Jones R.S. (1968).** A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesia*. **4 (2)**, 369-371.
- Jones R.S. et Chase J.A. (1975).** Community structure and distribution of fishes in an enclosed high island lagoon in Guam. *Micronesia*. **11**, 127-148.
- Jones G.P., Santana L., McCook L. et McCormick M.I. (2006).** Resource use and impact of three herbivorous damselfishes on coral reef communities. *Marine Ecology Progress Series*. **328**, 215-224.

- K -

- Kaehler S. et Pakhomov E.A. (2001).** Effects of storage and preservation on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures of selected marine organisms. *Marine Ecology Progress Series*. **219**, 299-304.
- Kappor B.C., Smith H. et Verighina I.A. (1975).** The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances in Marine Biology*. **13**, 109-239.
- Kieckbush D.K., Koch M.S., Serafy J.E. et Anderson W.T. (2004).** Trophic linkages among primary producers and consumers in fringing mangroves of subtropical lagoons. *Bulletin of Marine Science*. **74 (2)**, 271-285.

- Klumpp D.W., McKinnon A.D. et Mundy C.N. (1988).** Motile cryptofauna of a coral reef: abundance, distribution and trophic potential. *Marine Ecology Progress Series*. **45**, 95-108.
- Koch P.L. et Phillips D.L. (2002).** Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Robbins, Hilderbrand and Farley (2002). *Oecologia*. **133**, 14-18.
- Kopp D. (2007).** Les poissons herbivores dans l'écosystème récifal des Antilles. Thèse de doctorat, Université des Antilles et de la Guyane, 198 pp.
- Kopp D., Bouchon-Navaro Y., Cordonnier S., Haouisée A., Louis M. et Bouchon C. (2010a).** Evaluation of algal regulation by herbivorous fishes on Caribbean coral reefs. *Helgoland Marine Research*. **64**, 181-190.
- Kopp D., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Mouillot D. et Bouchon C. (2010b).** Herbivorous fishes and the potential of Caribbean marine reserves to preserve coral reef ecosystems. *Aquatic Conservation*. **20 (5)**, 516-524.
- Kramer P.A. (2003).** Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: results of the AGGRA program (1997-2000). *Atoll Research Bulletin*. **496**, 1-58.
- Krogdahl A., Hemre G.I. et Mommsen T.P. (2005).** Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. *Aquaculture Nutrition*. **11 (2)**, 103-122.
- Kroopnick P.M. (1985).** The distribution of ^{13}C of ΣCO_2 in the world oceans. *Deep Sea Research*. **32 (1)**, 57-84.
- Kübler J.E. et Raven J.A. (1994).** Consequences of light limitation for carbon acquisition in three rhodophytes. *Marine Ecology Progress Series*. **110**, 203-209.
- Kuffner I.B., Walters L.J., Beccero M.A., Paul V.J., Ritson-Williams R. et Beach K.S. (2006).** Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*. **323**, 107-117.

- L -

- Lamb K., Swart P.K. et Atlabet M.A. (2012).** Nitrogen and carbon isotopic systematics of the Florida reef tract. *Bulletin of Marine Science*. **88 (1)**, 1-28.

- Lapointe B.E. (1989).** Macroalgal production and nutrient relations in oligotrophic areas of Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*. **44**, 312-323.
- Lapointe B.E., Barile P.J. et Matzie W.R. (2004).** Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of the local versus regional nitrogen sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **308**, 23-58.
- Lapointe B.E., Barile P.J., Littler M.M. et Littler D.S. (2005).** Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs. II. Cross-shelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae*. **4**, 1106-1122.
- Lasserre G. (1961).** La Guadeloupe; étude géographique. Union Française d'Impression (Eds), Bordeaux, 1135 pp.
- Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G. et Post D.M. (2007).** Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*. **88** (1), 42-48.
- Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D.M. et Bearhop S. (2011).** Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*. **87**, 545-562.
- Lawson G.L., Kramer D.L. et Hunte W. (1999).** Size-related habitat use and schooling behaviour in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies. *Environmental Biology of Fishes*. **54**, 19-33.
- Ledlie M.H., Graham N.A.J., Bythell J.C., Wilson S.K., Jennings S., Polunin N.V.C. et Hardcastle J. (2007).** Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*. **26**, 641-653.
- Legendre P. et Legendre L. (2012).** Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, 1006 pp.
- Lepoint G., Dauby P. et Gobert S. (2004).** Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*. **49**, 887-891.
- Lessios H.A., Cubit J.D., Robertson D.R., Shulman M.J., Parker M.R., Garrity S.D. et Levings S.C. (1984).** Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. *Coral Reefs*. **3**, 173-182.
- Lessios H.A. (2005).** *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs*. **24**, 125-127.

- Letourneur Y. (2000).** Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). *Environmental Biology of Fishes*. **57**, 377-391.
- Letourneur Y., Galzin R. et 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.
- Lewis S.M. (1985).** Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia*. **65**, 370-375.
- Lewis S.M. (1986).** The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*. **56 (3)**, 183-200.
- Lewis S.M. et Wainwright P.C. (1985).** Herbivore abundance and grazing intensity on a Caribbean coral reef. *Journal of Experimental Biology and Ecology*. **87**, 215-228.
- Littler M.M. et Littler D.S. (1980).** The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *The American Naturalist*. **116 (1)**, 25-44.
- Littler M.M. et Littler D.S. (1984).** Relationship between macroalgae functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **74**, 13-34.
- Littler D.S. et Littler M.M. (2000).** Caribbean reef plants. Offshore Graphics, Washington, DC, 542 pp.
- Littler M.M., Littler D.S. et Taylor P.R. (1983a).** Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology*. **19**, 229-237.
- Littler M.M., Taylor P.R. et Littler D.S. (1983b).** Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral Reefs*. **2**, 111-118.
- Lobel P.S. (1980).** Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bulletin of Marine Science*. **30**, 273-289.
- Lobel P.S. (1981).** Trophic biology of herbivorous reef fishes: alimentary pH and digestive capabilities. *Journal of Fish Biology*. **19**, 365-397.
- Lobel P.S. et Ogden J.C. (1981).** Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology*. **64**, 173-183.

- Lorrain A., Savoye N., Chauvaud L., Paulet Y-M et Nault N. (2003).** Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta*. **491**, 125-133.
- Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L. et Randall R.J. (1951).** Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*. **193**, 265-275.
- Luckhurst B.E. et Luckhurst K. (1978).** Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*. **49**, 317-323.
- Lukoschek V. et McCormick M.I. (2000).** A review of multi-species foraging associations in fishes and their ecological significance. *Proceedings of the ninth International Coral Reef Symposium*, Bali, Indonesia.
- Lynch-Stieglitz J., Stocker T.F., Broecker W.S. et Fairbanks R.G. (1995).** The influence of air-sea exchange on the isotopic composition of oceanic carbon: observations and modelling. *Global Biogeochemical Cycles*. **9 (4)**, 653-665.
- M -
- Maberly S.C., Raven J.A. et Johnston A.M. (1992).** Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia*. **91**, 481-492.
- Magurran A.E. et Pitcher T.J. (1983).** Foraging, timidity and shoal size in minnows and godfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **12**, 147-152.
- Mantyka C.S. et Bellwood D.R. (2007).** Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs*. **26**, 435-442.
- Marguillier D., van der Velde G., Dehairs F., Hemminga M.A. et Rajagopal S. (1997).** Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology Progress Series*. **151**, 115-121.
- Mariotti A., Lancelot C. et Billen G. (1984).** Natural isotopes composition of nitrogen as tracer of origin for suspended organic matter in the Scheldt estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. **48**, 549-555.
- Martin G.D., Wilkinson B.H. et Lohmann K.C. (1986).** The role of skeletal porosity in aragonite neomorphism – *Strombus* and *Montastrea* from the Pleistocene Key Largo Limestone, Florida. *Journal of Sedimentary Petrology*. **56**, 194-203.

- Martineau C., Vincent W.F., Frenette J-J. et Dodson J.J. (2004).** Primary consumers and particulate organic matter: isotopic evidence of strong selectivity in the estuarine transition zone. *Limnology and Oceanography*. **49 (5)**, 1679-1686.
- Mattson W.J. (1980).** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **11**, 119-161.
- Mayzaud P. et Martin J.L.M. (1975).** Some aspect of the biochemical and mineral composition of marine plankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **17**, 297-310.
- McAfee S.T. et Morgan S.G. (1996).** Resource use by five sympatric parrotfishes in the San Blas Archipelago, Panama. *Marine Biology*. **125**, 427-437.
- McClelland J.W., Valiela I. et Michener R.H. (1997).** Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: a record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnology and Oceanography*. **42 (5)**, 930-937.
- McCook L.J., Jompa J. et Diaz-Pulido G. (2001).** Competition between corals and algae on coral reefs : a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. **19**, 400-417.
- McIntyre P.B. et Flecker A.S. (2006).** Rapid turnover of tissue nitrogen of primary consumers in tropical freshwaters. *Oecologia*. **148**, 12-21.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C. et McGrath C.C. (2003).** Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *Oikos*. **102**, 378-390.
- McManus J.W. et Polsenberg J.F. (2004).** Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*. **60**, 263-279.
- McMillan C. (1984).** The condensed tannins (proanthocyanidins) in seagrass. *Aquatic Botany*. **20**, 351-357.
- McMillan C. et Smith B.N. (1982).** Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values for seagrasses in experimental cultures and in natural habitats. *Aquatic Botany*. **14**, 381-387.
- McMillan C., Zapata O. et Escobar L. (1980).** Sulphated phenolic compounds in seagrass. *Aquatic Botany*. **8**, 267-278.
- Meekan M.G. et Choat J.H. (1997).** Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes : a comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology*. **128**, 373-383.

- Meyer K.D. et Paul V.J. (1992).** Intraplant variation in secondary metabolite concentration in three species of *Caulerpa* (Chlorophyta: Caulerpales) and its effects on herbivorous fishes. *Marine ecology Progress Series*. **82**, 249-257.
- Micheli F. et Halpern B.S. (2005).** Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*. **8**, 391-400.
- Michener R.H. et Schell D.M. (1994).** Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. Pp 138-157, *In*: Lajtha K. et Michener R.H. (Eds), *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 566 pp.
- Mill A.C., Pinnegar J.K. et Polunin N.V.C. (2007).** Explaining isotope trophic-step fractionation: why herbivorous fish are different. *Functional Ecology*. **21**, 1137-1145.
- Miller M.W. et Hay M.E. (1998).** Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*. **113**, 231-238.
- Minagawa M. et Wada E. (1984).** Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. **48**, 1135-1140.
- Moncreiff C.A. et Sullivan M.J. (2001).** Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*. **215**, 93-106.
- Moncreiff C.A., Sullivan M.J. et Daehnick A.E. (1992).** Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi Sound: the contribution of seagrass, epiphytic algae, sand microfauna, and phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*. **87**, 161-171.
- Montgomery W.L. et Gerking S.D. (1980).** Marine macroalgae as food for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes*. **5 (2)**, 143-153.
- Mook W.G., Bommerson J.C. et Staverman W.H. (1974).** Carbon isotope fractionation between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth and Planetary Science Letters*. **22**, 169-176.
- Moran D. et Clements K.D. (2002).** Diet and endogenous carbohydrases in the temperate marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus*. *Journal of Fish Biology*. **60**, 1190-1203.

- Moran D., Turner S.J. et Clements K.D. (2005).** Ontogenetic development of the gastrointestinal microbiota in the marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus*. *Microbial Ecology*. **49**, 590-597.
- Morrison D. (1988).** Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*. **69**, 1367-1382.
- Morse D.H. (1977).** Feeding behaviour and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*. **27 (5)**, 332-339.
- Mountfort D.O., Campbell J. et Clements K.D. (2002).** Hindgut fermentation in three species of marine herbivorous fish. *Applied and Environmental Microbiology*. **68**, 1374-1380.
- Mumby P.J. (2006).** The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecological Applications*. **16 (2)**, 747-769.
- Mumby P.J. (2009).** Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*. **28**, 683-690.
- Mumby P.J., Dahlgren C.P., Harborne A.R., Kappel C.V., Micheli F., Brumbaugh D.R., Holmes K.E., Mendes J.M., Broad K., Sanchirico J.N., Buch K., Box S., Stoffe R.W. et Gill A.B. (2006).** Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*. **331**, 98-101.
- Munoz R.C. et Motta P.J. (2000).** Interspecific aggression between two parrotfishes (*Sparisoma*, Scaridae) in the Florida Keys. *Copeia*. **3**, 674-683.
- Muscatine L. et Kaplan I.R. (1994).** Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. II. $\delta^{15}\text{N}$ of zooxanthellae and animal tissue versus depth. *Pacific Science*. **48 (3)**, 304-312.
- Myrberg A.A. et Thresher R.E. (1974).** Interspecific aggression and its relevant to the concept of territoriality in reef fishes. *American Zoologist*. **14 (1)**, 81-96.

- N -

- Nagelkerken I., van der Velde G., Gorissen M.W., Meijer G.J., van't Hof et den Hartog C. (2000).** Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using visual census technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **51**, 31-44.
- Nagelkerken I., Roberts C.M., van der Velde G., Dorenbosch M., van Riel M.C., Cocheret de la Morinière E. et Nienhuis P.H. (2002).** How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The

- nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series*. **244**, 299-305.
- Nagelkerken I. et van der Velde (2004a)**. Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*. **274**, 143-151.
- Nagelkerken I. et van der Velde (2004b)**. Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. *Marine Ecology Progress Series*. **274**, 153-159.
- Nagelkerken I., van der Velde G., Verberk W.C.E.P. et Dorenbosch M. (2006)**. Segregation along multiple resource axes in a tropical seagrass fish community. *Marine Ecology Progress Series*. **308**, 79-89.
- Nagelkerken I., van der Velde G., Wartenbergh S.L.J., Nugues M.M. et Pratchett M.S. (2007)**. Cryptic dietary components reduce dietary overlap among sympatric butterflyfishes (Chaetodontidae). *Journal of Fish Biology*. **75**, 1123-1143.
- Nahon S., Richoux N., Kolasinski J., Desmalades M., Berteaux Lecellier V. et Planes S. (2012)**. Evaluation of autotrophy versus heterotrophy in symbiotic scleractinian corals: a stable isotope study in French Polynesia Islands (Poster). *Proceedings of the sixth International conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies*, Brest, France.
- Neighbors M.A. et Horn M.H. (1991)**. Nutritional quality of macrophytes eaten and not eaten by two temperate-zone herbivorous fishes: a multivariate comparison. *Marine Biology*. **108**, 471-476.
- Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S. et Phillips D.L. (2007)**. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **5 (8)**, 429-436.
- Nier A.O. (1951)**. The atomic masses of H¹, C¹², and S³². *Physical Review Letters*. **81**, 624-624.
- Norman M.D. et Jones G.P. (1984)**. Determinants of territory size in the Pomacentrid reef fish, *Parma victoria*. *Oecologia*. **61(1)**, 60-69.
- O -
- Odum E.P. et Kuenzler E.J. (1955)**. Measurement of territory and home range size in birds. *The Auk*. **72 (2)**, 128-137.

- Ogden J.C. et Lobel P.S. (1978).** The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes*. **3 (1)**, 49-63.
- Olive P.J.W., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C, Richards G. et Welch R. (2003).** Isotope trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *Journal of Animal Ecology*. **72(4)**, 608-617.
- Osório R., Rosa I.L. et Cabral H. (2006).** Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*. **69**, 233-242.
- Ostrom P.H. et Fry B. (1993).** Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. Pp 785-798, *In: Engel M.H. et Mako S.A. (Eds), Organic geochemistry, Plenum Press, New York, 861 pp.*
- Overholtzer K.L. et Motta P.J. (1999).** Comparative resource use by juvenile parrotfishes in the Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series*. **177**, 177-187.
- Overholtzer K.L. et Motta P.J. (2000).** Effects of mixed-species foraging groups on the feeding and aggression of juvenile parrotfishes. *Environmental Biology of Fishes*. **58**, 345-354.
- Overman N.C. et Parrish D.L. (2001).** Stable isotope composition of walleye: ¹⁵N accumulation with age and area-specific differences in ¹³C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **58**, 1253-1260.

- P -

- Paddack M.J., Cowen R.K. et Sponaugle S. (2006).** Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral reefs*. **25**, 461-472.
- Pagney P. (1966).** Le climat des Antilles. Thèse de doctorat. Université de Paris. Institut des Hautes Etudes de l'Amérique latine. 377 pp.
- Padilla D.K. (1989).** Algal structure defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. *Ecology*. **70 (4)**, 835-842.
- Pandoli J.M., Bradbury R.H., Sala R., Hughes T.P., Bjorndal A., Cooke R.G., McArdle D., McClenachan L., Newman M.J.H., Paredes G., Warner R.R. et Jackson J.B.C. (2003).** Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*. **301**, 955-958.
- Parrish J.D. (1989).** Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series*. **58**, 143-160.

- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. et Jackson A.L. (2010).** Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*. **5 (3)**, e9672.
- Paul V.J. (1987).** Feeding deterrent effects of algal natural products. *Bulletin of Marine Science*. **41**, 143-153.
- Paul V.J., Sun H.H. et Fenical W. (1982).** Udoteal, a linear diterpenoid feeding deterrent from the tropical green alga *Udotea flabellum*. *Phytochemistry*. **21 (2)**, 468-469.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. et Torres F. (1998).** Fishing down marine food webs. *Science*. **279**, 860-863.
- Perga M-E. et Grey J. (2010).** Laboratory measures of isotope discrimination factors: comments on Caut, Angulo and Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology*. **47**, 942-947.
- Peterson B.J. et Fry B. (1987).** Stable isotopes in ecosystems studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **18**, 293-320.
- Phillips D.L. (2001).** Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*. **127**, 171-179.
- Phillips D.L. et Koch P.L. (2002).** Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*. **130**, 114-125.
- Phillips D.L. et Gregg J.W. (2003).** Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. **136 (2)**, 261-269.
- Phillips D.L., Newsome S.D. et Gregg J.W. (2005).** Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*. **144**, 520-527.
- Philippeau G. (1992).** Comment interpreter les résultats d'une analyse en composantes principales ? *Collection Stat-Institut Technique des Céréales et des Fourrages*, Paris, 63 pp.
- Pinnegar J.K. et Polunin N.V.C (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 (2)**, 225-231.
- Pinnegar J.K. et Polunin N.V.C. (2000).** Contribution of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia*. **122 (3)**, 399-409.
- Pitcher T.J., Magurran A.E. et Winfield I.J. (1982).** Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **10 (2)**, 149-151.

- Pollard D.A. (1984).** A review of ecological studies on seagrass-fish communities, with particular reference to recent studies in Australia. *Aquatic Botany*. **18**, 3-42.
- Polunin N.V.C. et Klumpp D.W. (1989).** Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of the Coral Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **126**, 1-20.
- Polunin N.V.C. et Robert C.M. (1993).** Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series*. **109**, 167-176.
- Polunin N.V.C., Harmelin-Vivien M. et Galzin R. (1995).** Contrasts in algal food processing among five herbivorous coral-reef fishes. *Journal of Fish Biology*. **47**, 455-465.
- Ponsard S. et Averbuch P. (1999).** Should growing and adult animals fed on the same diet show different $\delta^{15}\text{N}$ values? *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. **13**, 1305-1310.
- Post D.M. (2002).** Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. **83**, 703-718.
- Pratchett M.S., Gust N., Goby G. et Klanten S.O. (2001).** Consumption of coral propagules represents a significant trophic link between corals and reef fish. *Coral Reefs*. **20**, 13-17.
- Prins H.B.A. et Elzenga J.T.M. (1989).** Bicarbonate utilization: function and mechanism. *Aquatic Botany*. **34**, 59-83.
- Purcell S.W. et Bellwood D.R. (1993).** A functional analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofuscus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae). *Environmental Biology of Fishes*. **37**, 139-159.

- R -

- Randall J.E. (1963).** An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science*. **3 (1)**, 31-47.
- Randall J.E. (1965).** Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. *Ecology*. **46 (3)**, 255-260.
- Randall J.E. (1967).** Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*. **5**, 665-847.

- Rao C.R. (1964).** The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya*. **26**, 329-358.
- Rau G.H., Mearns A.J., Young D.R., Olson R.J., Schafer H.A. et Kaplan I.R. (1983).** Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*. **64**, 1314-1318.
- Raven J.A., Johnston A.M., Kübler J.E., Korb R., McInroy S.G., Handley L.L., Scrimgeour C.M., Walker D.I., Beardall J., Vanderklift M., Fredriksen S. et Dunton K.H. (2002).** Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology*. **29**, 355-378.
- Reinthal P.N. et Lewis S.M. (1986).** Social behaviour, foraging efficiency and habitat utilization in a group of tropical herbivorous fish. *Animal Behaviour*. **34**, 1687-1693.
- Reinthal P.N. et Macintyre I.G. (1994).** Spatial and temporal variations in grazing pressure by herbivorous fishes: Tobacco Reef, Belize. *Atoll Research Bulletin*. **425**, 1-14.
- Ricklefs R.E. et Miller G.L. (2005).** Ecology. Paris, Louvain-la-Neuve, Belgique, De Boeck Université, 858 pp.
- Risk M.J. (1972).** Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*. **153**, 1-6.
- Robertson D.R. (1982).** Fish feces as fish food on a Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series*. **7**, 253-265.
- Robertson D.R. (1984).** Cohabitation of competing territorial damselfishes on a Caribbean coral reef. *Ecological Society of America*. **65**, 1121-1135.
- Robertson D.R. (1991).** Increases in surgeonfish populations after mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* in Panama indicate food limitation. *Marine Biology*. **111**, 437-444.
- Robertson D.R. et Gaines S.D. (1986).** Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. *Ecology*. **67** (5), 1372-1383.
- Robertson D.R., Sweatman H.P.A., Fletcher E.A. et Cleland M.G. (1976).** Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*. **57**, 1208-1220.
- Roff G., Ledlie M.H., Ortiz J.C. et Mumby P.J. (2011).** Spatial patterns of parrotfish corallivory in the Caribbean: the importance of coral taxa, density and size. *PLoS ONE*. **6** (12), e29133.

- Rotjan R.D. et Lewis S.M. (2005).** Selective predation by parrotfishes on the reef coral *Porites astreoides*. *Marine Ecology Progress Series*. **305**, 193-201.
- Rotjan R.D. et Lewis S.M. (2006).** Parrotfish abundance and selective corallivory on a Belizean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **335**, 292-301.
- Rotjan R.D. et Lewis S.M. (2008).** Impact of coral predators on tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*. **367**, 73-91.
- Rounick J.S. et Winterbourn M.J. (1986).** Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience*. **36 (3)**, 171-177.
- Roux M. (1985).** Algorithmes de classification. Masson (Eds), Paris, 151 pp.
- Russ G.R. et St John J. (1988).** Diets, growth rates and secondary production of herbivorous coral reef fishes. *Proceedings of the sixth International Coral Reef Symposium*, Australia. **2**, 37-43.

- S -

- Sammarco P.W. (1983).** Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal Community structure. *Marine Ecology Progress Series*. **13**, 1-14.
- Sand-Jensen K. et Gordon D.M. (1986).** Variable HCO₃⁻ affinity of *Elodea canadiensis* Michaux in response to different HCO₃⁻ and CO₂ concentrations during growth. *Oecologia*. **70**, 426-432.
- Schoener T.W. (1974).** Resource partitioning in ecological communities. *Science*. **185**, 27-39.
- Schmitt T.M., Hay M.E. et Linquist N. (1995).** Constraints on chemically mediated coevolution: multiple functions for seaweed secondary metabolites. *Ecology*. **76 (1)**, 107-123.
- Shulman M.J. (1985).** Recruitment of coral reef fishes: effects of distribution of predators and shelter. *Ecology*. **66 (3)**, 1056-1066.
- Smith R.L. et Paulson A.C. (1974).** Food transit times and gut pH in two Pacific parrotfishes. *Copeia*. **3**, 796-799.
- Smith R.L. et Paulson A.C. (1975).** Carbonic anhydrase in some coral-reef fishes – Adaptation to carbonate ingestion. *Comparative Biochemistry and Physiology*. **50**, 131-134.

- Steneck R.W. (1988).** Herbivory on coral reefs: a synthesis. *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium, Contributed Papers*, Townsville, Australia. **1**, 37-49.
- Steneck R.W. et Watling L. (1982).** Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a function group approach. *Marine Biology*. **68**, 299-319.
- Steneck R.W. et Dethier M.N. (1994).** A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*. **69 (3)**, 476-498.
- Sterner R.W. et Hessen D.O. (1994).** Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **25**, 1-29.
- Stumm W. et Morgan J.J. (1996).** Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters. Editions Wiley-Interscience, New York, 1022 pp.
- Sweeting C.J., Barry J., Barnes C., Polunin N.V.C et Jennings S. (2007a)** Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **340**, 1-10.
- Sweeting C.J., Barry J.T., Polunin N.V.C. et Jennings S. (2007b).** Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{13}\text{C}$ fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **352**, 165-176.
- T -
- Targett N.M. et Arnold T.M. (1998).** Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans. *Journal of phycology*. **34**, 195-205.
- Targett N.M. et Arnold T.M. (2001).** Effects of secondary metabolites on digestion in marine herbivores. Pp 391-411, *In: McClintock J.B. et Baker B.J. (Eds), Marine chemical ecology*, CRC Press, Boca Raton, 601 pp.
- Targett T.E. et Targett N.M. (1990).** Energetics of food selection by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*: role of assimilation efficiency, gut evacuation rate, and algal secondary metabolites. *Marine Ecology Progress Series*. **66**, 13-21.
- Targett N.M., Targett T.E., Vrolijk N.H. et Ogden J.C. (1986).** Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology*. **92**, 141-148.
- ter Braak C.J.K. (1988).** CANOCO-A Fortran program for canonical community ordination by (Partial) (Detrended) (Canonical) Correspondence Analysis,

- Principal Components Analysis and Redundancy Analysis (Eds). *Agricultural University, Agricultural Mathematics Groups, Wageningen, the Netherlands*, 95 pp.
- ter Braak C.J.K. (1989).** CANOCO-an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Hydrobiologia*. **184**, 169-170.
- ter Braak C.F.J. et Prentice I.C. (1988).** A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*. **18**, 271-317.
- Thayer G.W., Bjorndal K.A., Ogden J.C., Williams S.L. et Zieman J.C. (1984).** Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries*. **7 (4)**, 351-376.
- Thomas F., Turon X. et Romero J. (2005).** Effects of herbivores on a *Posidonia oceanica* seagrass meadow: importance of epiphytes. *Marine Ecology Progress Series*. **287**, 115-125.
- Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G. et Slade N.A. (1983).** Fractionation and turnover of stable isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*. **57**, 32-37.
- Tilghman G.C., Klinger-Bowen R. et Francis-Floyd R. (2001).** Feeding electivity indices in surgeonfish (Acanthuridae) of the Florida Keys. *Aquarium Sciences and Conservation*. **3**, 215-223.
- Tolentino-Pablico G., Bailly N., Froese R. et Elloran C. (2008).** Seaweed preferred by herbivorous fishes. *Journal of applied phycology*. **20**, 933-938.
- Touchette B.W. et Burkholder J.A.M. (2000).** Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **250**, 133-167.
- V -
- Valentini A., Pompanon F. et Taberlet P. (2008).** DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution*. **24 (2)**, 110-117.
- Valiela I., Foreman K., LaMontagne M., Hersh D., Costa J., Peckol P., DeMeo-Adreson B., D'Avanzo C., Babione M., Sham C-H., Brawley J. et Lajtha K. (1992).** Couplings of watersheds and coastal waters: sources and consequences of nutrient enrichment in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*. **15 (4)**, 443-457.
- Vallim M.A., De Paula J.C., Pereira R.C. et Teixeira V.L. (2005).** The diterpenes from Dictyotacean marine brown algae in the Tropical Atlantic American Region. *Biochemical Systematics and Ecology*. **33**, 1-16.

- van Rooij J.M., de Jong E., Vaandrager F. et Videler J.J. (1996). Resource and habitat sharing by the spotlight parrotfish, *Sparisoma viride*, a Caribbean reef herbivore. *Environmental Biology of Fishes*. **47**, 81-91.
- Vander Zanden M.J. et Rasmussen J.B. (1999). Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. **80**, 1395-1404.
- Vander Zanden M.J. et Rasmussen J.B. (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.
- Vander Zanden M.J., Cabana M.J.G. et Rasmussen J.B. (1997). Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **54**, 1142-1158.
- Vander Zanden H.B., Arthur K.E., Bolten A.B., Popp B.N., Lagueux C.J., Harrison E. et Campbell C.L. (2012). Caribbean green turtle foraging ecology (Conference). *Proceedings of the sixth International conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies*, Brest, France.
- Vanderklift M.A. et Ponsard S. (2003). Source of isotopic variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*. **136**, 169-182.
- Vaslet A. (2009). Ichtyofaune des mangroves des Antilles: influence des variables du milieu et approche isotopique des réseaux trophiques. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 274 pp.
- Vermeulen S., Sturaro N., Gobert S., Bouquegneau J.M. et Lepoint G. (2011). Potential early indicators of anthropogenically derived nutrients: a multiscale stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. **422**, 9-22.
- Vonk J.A., Marjolijn J.A. et Stapel C.J. (2008). Redefining the trophic importance of seagrasses for fauna in tropical Indo-Pacific meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **79**, 653-660.

- W -

- Wada E., Kabaya Y. et Kurihara Y. (1993). Stable isotope structure of aquatic ecosystems. *Journal of Biosciences*. **18** (4), 483-499.
- Wada E. (2011). Stable $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotope ratios in aquatic ecosystems. *Proceedings of the Japan Academy, Ser. B*. **85**, 98-107.

- Wahbeh M.I. (1997).** Amino acid and fatty acid profiles of four species of macroalgae from Aqaba and their suitability for use in fish diets. *Aquaculture*. **159**, 101-109.
- Waldner R.E. et Robertson D.R. (1980).** Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science*. **30**, 171-186.
- Ward J.H.J. (1963).** Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. **58 (301)**, 236-244.
- Weinstein M.P. et Heck K.L. (1979).** Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean Coast of Panama and in the Gulf of Mexico: composition, structure and community ecology. *Marine Biology*. **50**, 97-107.
- Wilson S. (2002).** Nutritional value of detritus and algae in blenny territories on the Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **271**, 155-169.
- Wilson S. et Bellwood D.R. (1997).** Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidei). *Marine Ecology Progress Series*. **153**, 299-310.
- Wilson S., Bellwood D.R., Choat J.H. et Furnas M.J. (2003).** Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology*. **41**, 279-309.
- White T.C.R. (1985).** When is a herbivore not a herbivore? *Oecologia*. **67 (4)**, 596-597.
- Wolf N.G. (1987).** Schooling tendency and foraging benefit in the Ocean Surgeonfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **21 (1)**, 59-63.
- Wulff J.L. (1997).** Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Marine Biology*. **129**, 41-52.
- Wyatt A.S.J., Waite A.M. et Humphries S. (2010).** Variability in isotope discrimination factors in coral reef fishes: implication for diet and food web reconstruction. *PLoS ONE*. **5 (10)**, e13682.

- Y -

- Yamamuro M., Kayanne H. et Minagawa M. (1995).** Carbon and nitrogen isotopes of primary producers in coral reef ecosystems. *Limnology and Oceanography*. **40 (3)**, 617-621.

- Z -

- Zapata O. et McMillan C. (1979).** Phenolic acids in seagrasses. *Aquatic Botany*. **7**, 307-317.
- Zeller D.C. (1988).** Short-term effects of territoriality of a tropical damselfish and experimental exclusion of large fishes on invertebrates in algal turfs. *Marine Ecology Progress Series*. **44**, 85-93.
- Zieman J.C., Iverson R.L. et Ogden J.C. (1984).** Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Marine Ecology Progress Series*. **15 (1-2)**, 151-158.
- Zohary T., Erez J., Gophen M., Berman-Frank I. et Stiller M. (1994).** Seasonality of stable carbon isotopes within the pelagic food web of Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography*. **39**, 1030-1043.

Annexes

Liste des annexes

Annexe 1 : Concentrations moyennes absolues en protéines, lipides, glucides solubles, glucides insolubles et teneurs en cendres (en mg.g⁻¹ et en pourcentages de matière sèche totale), mesurées dans les espèces de macrophytes**A1**

Annexe 2 : Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée afin d'ordonner les espèces de macrophytes selon leurs concentrations en macronutriments.....**A4**

Annexe 3 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines, glucides solubles, insolubles et lipides selon le facteur taxinomique (« phylum »). Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey).....**A6**

Annexe 4 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines, glucides solubles, insolubles et en lipides selon les catégories de macrophytes issues de la classification C1. Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey).....**A7**

Annexe 5 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche) en protéines, glucides solubles, insolubles et en lipides selon les catégories de macrophytes issues de la classification C2. Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey).....**A8**

Annexe 6 : Liste des espèces constitutives des gazons algaux récoltés dans les territoires de *S. planifrons* et *S. adustus* aux Îlets Pigeon et à la passe à Colas, et leur abondance estimée**A9**

Annexe 7 : Valeurs des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des *Stegastes* et des sources de matière organique **A**) communes à tous les territoires par site (c'est-à-dire hors territoires), **B**) collectées à l'intérieur des territoires aux Îlets Pigeon et **C**) collectées à l'intérieur des territoires à la passe à Colas**A11**

Annexe 8 : Concentrations moyennes (% de matière organique analysée) en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles, mesurées dans les espèces de macrophytes molles collectées dans les territoires de *Stegastes* aux Îlets Pigeon (A) et à la passe à Colas (B).....**A13**

Annexe 9 : Pourcentages moyens d'éléments ingérés et identifiés dans les contenus digestifs des dix espèces de poissons herbivores par la méthode des points-intercepts.....**A14**

Annexe 10 : Résultats des analyses de variances effectuées A) sur les signatures isotopiques en carbone, B) sur les signatures isotopiques en azote et C) résultats des comparaisons multiples (tests de Tukey) réalisées sur les signatures isotopiques en carbone et en azote entre les différentes sources collectées sur le récif	A15
Annexe 11 : Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisées sur les données issues des modèles de mélange (assimilations des sources alimentaires)	A16
Annexe 12 : Résultats des analyses canoniques des redondances s'appliquant à toutes les espèces (RDA n°1) et à toutes les espèces à l'exception de <i>Acanthurus coeruleus</i> et <i>A. chirurgus</i> (RDA n°2)	A17
Annexe 13 : Résultats des analyses de variance univariées (ANOVA) effectuées sur A) les concentrations en protéines B) les concentrations en lipides, C) les concentrations en glucides solubles et D) les concentrations en glucides insolubles	A18
Annexe 14 : Résultats des comparaisons de concentrations A) en protéines (cellules claires) et en lipides, B) en glucides solubles et en glucides insolubles, par les tests de Tukey	A19
Annexe 15 : Valeurs moyennes des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs (poissons Scaridae) et des sources collectées dans l'herbier à Magnoliophytes marins	A20
Annexe 16 : Résultats des comparaisons multiples des signatures en carbone et des signatures en azote entre les sources collectées dans l'herbier, réalisées par le test de Tukey	A21
Annexe 17 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche \pm IC) en protéines, glucides solubles, insolubles et en lipides mesurées pour les sources collectées dans l'herbier. Résultats des analyses univariées (ANOVA) testant les différences de concentrations entre les sources, pour chaque macronutriment.	A22
Annexe 18 : Résultats des comparaisons multiples des concentrations entre les sources collectées dans l'herbier, réalisées par le test de Tukey. A) comparaisons des concentrations en protéines et en lipides, B) comparaisons des concentrations en glucides solubles et en glucides insolubles	A23

Annexe 19 : Dromard *et al.* (2103). Article publié dans Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.**A24**

Annexe 1 : Concentrations moyennes absolues en protéines (Prot.), glucides solubles (G. sol.), glucides insolubles (G. insol.), lipides et teneurs en cendres (en mg.g⁻¹ et en pourcentages de matière sèche totale), mesurées dans les espèces de macrophytes.

Espèces	Code	Prot.	G. sol.	G. insol.	Lipides	Cendres
<i>Anadyomene stellata</i>	Aste	251,4 (30,5 %)	49,0 (5,0 %)	41,3 (6,0 %)	23,9 (2,9 %)	457,8 (55,6 %)
<i>Avrainvillea sp</i>	Avra	93,6 (13,0 %)	21,3 (3,0 %)	48,5 (6,7 %)	34,0 (4,7 %)	524,6 (72,7 %)
<i>Caulerpa cupressoides</i>	Ccup1	30,4 (4,7 %)	38,4 (5,9 %)	154,8 (23,8 %)	59,7 (9,2 %)	367,4 (56,5 %)
<i>Caulerpa cupressoides</i>	Ccup2	23,5 (3,2 %)	28,8 (18,4 %)	135,7 (18,4 %)	48,5 (6,6 %)	500,3 (67,9 %)
<i>Caulerpa racemosa</i>	Crac	15,0 (1,9 %)	15,7 (2,0 %)	75,0 (9,6 %)	21,9 (2,8 %)	651,6 (83,6 %)
<i>Caulerpa sertularioides</i>	Cser	21,0 (3,2 %)	29,3 (4,5 %)	97,1 (14,8 %)	67,0 (10,2 %)	443,3 (67,4 %)
<i>Ulva flexuosa</i>	Ufle	17,6 (2,8 %)	98,9 (15,7 %)	46,1 (7,3 %)	15,0 (2,4 %)	454,2 (71,9 %)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	Dcav	51,2 (6,5 %)	29,5 (3,7 %)	90,5 (11,5 %)	14,3 (1,8 %)	602,0 (76,4 %)
<i>Halimeda cf copiosa</i>	Hcop	9,0 (0,9 %)	4,0 (0,4 %)	10,0 (1,0 %)	3,4 (0,3 %)	945,9 (97,3 %)
<i>Halimeda incrassata</i>	Hinc	13,7 (1,6 %)	3,7 (0,4 %)	39,5 (4,5 %)	17,4 (2,0 %)	805,5 (91,6 %)
<i>Halimeda sp</i>	Hal	13,0 (1,5 %)	5,9 (0,7 %)	45,4 (5,2 %)	25,0 (2,9 %)	777,0 (89,7 %)
<i>Halimeda opuntia</i>	Hopu	21,5 (2,3 %)	7,4 (0,8 %)	33,8 (3,6 %)	21,9 (2,3 %)	862,0 (91,1 %)
<i>Penicillus capitatus</i>	Pcap	33,1 (4,3 %)	8,2 (1,1 %)	105,8 (13,7 %)	16,9 (2,2 %)	611,2 (78,8 %)
<i>Penicillus pyriformis</i>	Ppyr	27,7 (3,0 %)	11,6 (1,3 %)	75,6 (8,2 %)	24,5 (2,7 %)	782,9 (84,9 %)
<i>Ripocephalus phoenix</i>	Rpho	18,2 (2,1 %)	22,1 (2,6 %)	103,0 (11,9 %)	26,1 (3,0 %)	692,9 (80,3 %)
<i>Udotea flabellum</i>	Ufla	45,0 (5,6 %)	59,3 (7,4 %)	184,6 (23,1 %)	137,7 (17,2 %)	373,8 (46,7 %)
<i>Ulva sp</i>	Ulv	163,6 (24,9 %)	114,6 (17,4 %)	81,1 (12,3 %)	9,4 (1,4 %)	114,6 (44,0 %)

Annexe 1 (suite): Concentrations moyennes absolues en protéines (Prot), lipides, glucides solubles (G. sol.), glucides insolubles (G. insol.) et teneurs en cendres (en mg.g⁻¹ et en pourcentages de matière sèche totale), mesurées dans les espèces de macrophytes.

Espèces	Code	Prot	G. sol	G. insol	Lipides	Cendres
<i>Valonia macrophysa</i>	Vma	72,4 (7,8 %)	17,5 (1,9 %)	102,1 (11,0 %)	14,7 (1,6 %)	725,0 (77,8 %)
<i>Ventricaria ventricosa</i>	Vven	28,2 (3,4 %)	30,5 (3,7 %)	58,7 (7,1 %)	28,0 (3,4 %)	684,5 (82,5 %)
<i>Padina sp</i>	Pad	47,8 (8,2 %)	18,2 (3,1 %)	73,6 (12,6 %)	21,2 (3,6 %)	423,1 (72,5 %)
<i>Lobophora variegata</i>	Lvar	121,0 (18,8 %)	40,0 (6,2 %)	112,9 (17,5 %)	20,5 (3,2 %)	351,1 (54,4 %)
<i>Sargassum cf polyceratium</i>	Spol	11,1 (2,7 %)	23,1 (5,6 %)	79,0 (19,3 %)	30,1 (7,4 %)	265,7 (65,0 %)
<i>Sargassum sp</i>	Saci	42,0 (6,3 %)	18,3 (2,7 %)	70,7 (10,6 %)	18,6 (2,8 %)	520,7 (77,7 %)
<i>Dictyota cf pinnatifida</i>	Dpin	50,1 (7,8 %)	38,1 (6,0 %)	85,6 (13,4 %)	132,5 (20,7 %)	332,5 (52,0 %)
<i>Dictyota sp</i>	Dict	29,4 (4,5 %)	13,1 (2,0 %)	66,2 (10,1 %)	38,3 (5,8 %)	507,3 (77,5 %)
<i>Dictyota cf pulchella</i>	Dpul1	45,8 (8,6 %)	20,4 (3,8 %)	74,2 (13,9 %)	47,2 (8,8 %)	345,9 (64,8 %)
<i>Dictyota cf pulchella</i>	Dpul2	48,1 (6,5 %)	20,6 (3,8 %)	89,6 (16,6 %)	34,9 (6,5 %)	345,9 (64,2 %)
<i>Sargassum cf hytrix</i>	Shyt	86,2 (16,5 %)	24,2 (4,6 %)	58,6 (11,2 %)	28,2 (5,4 %)	324,8 (62,2 %)
<i>Turbinaria turbinata</i>	Ttur	87,5 (14,2 %)	13,7 (2,2 %)	49,6 (8,1 %)	24,6 (4,0 %)	439,5 (71,5 %)
<i>Acanthophora spicifera</i>	Aspi	22,9 (2,9 %)	87,7 (11,3 %)	38,3 (4,9 %)	11,1 (1,4 %)	617,7 (79,4 %)
<i>Amphiroa fragilissima</i>	Afra	9,2 (1,1 %)	35,4 (4,2 %)	93,3 (11,0 %)	7,8 (0,9 %)	700,1 (82,8 %)
<i>Ceramium sp</i>	Cer	63,4 (10,6 %)	242,6 (40,6 %)	62,5 (10,5 %)	16,3 (2,7 %)	212,1 (35,5 %)
<i>Ceramium nitens</i>	Cnit1	6,5 (1,3 %)	149,8 (30,7 %)	104,1 (21,3 %)	15,8 (3,2 %)	212,1 (43,4 %)
<i>Ceramium nitens</i>	Cnit2	4,9 (1,3 %)	96,0 (25,6 %)	52,6 (14,0 %)	9,2 (2,5 %)	212,1 (56,6 %)

Annexe 1 (suite): Concentrations moyennes absolues en protéines (Prot), lipides, glucides solubles (G. sol.), glucides insolubles (G. insol.) et teneurs en cendres (en mg.g⁻¹ et en pourcentages de matière sèche totale), mesurées dans les espèces de macrophytes.

Espèces	Code	Prot	G. sol.	G. insol.	Lipides	Cendres
<i>Tricleocarpa fragilis</i>	Tfra	19,9 (2,4 %)	54,9 (6,5 %)	113,2 (13,5 %)	8,8 (1,0 %)	644,2 (76,6 %)
<i>Galaxaura sp</i>	Galax	28,0 (3,2 %)	51,2 (5,8 %)	150,7 (17,1 %)	9,0 (1,0 %)	644,8 (73,0 %)
<i>Galaxaura rugosa</i>	Grug1	14,2 (1,7 %)	32,9 (3,9 %)	125,5 (14,7 %)	7,4 (0,9 %)	672,6 (78,9 %)
<i>Galaxaura rugosa</i>	Grug2	82,2 (9,6 %)	40,8 (4,8 %)	66,9 (7,8 %)	7,3 (0,9 %)	660,3 (77,0 %)
<i>Jania capillacea</i>	Jcap	13,7 (1,8 %)	20,6 (2,7 %)	71,5 (9,5 %)	8,8 (1,2 %)	638,1 (84,8 %)
<i>Laurencia sp</i>	Lau	23,1 (2,8 %)	71,0 (8,7 %)	59,6 (7,3 %)	30,6 (3,7 %)	632,8 (77,4 %)
<i>Chondria sp</i>	Chon	15,4 (2,1 %)	88,1 (11,9 %)	60,7 (8,2 %)	11,6 (1,6 %)	567,0 (76,3 %)
<i>Hypnea sp</i>	Hyp	12,9 (1,8 %)	123,8 (17,0 %)	61,5 (8,4 %)	6,0 (0,8 %)	524,6 (72,0 %)
<i>Thalassia testudinum</i>	Ttes	203,1 (30,2 %)	41,4 (6,2 %)	140,8 (21,0 %)	38,5 (5,7 %)	247,9 (36,9 %)
<i>Syringodium filiforme</i>	Sfil	50,5 (7,5 %)	137,7 (20,4 %)	128,7 (19,1 %)	27,5 (4,1 %)	330,3 (49,0 %)

Annexe 2 : Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée afin d'ordonner les espèces de macrophytes selon leurs concentrations en macronutriments : A) coefficients de corrélations entre les variables et les axes et B) contributions absolues des espèces aux axes, exprimées en pourcentages.

A. Variables quantitatives	Coefficient de corrélation		
	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Protéines	- 0,11	0,94	- 0,31
Lipides	0,69	0,15	0,71
Glucides solubles	- 0,87	- 0,43	0,24
Glucides insolubles	0,64	- 0,60	- 0,49

B. Espèces	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Pad	0,19	0,40	0,74
Lvar	0,16	2,32	2,12
Dpin	2,22	0,89	15,1
Spol	1,03	1,42	0,15
Sar	0,19	0,17	0,94
Dict	5,17	0,72	23,0
Dpul1	0,87	0,55	0,92
Dpul2	0,65	0,15	0,05
Shyt	0,08	4,83	0,09
Aspi	7,33	0,40	1,52
Afra	0,07	4,36	2,70
Cer	12,73	0,18	2,21
Cnit1	4,50	3,94	0,51
Cnit2	6,59	3,39	1,20
Tfra	0,05	2,80	2,00
Galax	0,06	2,72	4,03
Grug1	0,48	4,37	5,27
Grug2	1,20	2,31	2,00
Jcap	0,36	2,12	2,67
Lau	1,11	0,30	2,20
Chon	4,20	1,75	0,46
Hyp	8,44	2,61	0,73
Aste	2,26	19,4	1,20
Avra	0,08	7,46	0,02
Ccup1	1,61	0,81	0,04
Ccup2	2,00	1,08	0,001
Crac	1,58	1,07	0,28
Cser	2,19	0,17	3,46
Ufle	6,50	1,01	2,10
Dcav	0,001	0,03	2,10
Hcop	0,013	1,27	0,27
Hinc	4,30	0,001	0,02
Hal	3,26	0,04	0,76
Hopu	1,17	0,73	0,85
Pcap	1,89	0,42	4,25
Ppyr	1,52	0,05	0,36
Rpho	1,46	1,51	0,61
Ttur	0,04	7,63	0,31
Udot	1,82	1,77	3,29

Annexe 2 (suite): Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée afin d'ordonner les espèces de macrophytes selon leurs concentrations en macronutriments : B) contributions absolues des espèces aux axes, exprimées en pourcentages.

B. Espèces	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Ufla	2,08	0,07	4,25
Ulva	4,59	3,65	0,52
Vmac	0,03	3,15	1,88
Vven	0,04	0,002	0,46
Ttes	0,12	5,31	1,59
Sfil	2,03	0,62	0,05

Annexe 3 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche \pm IC) en protéines, glucides solubles (G. solubles), insolubles (G. insolubles) et lipides selon le descripteur taxinomique (« phylum »). Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey). Les différences significatives de concentrations entre les phyla sont présentées en gras ($p < 0,05$). Chloro : Chlorophytes ; Rhodo : Rhodophytes ; Ochro : Ochrophytes ; Magno : Magnoliophytes.

Phylum	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
Chorophytes	23,5 \pm 4,1	15,0 \pm 2,8	44,7 \pm 3,9	16,8 \pm 2,1
Rhodophytes	11,3 \pm 2,9	40,5 \pm 6,3	42,1 \pm 5,6	6,1 \pm 1,1
Ochrophytes	27,3 \pm 4,1	11,8 \pm 1,2	38,2 \pm 3,1	22,7 \pm 4,1
Magnoliophytes	31,3 \pm 14,6	24,9 \pm 13,3	35,2 \pm 2,4	8,6 \pm 1,0
ANOVA	$F_{(3,142)} = 11,5$ $p < 0,0001$	$F_{(3,142)} = 40,3$ $p < 0,0001$	$F_{(3,137)} = 1,50$ $p = 0,22$	$F_{(3,142)} = 26,5$ $p < 0,0001$
Tests de Tukey				
Magno - Chloro	$p = 0,55$	$p = 0,32$	$p = 0,44$	$p = 0,14$
Ochro - Chloro	$p = 0,37$	$p = 0,73$	$p = 0,32$	$p = 0,002$
Rhodo - Chloro	$p = 0,0002$	$p < 0,0001$	$p = 0,94$	$p < 0,0001$
Ochro - Magno	$p = 0,95$	$p = 0,14$	$p = 0,92$	$p = 0,001$
Rhodo - Magno	$p = 0,007$	$p = 0,03$	$p = 0,63$	$p = 0,93$
Rhodo - Ochro	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,71$	$p < 0,0001$

Annexe 4 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche \pm IC) en protéines, glucides solubles (G. solubles), insolubles (G. insolubles) et en lipides selon les catégories de macrophytes issues de la classification C1. Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey). Les différences significatives de concentrations entre les catégories sont présentées en gras ($p < 0,05$). A : espèces filamenteuses complexes ; B : espèces foliacées simples ; C : espèces foliacées complexes ; D : espèces branchues ; E : espèces coriacées ; F : espèces calcifiées.

Catégories	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
A	6,6 \pm 3,8	60,1 \pm 8,6	27,5 \pm 8,7	5,8 \pm 1,5
B	41,1 \pm 16,9	32,7 \pm 12,6	20,3 \pm 4,4	5,9 \pm 1,7
C	25,1 \pm 3,9	11,7 \pm 1,4	37,6 \pm 3,3	25,8 \pm 5,4
D	10,6 \pm 1,0	31,9 \pm 8,2	42,1 \pm 5,4	15,4 \pm 3,7
E	33,4 \pm 5,5	13,6 \pm 1,9	38,5 \pm 4,3	14,4 \pm 1,8
F	19,0 \pm 3,5	14,6 \pm 2,0	52,6 \pm 3,9	13,8 \pm 2,6
ANOVA	$F_{(5,140)} = 20,1$ $p < 0,0001$	$F_{(5,140)} = 39,8$ $p < 0,0001$	$F_{(5,135)} = 21,4$ $p < 0,0001$	$F_{(5,140)} = 13,2$ $p < 0,0001$
Tests de Tukey				
B - A	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,57$	$p = 0,99$
C - A	$p = 0,0002$	$p < 0,0001$	$p = 0,19$	$p < 0,0001$
D - A	$p = 0,96$	$p < 0,0001$	$p = 0,04$	$p = 0,07$
E - A	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,30$	$p = 0,25$
F - A	$p = 0,12$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,16$
C - B	$p = 0,02$	$p = 0,0002$	$p = 0,0004$	$p < 0,0001$
D - B	$p < 0,0001$	$p = 0,99$	$p < 0,0001$	$p = 0,10$
E - B	$p = 0,47$	$p = 0,004$	$p = 0,001$	$p = 0,30$
F - B	$p < 0,0001$	$p = 0,001$	$p < 0,0001$	$p = 0,20$
D - C	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,94$	$p = 0,0002$
E - C	$p = 0,26$	$p = 0,82$	$p = 0,99$	$p < 0,0001$
F - C	$p = 0,02$	$p = 0,92$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$
E - D	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,73$	$p = 0,96$
F - D	$p = 0,26$	$p < 0,0001$	$p = 0,0004$	$p = 0,97$
F - E	$p < 0,0001$	$p = 0,99$	$p < 0,0001$	$p = 0,99$

Annexe 5 : Concentrations moyennes (% de matière organique sèche \pm IC) en protéines, glucides solubles, insolubles et en lipides selon les catégories de macrophytes issues de la classification C2. Résultats des analyses de variance à un facteur (ANOVA) et des comparaisons multiples (tests de Tukey). Les différences significatives de concentrations entre les catégories sont présentées en gras ($p < 0,05$). Cmolles : espèces molles de Chlorophytes, Ccalci : espèces calcifiées de Chlorophytes, Rmolles : espèces molles de Rhodophytes, Rcalci : espèces calcifiées de Rhodophytes, Ochro : Orchophytes, Magno : Magnoliophytes.

Groupes (C2)	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
Cmolles	27,6 \pm 26,0	18,9 \pm 11,5	38,8 \pm 13,4	14,7 \pm 7,0
Ccalci	18,4 \pm 9,4	10,3 \pm 5,0	51,9 \pm 11,6	19,4 \pm 0,5
Rmolles	8,6 \pm 7,3	55,4 \pm 23,6	29,0 \pm 7,1	7,1 \pm 2,9
Rcalci	15,0 \pm 13,1	21,7 \pm 7,0	58,5 \pm 16,1	4,9 \pm 0,7
Ochrophytes	27,3 \pm 8,9	11,8 \pm 3,3	38,2 \pm 6,1	22,7 \pm 12,9
Magnoliophytes	31,3 \pm 68,1	24,9 \pm 42,3	35,2 \pm 13,6	8,6 \pm 5,3
ANOVA	$F_{(5,140)} = 9,0$ $p < 0,0001$	$F_{(5,140)} = 80,6$ $p < 0,0001$	$F_{(5,135)} = 16,4$ $p < 0,0001$	$F_{(5,140)} = 17,3$ $p < 0,0001$
Tests de Tukey				
Rmolles - Rcalci	$p = 0,70$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,96$
Ccalci - Rcalci	$p = 0,96$	$p = 0,001$	$p = 0,45$	$p < 0,0001$
Cmolles - Rcalci	$p = 0,02$	$p = 0,92$	$p < 0,0001$	$p = 0,003$
Ochro - Rcalci	$p = 0,01$	$p = 0,007$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$
Magno - Rcalci	$p = 0,11$	$p = 0,98$	$p = 0,001$	$p = 0,95$
Ccalci - Rmolles	$p = 0,13$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$
Cmolles - Rmolles	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,007$	$p = 0,03$
Ochro - Rmolles	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	$p = 0,04$	$p < 0,0001$
Magno - Rmolles	$p = 0,005$	$p < 0,0001$	$p = 0,92$	$p = 0,99$
Cmolles - Ccalci	$p = 0,10$	$p = 0,007$	$p = 0,001$	$p = 0,30$
Ochro - Ccalci	$p = 0,05$	$p = 0,96$	$p = 0,001$	$p = 0,47$
Magno - Ccalci	$p = 0,29$	$p = 0,001$	$p = 0,03$	$p = 0,08$
Ochro - Cmolles	$p = 0,99$	$p = 0,03$	$p = 0,99$	$p = 0,001$
Magno - Cmolles	$p = 0,99$	$p = 0,71$	$p = 0,98$	$p = 0,63$
Magno - Ochro	$p = 0,99$	$p = 0,003$	$p = 0,97$	$p = 0,003$

Annexe 6 : Liste des espèces constitutives des gazons algaux récoltés dans les territoires de *S. planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux Îlets Pigeon et à la passe à Colas, et leur abondance estimée de 0 = absente à 5 = très abondante.

	Îlet Pigeon		passe à Colas	
	<i>S. adu</i>	<i>S. plan</i>	<i>S. adu</i>	<i>S. plan</i>
Cyanobacteria				
<i>Calothrix scopulorum</i> (Weber & Mohr) C.Agardh	2	1	1	1
<i>Dichothrix utahensis</i> Tilden	4	2	2	2
<i>Lyngbya confervoides</i> Gomont	1	2	1	1
<i>Lyngbya sordida</i> Gomont	0	0	4	4
<i>Phormidium</i> sp.	0	0	0	1
<i>Rivularia atra</i> Roth ex Bornet & Flahault	1	1	0	0
Rhodophyta				
<i>Acrochaetium hypneae</i> (Børgesen) Børgesen	0	0	1	1
<i>Acrochaetium</i> sp.	0	1	0	0
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux	1	2	3	3
<i>Anotrichium tenue</i> (C.Agardh) Nägeli	1	0	1	1
<i>Antithamnionella graeffei</i> (Grunow) Athanasiadis	0	1	0	0
<i>Botryocladia spinulifera</i> W.R.Taylor & I.A.Abbott	0	0	0	1
<i>Centroceras hyalacanthum</i> Kützing	2	0	1	1
<i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i> H.E.Petersen & Børgesen	2	1	3	2
<i>Ceramium cimbricum</i> f. <i>flaccidum</i> (H.E.Petersen) Furnari & Serio	1	1	0	3
<i>Ceratodictyon planicaule</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne	4	5	3	2
<i>Champia parvula</i> var. <i>prostrata</i> L.G.Williams	0	0	1	0
<i>Chondria curvilineata</i> F.S.Collins & Hervey	1	1	1	0
<i>Chondria polyrhiza</i> F.S.Collins & Hervey	0	0	1	1
<i>Chondrophyucus</i> sp.	1	1	0	0
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C.Agardh) Basson	0	0	1	1
<i>Coelothrix irregularis</i> (Harvey) Børgesen	4	1	5	5
<i>Corallophila verongiae</i> (D.L.Ballantine & M.J.Wynne) R.E.Norris	0	1	0	2
<i>Craspedocarpus humilis</i> C.W.Schneider	1	0	2	0
<i>Dasya crouaniana</i> cf. J.Agardh	0	1	0	0
<i>Dasya ocellata</i> (Grateloup) Harvey	1	0	1	0
<i>Dasya rigidula</i> (Kützing) Ardissonne	1	0	1	0
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C.Agardh	2	0	2	1
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J.Agardh	1	1	1	1
" <i>Falkenbergia hillebrandii</i> " phase	0	3	2	3
<i>Galaxaura</i> sp.	0	0	1	0
<i>Gayliella taylorii</i> (E.Y.Dawson) T.O.Cho & S.M.Boo	1	0	1	1
<i>Gloiocladia rubrispora</i> (Searles) R.E.Norris	0	2	0	1
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	2	3	1	1
<i>Herposiphonia parca</i> Setchell	1	2	0	0
<i>Herposiphonia secunda</i> (C.Agardh) Ambronn	3	1	3	3
<i>Hypnea spinella</i> (C.Agardh) Kützing	0	0	2	1
<i>Hypnea volubilis</i> Searles	0	0	3	0
<i>Hypoglossum</i> sp.	0	0	1	1

Annexe 6 (suite) : Liste des espèces constitutives des gazons algaux récoltés dans les territoires de *S. planifrons* (*S. plan*) et *S. adustus* (*S. adu*) aux Îlets Pigeon et à la passe à Colas, et leur abondance estimée de 0 = absente à 5 = très abondante.

	Îlet Pigeon		passe à Colas	
	<i>S. adu</i>	<i>S. plan</i>	<i>S. adu</i>	<i>S. plan</i>
Rhodophyta (suite)				
<i>Jania capillacea</i> Harvey	4	4	4	4
<i>Laurencia</i> cf. <i>cervicornis</i> Harvey	0	0	2	0
<i>Laurencia microcladia</i> Kützing	2	1	3	4
<i>Lomentaria</i> cf. <i>baileyana</i> (Harvey) Farlow	0	1	0	0
<i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg	3	1	0	0
<i>Monosporus</i> sp.	0	0	1	0
<i>Neosiphonia gorgoniae</i> (Harvey) S.M.Guimarães & M.T.Fujii	1	1	1	1
<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> (Børgesen) M.S.Kim & I.K.Lee	0	1	0	0
<i>Nitophyllum</i> sp.	0	1	0	0
<i>Osmundea</i> sp.	0	1	0	0
<i>Parviphycus pannosus</i> (Feldmann) G.Furnari	2	2	0	1
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	3	1	0	1
<i>Pterocладиella</i> sp.	1	1	1	1
<i>Spermothamnion investiens</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) Vickers	0	1	1	0
<i>Taenioma nanum</i> (Kützing) Papenfuss	1	0	1	2
<i>Womersleyella setacea</i> (Hollenberg) R.E.Norris	0	0	0	1
<i>Wrangelia bicuspidata</i> Børgesen	1	0	0	1
Ochrophyta				
<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V.Lamouroux	0	3	0	0
<i>Dictyota</i> cf. <i>crenulata</i> J.Agardh	0	0	3	2
<i>Dictyota humifusa</i> Hörnig, Schnetter & Coppejans	1	1	0	0
<i>Dictyota</i> cf. <i>pulchella</i> Hörnig & Schnetter	2	2	2	1
<i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley & A.Bailey	0	1	0	0
<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) E.C.Oliveira	1	4	0	0
<i>Padina</i> sp.	0	0	1	0
<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sonder	3	1	2	1
Chlorophyta				
<i>Caulerpella ambigua</i> (Okamura) Prud'homme van Reine & Lokhorst	0	0	3	1
<i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützing	1	0	1	1
<i>Cladophora</i> cf. <i>dalmatica</i> Kützing	1	2	1	1
<i>Cladophora</i> cf. <i>jongiorum</i> Hoek	1	0	0	3
<i>Cladophora</i> cf. <i>submarina</i> P.L.Crouan & H.M.Crouan	0	1	0	1
<i>Derbesia vaucheriiformis</i> (Harvey) J.Agardh	1	0	1	1
" <i>Halicystis</i> " phase	0	0	0	1
<i>Penicillus capitatus</i> Lamarck	0	1	1	1
<i>Trichosolen duchassaingii</i> (J.Agardh) W.R.Taylor	3	1	1	0
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C.Agardh	1	2	1	1
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	0	0	0	0
Nombre total d'espèces	41	44	47	47

Annexe 7 : Valeurs des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰ \pm IC) des *Stegastes* et des sources de matière organique **A)** communes à tous les territoires par site (c'est-à-dire hors territoires), **B)** collectées à l'intérieur des territoires aux Îlets Pigeon et **C)** collectées à l'intérieur des territoires à la passe à Colas. MOP : matière organique particulaire.

A. Hors territoires	Îlets Pigeon		Passe à Colas	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
MOP	-22,7 \pm 3,0	3,0 \pm 0,2	-26,6 \pm 1,5	2,5 \pm 1,8
Zooplancton	-19,0 \pm 1,1	3,2 \pm 0,7	-19,2 \pm 1,1	6,9 \pm 0,7
Biofilm	-18,0 \pm 1,3	2,4 \pm 0,3	-15,0 \pm 0,3	1,9 \pm 0,2

B. Îlets Pigeon	<i>S. planifrons</i>		<i>S. adustus</i>	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Détritus	-16,7 \pm 0,1	1,8 \pm 0,5	-17,2 \pm 0,1	1,3 \pm 0,2
Gazon algal	-16,3 \pm 1,3	0,8 \pm 0,2	-13,8 \pm 2,5	0,6 \pm 0,6
Macroalgues :				
<i>Dictyota cf pulchella</i>	-15,3 \pm 0,2	0,3 \pm 0,4	-14,9 \pm 0,5	0,4 \pm 0,2
<i>Ceramium nitens</i>	-18,4 \pm 0,4	0,7 \pm 0,3	-16,6 \pm 1,0	0,9 \pm 1,0
<i>Amphiroa fragilissima</i>	-19,7	1,6	-20,8 \pm 1,5	1,0 \pm 0,7
<i>Tricleocarpa fragilis</i>	-19,8	0,5	-	-
<i>Martensia pavonica</i>	-18,9	0,6	-18,9	0,8
<i>Agardhiella subulata</i>	-	-	-16,2	0,7
Invertébrés benthiques	-14,4 \pm 0,1	1,8 \pm 0,7	-15,5 \pm 0,1	3,0 \pm 1,4
Muscle de <i>Stegastes</i>	-15,1 \pm 0,2	6,2 \pm 0,2	-14,5 \pm 0,3	6,7 \pm 0,2

Annexe 7 (suite) : Valeurs des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰ \pm IC) des *Stegastes* et des sources **A)** communes à tous les territoires par site (c'est-à-dire hors territoires), **B)** collectées à l'intérieur des territoires aux Îlets Pigeon et **C)** collectées à l'intérieur des territoires à la passe à Colas. MOP : matière organique particulaire.

C. Passe à Colas	<i>S. planifrons</i>		<i>S. adustus</i>	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Détritus	-16,9 \pm 0,7	2,5 \pm 0,4	-17,1 \pm 0,5	1,9 \pm 0,1
Gazon algal	-18,3 \pm 0,8	1,7 \pm 0,1	-16,7 \pm 1,0	1,4 \pm 0,4
Macroalgues :				
<i>Acanthophora spicifera</i>	-	-	-14,9 \pm 1,1	1,4 \pm 0,2
<i>Agardhiella subulata</i>				
<i>Amphiroa fragilissima</i>	-18,9	2,3	-20,7 \pm 0,2	2,2 \pm 0,3
<i>Amphiroa tribulus</i>	-	-	-18,6 \pm 0,4	2,6 \pm 0,5
<i>Caulerpa macrophysa</i>	-	-	-16,4	2,3
<i>Caulerpa mexicana</i>	-12,6	2,5	-13,4 \pm 0,4	2,5 \pm 0,2
<i>Ceramium nitens</i>	-	-	-16,2 \pm 2,0	1,4 \pm 0,4
<i>Dichotomaria marginata</i>	-16,4	2,3	-21,3	1,7
<i>Dichotomaria obtusata</i>	-	-	-18,6	1,9
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	-	-	-4,6 \pm 1,8	1,0 \pm 0,4
<i>Dictyota cf pulchella</i>	-14,5 \pm 0,3	1,4 \pm 0,2	-14,3 \pm 0,6	1,4 \pm 0,2
<i>Halimeda copiosa</i>	-20,5	1,3	-	-
<i>Halimeda incrassata</i>	-19,6 \pm 0,3	0,9 \pm 0,3	-15,7 \pm 0,7	0,7 \pm 2,3
<i>Halimeda opuntia</i>	-	-	-19,8 \pm 0,9	0,9 \pm 0,3
<i>Halimeda scabra</i>	-	-	-18,4	0,7
<i>Hydropuntia caudata</i>	-14,4	1,4	-13,9 \pm 2,0	1,6 \pm 0,2
<i>Hypnea</i> sp	-16,6 \pm 2,0	1,6 \pm 1,1	-15,9 \pm 0,6	1,7 \pm 0,1
<i>Jania adhaerens</i>	-6,8	2,6	-	-
<i>Laurencia</i> sp	-	-	-11,7 \pm 0,3	1,6 \pm 0,3
<i>Lobophora variegata</i>	-12,0	1,8	-14,5 \pm 3,1	1,5 \pm 0,1
<i>Martensia pavonica</i>				
<i>Padina</i> sp	-	-	-5,6 \pm 0,1	1,1 \pm 0,3
<i>Sargassum</i> sp	-18,1	1,7	-18,0	0,9
<i>Tricleocarpa fragilis</i>				
<i>Ventricaria ventricosa</i>	-	-	-6,9 \pm 2,0	0,9 \pm 1,0
Invertébrés benthiques	-17,8 \pm 0,3	3,6 \pm 0,7	-15,8 \pm 1,1	3,8 \pm 1,0
Muscle de <i>Stegastes</i>	-15,2 \pm 0,3	7,4 \pm 0,3	-14,4 \pm 0,5	7,4 \pm 0,2

Annexe 8 : Concentrations moyennes (% de matière organique analysée \pm IC) en protéines, lipides, glucides solubles et insolubles, mesurées dans les espèces de macrophytes molles collectées dans les territoires de *Stegastes* aux Îlets Pigeon (A) et à la passe à Colas (B).

Espèces	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
A. Îlets Pigeon				
<i>Dictyota cf pulchella</i>	24,5 \pm 1,5	11,0 \pm 1,8	39,0 \pm 5,2	25,5 \pm 3,0
<i>Ceramium nitens</i>	3,6 \pm 2,8	77,3 \pm 14,7	38,9 \pm 11,1	7,9 \pm 3,3
B. Passe à Colas				
<i>Dictyota cf pulchella</i>	38,1 \pm 12,5	16,5 \pm 6,4	42,7 \pm 2,7	24,0 \pm 3,2
<i>Ceramium nitens</i>	2,8 \pm 1,4	54,7 \pm 19,0	36,7 \pm 20,3	5,8 \pm 1,1
<i>Hypnea</i> sp	6,3 \pm 0,3	60,6 \pm 3,3	30,1 \pm 3,2	3,0 \pm 0,1
<i>Acanthophora spicifera</i>	14,4 \pm 1,7	54,4 \pm 5,5	24,1 \pm 2,9	7,1 \pm 1,4
<i>Caulerpa</i> sp	10,6 \pm 0,8	12,9 \pm 0,7	54,0 \pm 3,5	22,5 \pm 3,4
<i>Laurencia</i> sp	12,6 \pm 1,4	38,4 \pm 3,4	32,4 \pm 3,2	16,6 \pm 2,7
<i>Lobophora variegata</i>	41,2 \pm 1,1	13,6 \pm 1,0	38,2 \pm 2,3	7,0 \pm 0,2
<i>Padina</i> sp	29,8 \pm 5,4	11,2 \pm 6,0	45,8 \pm 1,9	13,2 \pm 1,3
<i>Sargassum</i> sp	43,7 \pm 3,3	12,2 \pm 5,6	29,8 \pm 8,5	14,3 \pm 0,7

Annexe 9 : Pourcentages moyens ($\% \pm \text{IC}$) d'éléments ingérés et identifiés dans les contenus digestifs des dix espèces de poissons herbivores par la méthode des points-intercepts. Aba : *Acanthurus bahianus* ; Aco : *Acanthurus coeruleus* ; Ach : *Acanthurus chirurgus* ; Sta : *Scarus taeniopterus* ; Sau : *Sparisoma aurofrenatum* ; Sch : *Sparisoma chrysopterum* ; Sru : *Sparisoma rubripinne* ; Sve : *Scarus vetula* ; Sis : *Scarus iseri* ; Svi : *Sparisoma viride*. Mat.non ident. : Matière non identifiée ; M. molles: macroalgues molles; M. calci : macroalgues calcifiées ; Invert : Invertébrés.

Espèces	Sédiment	Mat.non ident.	M. molles	Gazon	M. calci	Invertébrés
Aba	16,4 ± 3,2	47,9 ± 5,9	12,3 ± 6,0	22,7 ± 3,4	0,6 ± 0,6	0,0
Ach	25,4 ± 2,8	33,2 ± 2,9	9,2 ± 2,3	17,1 ± 2,0	15,0 ± 2,8	0,1 ± 0,2
Aco	12,2 ± 3,1	23,3 ± 5,8	30,2 ± 7,5	26,8 ± 7,5	1,5 ± 1,0	6,0 ± 3,2
Sta	22,0 ± 3,0	68,3 ± 3,4	0,9 ± 0,5	7,2 ± 1,7	1,3 ± 0,6	0,1 ± 0,2
Sau	30,1 ± 2,1	51,0 ± 3,4	7,7 ± 2,4	7,1 ± 1,2	4,1 ± 0,9	0,1 ± 0,1
Sch	21,8 ± 2,7	52,5 ± 2,5	17,6 ± 2,0	6,4 ± 0,9	1,5 ± 0,4	0,1 ± 0,1
Sru	24,1 ± 1,7	46,8 ± 2,3	15,4 ± 1,2	12,9 ± 1,9	0,6 ± 0,3	0,2 ± 0,3
Sve	27,5 ± 1,8	43,4 ± 1,7	14,9 ± 1,6	14,0 ± 1,8	0,2 ± 0,2	0,0
Sis	40,7 ± 2,4	39,6 ± 2,9	9,1 ± 1,3	8,2 ± 1,6	2,3 ± 0,7	0,0
Svi	18,2 ± 5,4	65,1 ± 6,1	8,8 ± 2,4	7,9 ± 1,5	0,1 ± 0,1	0,0

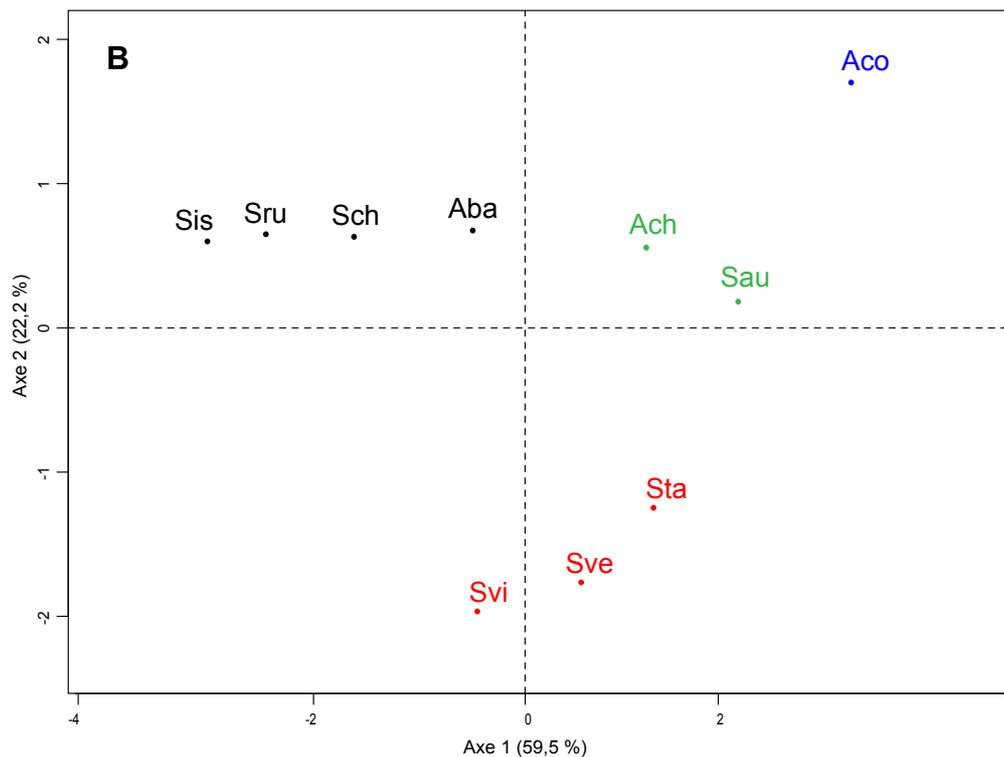
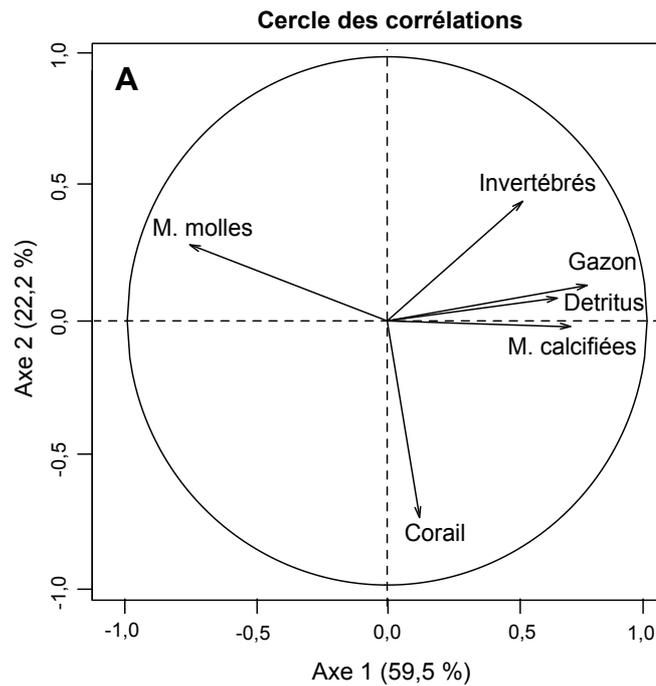
Annexe 10 : Résultats des analyses de variances effectuées **A)** sur les signatures isotopiques en carbone, **B)** sur les signatures isotopiques en azote et **C)** résultats des comparaisons multiples (tests de Tukey) réalisées sur les signatures isotopiques en carbone (cellules non grisées) et en azote (cellules grisées) entre les différentes sources collectées sur le récif. MOP : matière organique particulaire ; Bio : biofilm ; Det : détritiques ; Dpul : *Dictyota cf pulchella* ; Aspi : *Acanthophora spicifera* ; Calci : macroalgues calcifiées (*Tricleocarpa fragilis* et *Amphiroa fragilissima*) ; Vven : *Ventricaria ventricosa* ; Ufla : *Udotea flabellum* ; Invert : Invertébrés ; Cor : corail (*Montastraea annularis*).

A. d ¹³ C	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	10	432,1	43,2	87,2	p < 0,0001
Résidus	43	21,3	0,50		

B. d ¹⁵ N	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	10	91,1	9,1	44,5	p < 0,0001
Résidus	43	8,81	0,20		

C.	MOP	Bio	Det	Gaz	Dpul	Aspi	Calci	Vven	Ufla	Invert	Cor
MOP	-	0,230	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Bio	0,004	-	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000
Det	0,001	0,990	-	0,750	0,000	0,000	0,070	0,000	0,990	0,000	0,000
Gaz	0,000	0,430	0,040	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,990	0,000	0,000
Dpul	0,000	0,040	0,160	0,920	-	0,990	0,005	0,000	0,000	0,960	0,990
Aspi	0,000	0,001	0,010	0,220	0,990	-	0,000	0,000	0,000	0,640	0,990
Calci	0,950	0,001	0,010	0,000	0,000	0,000	-	0,000	0,020	0,060	0,000
Vven	0,000	0,050	0,270	0,970	0,990	0,960	0,000	-	0,000	0,000	0,000
Ufla	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000	-	0,000	0,000
Invert	0,040	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	0,830
Cor	0,003	0,990	0,970	0,990	0,005	0,000	0,004	0,010	0,000	0,000	-

Annexe 11 : Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisées sur les données issues des modèles de mélange (assimilations des sources alimentaires). **A**) Projection des variables quantitatives (proportions d'aliments assimilés) dans le premier plan de l'ACP (cercle des corrélations), **B**) Projection des espèces dans le premier plan de l'ACP. Les espèces de la même couleur sont issues d'un même groupe selon la classification hiérarchique réalisée sur les coordonnées des premiers axes significatifs de l'ACP. *Aba* : *Acanthurus bahianus* ; *Aco* : *Acanthurus coeruleus* ; *Ach* : *Acanthurus chirurgus* ; *Sta* : *Scarus taeniopterus* ; *Sau* : *Sparisoma aurofrenatum* ; *Sch* : *Sparisoma chrysopterum* ; *Sru* : *Sparisoma rubripinne* ; *Sve* : *Scarus vetula* ; *Sis* : *Scarus iseri* ; *Svi* : *Sparisoma viride*.



Annexe 12 : Résultats des analyses canoniques des redondances s'appliquant à toutes les espèces (ACR n°1) et à toutes les espèces à l'exception de *Acanthurus coeruleus* et *A. chirurgus* (ACR n°2). Les variables explicatives sont les proportions d'aliments ingérés, les variables réponses sont les proportions d'aliments assimilés. p est la valeur obtenue par les tests par permutation.

ACR n°1	Coefficient de corrélation			Tests par permutations
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Variable explicatives				
Ingestion de macroalgues molles	0,77	-0,28	0,22	p = 0,002
Ingestion de macroalgues calcifiées	0,25	0,76	-0,58	p = 0,001
Ingestion de gazon algal	0,41	0,45	0,77	p = 0,004
Ingestion d'Invertébrés	0,78	-0,32	0,24	p = 0,001
Ingestion de sédiment	-0,51	0,12	-0,23	p = 0,070
Axe de l'analyse canonique ACR n°1	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Valeurs propres	0,27	0,07	0,04	
Corrélations espèces-variables	0,76	0,63	0,44	
Variance expliquée (%) :				
-données sur les espèces	27,0	7,0	3,9	
-données espèces-variables	68,2	17,7	9,9	
Variance expliquée par les variables	40,0 %			

ACR n°2	Coefficient de corrélation			Tests par permutations
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Variable explicatives				
Ingestion de gazon algal	0,95	-0,23	-0,20	p = 0,001
Ingestion de macroalgues calcifiées	-0,39	0,89	0,24	p = 0,007
Ingestion de sédiment	-0,20	-0,16	0,97	p = 0,050
Ingestion de macroalgues molles				NS
Ingestion d'Invertébrés				NS
Axe de l'analyse canonique ACR n°1	Axe 1	Axe 2	Axe 3	
Valeurs propres	0,19	0,09	0,03	
Corrélations espèces-variables	0,65	0,50	0,66	
Variance expliquée (%) :				
-données sur les espèces	19,1	8,7	2,8	
-données espèces-variables	62,4	28,5	9,1	
Variance expliquée par les variables	33,0 %			

Annexe 13 : Résultats des analyses de variance univariées (ANOVA) effectuées sur **A)** les concentrations en protéines **B)** les concentrations en lipides, **C)** les concentrations en glucides solubles et **D)** les concentrations en glucides insolubles.

A. Protéines	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	7	12005,5	1715,1	55,3	p < 0,0001
Résidus	36	1115,4	31,0		

B. Lipides	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	7	2512,8	359,0	34,1	p < 0,0001
Résidus	36	379,2	10,5		

C. G. solubles	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	7	4859,1	694,2	21,9	p < 0,0001
Résidus	36	1143,1	31,8		

C. G. insolubles	Df	Sum sq	Mean sq	F	Significativité
Sources	7	16774,4	2396,3	75,3	p < 0,0001
Résidus	36	1145,6	31,8		

Annexe 14 : Résultats des comparaisons de concentrations A) en protéines (cellules claires) et en lipides (cellules grisées), B) en glucides solubles (cellules claires) et en glucides insolubles (cellules grisées), par les tests de Tukey. $p < 0,0001$ sont indiqué par « 0,000 ». Aspi : *Acanthophora spicifera*, Dpul : *Dictyota cf pulchella*, Afra : *Amphiroa fragilissima* ; Tfra : *Tricleocarpa fragilis*, Invert : Invertébrés.

A.	Aspi	Dpul	Afra	Tfra	Gazon	Detritus	Corail	Invert
Aspi	-	0,20	0,64	0,99	0,38	0,96	0,000	0,04
Dpul	0,000	-	0,001	0,003	0,000	0,88	0,000	0,99
Afra	0,99	0,000	-	0,48	0,99	0,11	0,000	0,000
Tfra	0,91	0,000	0,99	-	0,73	0,42	0,000	0,000
Gazon	0,01	0,000	0,002	0,000	-	0,03	0,000	0,000
Detritus	0,80	0,000	0,41	0,08	0,48	-	0,000	0,52
Corail	0,12	0,000	0,02	0,000	0,80	0,98	-	0,000
Invert	0,000	0,87	0,000	0,000	0,01	0,000	0,000	-

B.	Aspi	Dpul	Afra	Tfra	Gazon	Detritus	Corail	Invert
Aspi	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000	0,000
Dpul	0,01	-	0,05	0,003	0,02	0,000	0,04	0,000
Afra	0,000	0,000	-	0,99	0,99	0,39	0,99	0,16
Tfra	0,000	0,000	0,96	-	0,99	0,31	0,89	0,05
Gazon	0,000	0,000	0,42	0,87	-	0,17	0,99	0,02
Detritus	0,22	0,99	0,000	0,000	0,001	-	0,02	0,99
Corail	0,06	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	0,000
Invert	0,41	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,84	-

Annexe 15 : Valeurs moyennes des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰ \pm IC) des consommateurs (poissons Scaridae) et des sources collectées dans l'herbier à Magnoliophytes marins. Chloro : Chlorophyte ; Ochro : Ochrophyte ; Magno : Magnoliophyte marin.

Type d'échantillon	Phyla	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Matière organique particulaire		-18,4 \pm 0,10	3,9 \pm 0,90
Biofilm du sédiment		-11,4 \pm 0,20	1,8 \pm 0,10
Détritus		-13,0 \pm 0,03	3,3 \pm 0,08
<i>Halimeda cf copiosa</i>	Chloro	-17,8 \pm 0,06	2,1 \pm 0,09
<i>Halimeda incrassata</i>	Chloro	-12,0 \pm 0,04	1,6 \pm 0,04
<i>Chaetomorpha sp</i>	Chloro	-17,2 \pm 0,73	2,5 \pm 0,03
<i>Udotea flabellum</i>	Chloro	- 8,6 \pm 0,03	1,2 \pm 0,09
<i>Anadyomene stellata</i>	Chloro	-13,5 \pm 0,25	1,5 \pm 0,28
<i>Caulerpa cupressoides</i>	Chloro	-8,3 \pm 0,13	2,1 \pm 0,03
<i>Padina sp</i>	Ochro	-5,2 \pm 0,10	2,5 \pm 0,20
<i>Dictyota cf pulchella</i>	Ochro	-13,5 \pm 0,20	2,8 \pm 0,05
<i>Thalassia testudinum</i> (jeunes feuilles)	Magno	-7,2 \pm 0,04	2,2 \pm 0,03
<i>Thalassia testudinum</i> (feuilles sénescents)	Magno	-7,3 \pm 0,14	1,8 \pm 0,19
<i>Thalassia testudinum</i> (feuilles avec épiphytes)	Magno	-7,2 \pm 0,06	2,0 \pm 0,05
<i>Syringodium filiforme</i>	Magno	-4,7 \pm 0,12	1,6 \pm 0,06
Invertébrés benthiques		-11,8 \pm 0,50	5,1 \pm 0,20
<i>Sparisoma radians</i>		-9,6 \pm 0,80	6,4 \pm 0,24
<i>Scarus iseri</i>		-11,6 \pm 0,40	5,9 \pm 0,30
<i>Cryptotomus roseus</i>		-11,3 \pm 1,20	6,7 \pm 0,20

Annexe 16 : Résultats des comparaisons multiples des signatures en carbone (cellules claires) et des signatures en azote (cellules grisées) entre les sources collectées dans l'herbier, réalisées par le test de Tukey. $p < 0,0001$ sont indiqués par « 0,000 ».

	Aste	Ccup	Dic	Hcup	Hinc	Pad	Ufla	Chae	Det	Inv	Tt(S)	Tt(J)	Tt(E)	Sfil
Aste	-	0,00	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ccup	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Dic	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hcup	0,00	0,99	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hinc	0,99	0,00	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00
Pad	0,00	0,03	0,63	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17
Ufla	0,06	0,00	0,00	0,00	0,003	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Chae	0,00	0,04	0,51	0,01	0,00	0,99	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Det	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Inv	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00
Tt(S)	0,06	0,04	0,00	0,21	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,96	0,99	0,00
Tt(J)	0,00	0,99	0,00	0,92	0,00	0,10	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	-	0,99	0,00
Tt(E)	0,00	0,99	0,00	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,46	-	0,00
Sfil	0,99	0,00	0,00	0,00	0,99	0,00	0,002	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	-

Aste : *Anadyomene stellata* ; Ccup : *Caulerpa cupressoides* ; Dic : *Dictyota cf pulchella* ; Hcup : *Halimeda copiosa* ; Hinc : *Halimeda incrassata* ; Pad : *Padina* sp ; Ufla : *Udotea flabellum* ; Chae : *Chaetomorpha* sp ; Det : détritius ; Inv : Invertébrés ; Tt(S) : *Thalassia testudinum* (vieilles sénescences) ; Tt(J) : *Thalassia testudinum* (feuilles jeunes) ; Tt(E) : *Thalassia testudinum* (feuilles épiphytées) ; Sfil : *Syringodium filiforme*.

Annexe 17 : Concentrations moyennes (en % de matière organique sèche \pm IC) en protéines, glucides solubles (G. solubles), insolubles (G. insolubles) et en lipides mesurées pour les sources collectées dans l'herbier. Les noms complets des macroalgues et des Magnoliophytes sont présentés en Annexe VI.1. Résultats des analyses univariées (ANOVA) testant les différences de concentrations entre les sources, pour chaque macronutriment.

Sources	Protéines	G. solubles	G. insolubles	Lipides
Détritus	23,5 \pm 4,2	16,3 \pm 2,4	48,7 \pm 4,1	11,5 \pm 3,0
<i>Chaetomorpha</i> sp	22,2 \pm 4,9	9,0 \pm 0,5	65,5 \pm 5,3	3,3 \pm 0,6
<i>Padina</i> sp	29,8 \pm 5,4	11,2 \pm 6,0	45,8 \pm 1,9	13,2 \pm 1,3
<i>D. pulchella</i>	19,9 \pm 4,8	8,9 \pm 2,4	45,1 \pm 4,1	26,1 \pm 1,8
<i>C. cupressoides</i>	10,0 \pm 1,3	12,2 \pm 0,1	57,4 \pm 1,4	20,5 \pm 0,6
<i>A. stellata</i>	68,8 \pm 5,4	11,3 \pm 1,7	13,4 \pm 4,2	6,5 \pm 0,2
<i>H. copiosa</i>	34,1 \pm 4,9	15,5 \pm 6,8	37,6 \pm 12,0	12,8 \pm 0,7
<i>H. incrassata</i>	17,1 \pm 0,7	11,8 \pm 2,2	49,4 \pm 1,3	21,6 \pm 3,4
<i>T. testudinum</i>	47,9 \pm 1,6	9,8 \pm 0,9	33,2 \pm 1,5	9,2 \pm 1,7
Invertébrés	26,6 \pm 4,4	34,1 \pm 3,4	16,1 \pm 3,5	23,2 \pm 2,5
ANOVA	F _(9,32) = 31,8 p < 0,0001	F _(9,32) = 26,5 p < 0,0001	F _(9,32) = 45,6 p < 0,0001	F _(9,32) = 23,3 p < 0,0001

Annexe 18 : Résultats des comparaisons multiples des concentrations entre les sources collectées dans l'herbier, réalisées par le test de Tukey. A) comparaisons des concentrations en protéines (cellules claires) et en lipides (cellules grisées), B) comparaisons des concentrations en glucides solubles (cellules claires) et en glucides insolubles (cellules grisées). $p < 0,0001$ sont indiqués par « 0,000 ».

A.	Aste	Ccup	Dic	Hcop	Hinc	Pad	Chae	IVT	Det	Ttest
Aste	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
Ccup	0,000	-	0,42	0,00	0,81	0,003	0,18	0,002	0,02	0,000
Dic	0,000	0,48	-	0,07	0,99	0,43	0,99	0,67	0,99	0,000
Hcop	0,33	0,11	0,000	-	0,01	0,99	0,19	0,54	0,12	0,08
Hinc	0,000	0,99	0,76	0,04	-	0,15	0,97	0,23	0,74	0,000
Pad	0,25	0,16	0,001	0,99	0,06	-	0,76	0,43	0,75	0,99
Chae	0,96	0,000	0,000	0,02	0,000	0,02	-	0,96	0,99	0,000
IVT	0,000	0,95	0,92	0,001	0,99	0,001	0,000	-	0,96	0,000
Det	0,36	0,005	0,000	0,99	0,001	0,99	0,01	0,000	-	0,000
Ttest	0,99	0,003	0,000	0,92	0,001	0,85	0,42	0,000	0,98	-

B.	Aste	Ccup	Dic	Hcop	Hinc	Pad	Chae	IVT	Det	Ttest
Aste	-	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,99	0,000	0,002
Ccup	0,99	-	0,16	0,002	0,70	0,22	0,68	0,000	0,33	0,000
Dic	0,99	0,99	-	0,76	0,99	0,99	0,002	0,000	0,99	0,18
Hcop	0,94	0,99	0,54	-	0,20	0,67	0,000	0,000	0,08	0,99
Hinc	0,99	0,99	0,99	0,97	-	0,99	0,02	0,000	0,99	0,02
Pad	0,99	0,99	0,99	0,93	0,99	-	0,002	0,000	0,99	0,13
Chae	0,99	0,99	0,99	0,57	0,99	0,99	-	0,000	0,001	0,000
IVT	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	0,000	0,001
Det	0,64	0,84	0,15	0,99	0,76	0,62	0,17	0,000	-	0,003
Ttest	0,99	0,99	0,99	0,72	0,99	0,99	0,99	0,000	0,29	-



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jembe

Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* and *Stegastes adustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles): Inference from stomach content and stable isotope analysis

Charlotte R. Dromard ^{a,*}, Yolande Bouchon-Navaro ^a, Sébastien Cordonnier ^a, Marie-France Fontaine ^b, Marc Verlaque ^b, Mireille Harmelin-Vivien ^b, Claude Bouchon ^a

^a DYNECAR, LABEX CORAIL, Laboratoire de Biologie Marine, Université des Antilles et de la Guyane, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

^b Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO), Aix-Marseille Université, CNRS/IRD UM 110, Campus de Luminy Case 901, 13288 Marseille cedex 9, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 June 2012

Received in revised form 18 December 2012

Accepted 22 December 2012

Available online xxxx

Keywords:

Biochemistry

Caribbean

Coral reefs

Pomacentridae

Stable isotope

Stomach content

ABSTRACT

Stegastes planifrons and *Stegastes adustus* are two abundant territorial damselfishes of Caribbean coral reefs. Their trophic niches and their food utilisation on Guadeloupean reefs at two contrasting sites were compared on the basis of stomach content and stable isotope analyses ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios). While ingested food items slightly differed between species, the assimilation of each food source (macroalgae, turf, benthic invertebrates and detritus) calculated with a concentration-dependent mixing model was similar. Macroalgae, that presented the highest nutritional values, contributed to 33% in biomass of their diet. Invertebrates, algal turf and detritus showed similar nutritional values, while they presented different contributions to the diet of *Stegastes*. Stable isotope ratios indicated similar fish trophic level and similar isotopic structure on a territory scale, showing a similar trophic niche of the two damselfish at the two sites. However, co-occurrence in the same shallow habitat was associated with a reduction in the size of the territory of *S. adustus* and an increase in the number of species of macroalgae inside their territory, suggesting spatial competitive interactions.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In the Caribbean, the degradation of coral communities has been observed over the past few decades, mainly due to the decline of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi, 1845), coral diseases and overfishing of herbivorous fish, in conjunction with natural and anthropogenic disturbances (global climate change and pollution) (Hughes, 1994; Bouchon et al., 2008a,b). One of the most important consequences of these disturbances is the “algal phase-shift”, i.e. the replacement of scleractinian coral dominated communities by macroalgae-dominated communities, which represents a major threat for the balance of coral reef ecosystems (McManus and Polsenberg, 2004; Burkepile and Hay, 2006; Norström et al., 2008; Bruno et al., 2009). However, such disturbances can also have a serious impact on the ecology of coral reef fishes, including habitat changes and the alteration of their ecological and trophic niches (Bozec et al., 2005; Newsome et al., 2007).

On Guadeloupean coral reefs, the threespot damselfish *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) and the dusky damselfish *Stegastes adustus* (Troschel, 1865) are the most abundant territorial damselfish species. Like most of the species of the genus *Stegastes* (Jenyns, 1840), *S. planifrons*

and *S. adustus* are referred to as “farmers” and cultivate algal lawns or “turfs” as a food resource in their territory (Ceccarelli et al., 2001). Their aggressive behaviour enables them to exclude larger herbivorous fishes from their territory and to control algal growth (Myrberg and Thresher, 1974; Thresher, 1976; Brawley and Adey, 1977; Lassuy, 1980; Hata and Kato, 2004; Ceccarelli et al., 2005; Gobler et al., 2006). *Stegastes* play a major role in coral reef ecosystems by their impact on benthic communities. Grazing activities decelerate the succession of algal assemblages, prolonging a high-diversity of algae at a mid-succession stage in algal turf (Sammarco, 1983; Hinds and Ballantine, 1987; Ferreira et al., 1998; Hata et al., 2002; Ceccarelli et al., 2005; Gobler et al., 2006; Ceccarelli, 2007; Hoey and Bellwood, 2010). Moreover, the defence of territories increases the abundance and the species richness of benthic invertebrates (Lobel, 1980; Wilson and Bellwood, 1997) and corals (Glynn and Colgan, 1988; Gochfeld, 2009).

While these two species display similar morphology and territorial behaviour, they usually differ in habitat utilisation. *S. planifrons* prefers live corals, especially thickets of *Acropora* spp. (Itzkowitch, 1978; Williams, 1978; Tolimieri, 1998; Rivera-Betancourt, 2009) while *S. adustus* occurs in a less structurally complex and shallower habitat (Emery, 1973; Waldner and Robertson, 1980; Gutiérrez, 1998). However, the recent decline of *Acropora* species in the Caribbean has forced *S. planifrons* to move from *Acropora* to *Montastraea* species (Precht et al., 2010) in shallower waters. In this study, the two species were spatially separated by depth at the first site, whereas fish territories

* Corresponding author at: Laboratoire de Biologie Marine, Université des Antilles et de la Guyane, Campus de Fouillole, B.P. 592, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe, France. Tel.: +33 590 483 005; fax: +33 590 483 283.

E-mail address: cdromard@univ-ag.fr (C.R. Dromard).

were found juxtaposed at the same depth at the second site. The close cohabitation of the two species on the reef could involve competitive interactions for place and for food resources.

Several studies have been carried out on *S. planifrons* and *S. adustus*, focusing on their territoriality (Mahoney, 1981; Osorio et al., 2006), recruitment (Gutiérrez, 1998), settlement (Waldner and Robertson, 1980; Precht et al., 2010), ecology (Williams, 1978), physiology (Cleveland and Montgomery, 2003) and diet (Randall, 1967; Emery, 1973; Lobel, 1980). However, the comparison of their trophic niches has received little attention, in contrast to damselfishes in other regions (Frédérich et al., 2009; Ho et al., 2009; Hata and Umezawa, 2011).

While behavioural observations in the field provide information on food preferences and feeding patterns, stomach content analysis is the only basis for quantifying fish diet with certainty. However, this necessary method provides a snapshot that reflects the most recent meal, but not the overall diet or the assimilated food (Lajtha and Michener, 1994). Analyses of the ratio of heavy to light isotopes of elements, such as carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ as $\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ as $\delta^{15}\text{N}$), represent a useful and complementary tool to study trophic relationships. At the base of the food web, the primary producers often imprint the biological molecules that they manufacture with distinct carbon and nitrogen ratios (also called “isotopic signatures”). Consumers incorporate food source signatures in their body, via consumption and tissue synthesis, with a consistent enrichment of stable isotopes at each trophic level (called “fractionation factors”). Thus, stable isotopes can be used to determine the origin of organic matter assimilated by a consumer (Peterson and Fry, 1987; Cabana and Rasmussen, 1994; Lajtha and Michener, 1994; Post, 2002). Isotopic analyses provide information on long-term assimilated food sources and are frequently used to assess the trophic niche widths of species (Bearhop et al., 2004; Newsome et al., 2007). Combining stomach content and isotopic analyses thus represents a powerful approach for diet and trophic niche comparisons.

In addition, the nutritional quality of the food resource may help towards understanding the choice of food made by fishes when feeding (Montgomery and Gerking, 1980). Nutritional quality can be evaluated by measuring the concentrations of proteins, lipids and carbohydrates in food resources. High concentrations of proteins, lipids and soluble carbohydrates represent important reservoirs of energy, and indicate high nutritional quality. In contrast, high concentrations of insoluble carbohydrates (cellulose and lignin) are difficult to digest and indicate low nutritional quality (Montgomery and Gerking, 1980; Choat and Clements, 1998; Krogdahl et al., 2005).

In this study, we compared the trophic niches of *S. planifrons* and *S. adustus* at two contrasting sites on Guadeloupean reefs in order to understand how the two species share the resources available. At one site, the two species exhibited depth partitioning with *S. planifrons* living deeper than *S. adustus*, while at the other site, both species were found in the same shallow habitat. We hypothesised that 1) the two fish species could present similar trophic niches in terms of resources ingestion and assimilation when depth partitioning occurred, 2) the nutritional quality of sources could explain the contributions of food items to fish diet, 3) between site differences in terrigenous and human influences could induce an alteration of the isotopic signatures and 4) alterations of diet and/or behaviour could result from the cohabitation of the two species in the same habitat, revealing competitive interactions.

2. Material and methods

2.1. Study sites

This study was carried out in Guadeloupe, Lesser Antilles (16°15'N; 61°30'W), on two contrasting reef systems (Fig. 1). One site was located at Ilets Pigeon (IP) on the leeward west coast of the island. From the shore of Ilets Pigeon down to 16 m depth, the slope is gentle with its

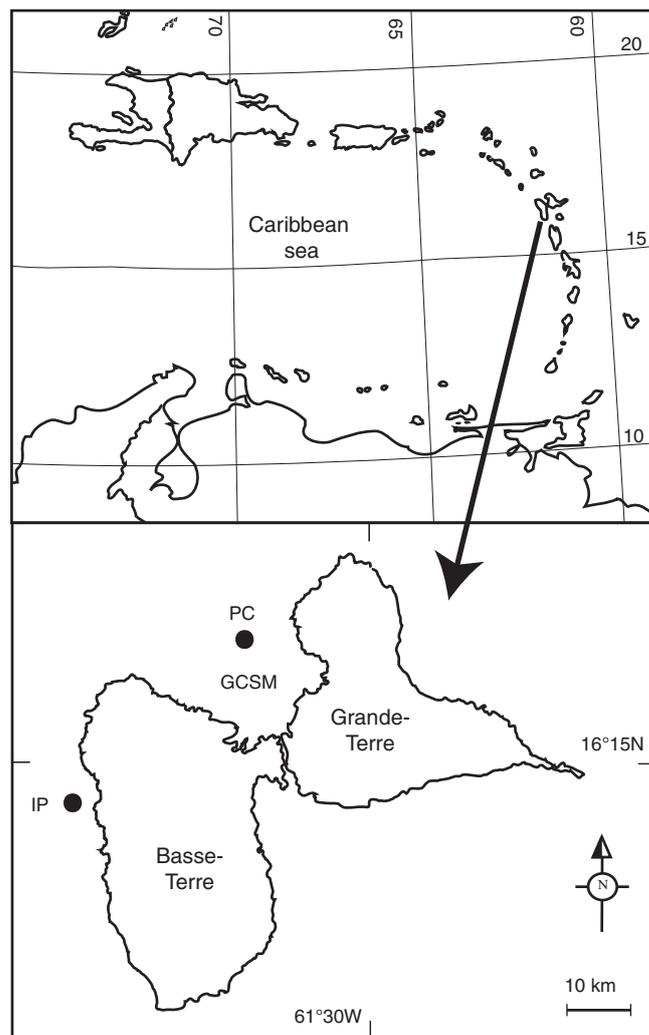


Fig. 1. Location of Guadeloupe in the Caribbean (A) and locations of the two sites studied at Guadeloupe (B). IP: Ilets Pigeon; PC: Passe-à-Colas; GCSM: Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay.

higher part composed of rocky blocks colonised by a non reef-building coral community (“vaneer reef”). The coral community is dominated by *Montastraea annularis* (Ellis & Solander, 1786) and *Montastraea faveolata* (Ellis & Solander, 1786) coral species and the coral cover is estimated at around 30% (Bouchon et al., 2008c). At IP, *S. adustus* was found from 5 to 8 m depth on a rocky substratum without coral colonies, while *S. planifrons* lived deeper, mostly on *M. annularis* and *M. faveolata* colonies, between 12 and 15 m. The other site was located at Passe-à-Colas channel (PC) on the barrier reef of the Grand Cul-de-Sac Marin Bay (GCSM), located on the northern coast of Guadeloupe. This site was located on the top of the steep side of a channel. A calcified flagstone colonised by small coral patches that are better developed on the channel side characterises this site. At PC, the two damselfish species were found between 10 and 12 m depth, sharing the same environment. The territories of *S. adustus* and *S. planifrons* were similarly constituted of rocks and patches of living coral colonies of *M. annularis* and *Porites porites* (Pallas, 1766). Both sites are sheltered from trade-wind surge. The IP site is exposed to moderate currents parallel to the west coast of Guadeloupe. The PC site is a channel cut in the barrier reef where currents alternate in direction according to the tides. During the ebb tide, the site is bathed with lagoonal waters with high sediment and organic matter load, coming from mangrove-bordered coasts. The lagoon is also linked to a large river providing waters from surrounding

cities. So, Passe-à-Colas is affected by greater terrigenous and human influences than Ilets Pigeon.

2.2. Stomach content analysis

To study fish diet composition, 5 individuals per species and site were speared between February and April 2010 in the morning (between 09:00 and 11:00 a.m.). As no seasonal difference of diet was observed in these species (Ferreira et al., 1998; Cleveland and Montgomery, 2003), 49 individuals (10 *S. planifrons* and 15 *S. adustus* at Ilets Pigeon; 13 *S. planifrons* and 11 *S. adustus* at Passe-à-Colas) were speared in July 2010 to increase sample size. Fish were immediately stored in an icebox and transported to the laboratory. Total lengths of fish were measured to the nearest mm. Their size ranged from 96 to 109 mm for *S. planifrons* and 82 to 120 mm for *S. adustus*, which corresponded to size at maturity (Froese and Pauly, 2011). Stomachs were removed and preserved in 10% buffered formalin. Stomach contents were sorted under a binocular microscope into four alimentary categories: algal turf, benthic macroalgae, benthic invertebrates and sediment. Algal turf is defined as upright branches of primarily filamentous taxa and larger algae at a juvenile stage (Hay, 1981), while benthic macroalgae refer to mature erect algae (corticated, fleshy and calcified macroalgae) (Steneck and Dethier, 1994). Due to negligible amounts, sediments were removed from analyses. Each category was oven dried at 50 °C to constant weight and weighed to the nearest mg after drying. The dry weight of each category was expressed as percentages of the total dry weight of stomach contents for each fish (W%) (Hyslop, 1980). Benthic invertebrates were identified to phylum and counted before being dried. The mean abundance of each benthic invertebrate phylum in stomach contents was calculated for each species.

Normality and homogeneity of data were tested respectively with Shapiro–Wilks and Levene's tests. Dry weight percentages of each food category were arcsin transformed prior to the analysis and used as response variables. The proportions of each food item were tested with one-way ANOVAs between 4 situations (corresponding to the two fish species at two sites). ANOVAs enabled us to perform multiple comparisons with post hoc Tukey's HSD post hoc tests. The number of benthic invertebrates in stomach contents was compared between fish species with Student *t* tests.

2.3. Samplings inside fish territories

Sampling was performed between February and April 2010. At each site, five territories of each fish species were chosen haphazardly and delimited by a method adapted from Odum and Kuenzler (1955). Aggressive fish movements were observed during 15 min. Coloured strips were then placed on the bottom where fish stopped chasing intruders and turned back to mark the boundary of its territory. A picture of each territory was taken to estimate its surface area by a numerical analysis with Adobe™ Photoshop. As data were normal, territory sizes were compared with one-way analysis of variance (ANOVA), using 4 categories of factor corresponding to the four situations (two sites and two fish species). ANOVAs were combined with a Tukey's honestly significant difference (HSD) post hoc test to perform multiple comparisons.

In each territory, fish were speared, macroalgae hand collected, and turf scraped and collected with an air sucker (Stoddart and Johannes, 1978) connected to a 500- μ m meshed-collector bag to sample the benthic invertebrates that were living in the turf. In the laboratory, a small piece of *Stegastes* dorsal white muscle was sampled and preserved at –20 °C. Algal turf was sorted under a binocular microscope to exclude all benthic invertebrates, which were preserved independently as a potential food source. Algal turf was not sorted to specific level and was pooled in a single category per territory. Due to the small amount of benthic invertebrates found in turf, they were also pooled in a same category per territory. The different species of macroalgae

were sorted and analysed independently. Among the macroalgae species, we recorded the number of species found inside each territory and grouped them into three categories: “palatable”, “rare” (species found in only one territory) and “calcified” species. Number of macroalgae species collected inside territories was compared with one-way analysis of variance (ANOVA), using 4 categories of factor corresponding to the four situations (two sites and two fish species), followed by Tukey's post hoc test to perform multiple comparisons.

Detritus, including detrital material and bacteria (Crossman et al., 2001), were collected at the bottom of the dishes in which the thalli of macroalgae were cleaned. Detritus were observed with a stereomicroscope to ensure that no epiphytes were collected by this method. All samples were preserved at –20 °C before being processed for isotopic or biochemical analyses.

2.4. Stable isotope analyses and mixing model

For stable isotope analyses, the *Stegastes* white muscle and the potential food sources were freeze-dried before being ground into a homogenous powder. C and N stable isotope ratios of fish muscle were determined on the same sample. For food sources, which might contain carbonates (benthic invertebrates, detritus and algal turf), analyses were performed on two subsamples. For $\delta^{13}\text{C}$, a subsample was acidified drop by drop with 1 N HCl to remove calcified material that presents a higher $\delta^{13}\text{C}$ than organic material (De Niro and Epstein, 1978). For $\delta^{15}\text{N}$, a non-acidified subsample was used, as acidification can modify $\delta^{15}\text{N}$ (Pinnegar and Polunin, 1999). Nitrogen and carbon isotope ratios were determined by a continuous flow mass spectrometer (Thermo Fisher™, delta V Advantage) coupled with an elementary analyser (Thermo Fisher™, Flash EA 1112) to measure carbon and nitrogen concentrations ([C]% and [N]%) of the sources. Isotopic ratios were expressed in standard delta notation (δ values (‰)) according to the following formula: $\delta = 1000 [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} - 1]$, where *R* is the ratio of the heavy to light isotope (i.e. $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ or $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$), R_{sample} is measured for fish and sources and R_{standard} is an international standard (Vienna Pee Dee belemnite limestone carbonate for carbon and atmospheric air for nitrogen).

The Bayesian mixing model SIAR v4.0 (Stable Isotopes Analysis in R) developed by Parnell et al. (2010) was used to estimate the relative contribution of each food source to the diet of the two species. Due to the omnivorous diet of both species (presence of animal and vegetal items) we used the concentration-dependent mixing model as recommended by Phillips and Koch (2002). This model deals with unequal assimilation of carbon and nitrogen, and assumes that for each element, the contribution of a source is proportional to the assimilated biomass times the elemental concentrations in that source. Four mixing models were run with SIAR, corresponding to each fish species at each site. Thus, we entered in each model the respective carbon and nitrogen signatures of fish muscles and sources (mean \pm SD) corresponding to each situation. The model took into account the elemental concentrations ([C]% and [N]%) of source. As isotopic signatures, the mean carbon and nitrogen elemental concentration of sources (\pm SD) were used respectively to the fish territory at each site. The elemental concentrations of macroalgae and algal turf were corrected to consider the indigestible part contained in these two sources. To correct the elemental concentrations of macroalgae and turf, we used the proportions of insoluble carbohydrates measured during the biochemical analysis. The elemental concentrations for invertebrates and detritus were not corrected, because we used the elemental concentrations from acidified samples for these two sources. Without carbonates, invertebrates and detritus are assumed to be entirely digestible (no cellulose or fibres). Finally, the mixing model considers carbon and nitrogen fractionation factors. We calculated C and N fractionation factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) according to each situation (two fish territories at each site), using the algorithm described by Caut et al. (2009). Calculations were performed on each food source and the fractionations obtained were

then averaged in each situation. We found similar fractionation factors for the four situations, and these values were in agreement with previous studies on *Stegastes* (Mill et al., 2007; Hata and Umezawa, 2011). Due to their similarity, we used mean C and N fractionation factors ($\pm 95\%$ CI) for the four mixing models: $\Delta^{13}\text{C} = 1.6 \pm 0.5\%$ for carbon and $\Delta^{15}\text{N} = 5.1 \pm 0.4\%$ for nitrogen.

Each sample type (muscles, turf, macroalgae, detritus and invertebrates) was compared between sites with non-parametric Kruskal–Wallis one-way analysis of variance because no transformation made data normal and because the size of samples was small. Kruskal–Wallis tests have also been used to compare signatures of each sample type between fish territories at each site. Considering independently the sources collected in *S. planifrons* and in *S. adustus* territories at each site, we compared carbon and nitrogen signatures of the potential sources with multivariate analyses of variance (MANOVAs) to ensure that the signatures of sources were statistically different to each other in each situation. Carbon and nitrogen signatures corresponded to the response variables while sample type was used as factor. As differences were demonstrated with MANOVAs, the differences of signatures between the types of source were then tested with one-way ANOVAs in order to perform multiple comparisons with Tukey's HSD post hoc tests.

2.5. Biochemical analysis

Concentrations of proteins, lipids, soluble and insoluble carbohydrates were measured in algal turf, detritus, invertebrates and “palatable” macroalgae (ESM 1) associated with *Stegastes* territories. “Rare” macroalgal species, referring to species found in only one fish territory, were not considered in the biochemical analysis. “Calcified” macroalgal species were also removed from the biochemical analysis because they were not found in stomach contents and they are assumed to be avoided by the fish (Ferreira et al., 1998). Unfortunately, it was not possible to measure biochemical concentrations in benthic invertebrates at Passe-à-Colas, due to their low abundance. Therefore, the concentrations measured in invertebrates at Ilets Pigeon were used for nutritional analysis for the two sites.

Protein concentrations were measured according to a modified method of Lowry et al. (1951). Soluble and insoluble carbohydrates were determined by a modified method of Dubois et al. (1956). Finally, lipids were extracted and measured following the method of Bligh and Dyer (1959), modified by Mayzaud and Martin (1975). All concentrations were expressed as mg g^{-1} of matter dry weight.

To compare biochemical concentrations of proteins, lipids and carbohydrates between food categories, we firstly used a MANOVA considering independently the data from each site. When differences were demonstrated with MANOVAs, the differences of concentrations of each macronutrient between food categories were then tested with one-way ANOVAs. Multiple comparisons were then done with Tukey's HSD post hoc tests. All statistical analyses were performed with R (version 12.2).

3. Results

3.1. Territory sizes

Territory sizes showed significant differences according to the four situations (ANOVA, $F_{(3,38)} = 13.6$, $p < 0.0001$). Results of the Tukey's HSD post-hoc tests are summarised in Table 1. *S. adustus* defended larger territories at IP than at PC, while *S. planifrons* defended a similar territory size at the two sites (Table 1). No difference of territory size between species was observed at PC, where the two species coexisted and colonised on average ($\pm 95\%$ CI) $1.26 (\pm 0.24) \text{m}^2$ of reef. However, at IP, where depth partitioning between species was observed, the mean size of territories defended by *S. adustus* was 2.6 times larger than those defended by *S. planifrons* (Table 1).

Table 1

Territory size ($\text{m}^2 \pm 95\%$ CI) of *Stegastes adustus* and *Stegastes planifrons* at Ilets Pigeon and at Passe-à-Colas. Territory sizes were compared between four situations (two fish species and two sites). p Values indicate the results of Tukey's HSD post hoc test. Results in bold show significant differences of territory sizes.

Species/sites	Ilets Pigeon	Passe-à-Colas	p Values
<i>S. planifrons</i>	1.08 \pm 0.17	1.33 \pm 0.24	0.94
<i>S. adustus</i>	2.83 \pm 0.57	1.18 \pm 0.26	0.0001
p Values	0.0001	0.97	–

3.2. Composition of macroalgal community within territories

A total of 25 species of macroalgae were recorded inside fish territories, with higher total species richness at PC than IP (ESM 1). At IP, 6 macroalgal species were collected inside fish territories whereas 24 were found at PC (ESM 1). According to the four situations (two fish territories at two sites), differences have been found in the mean number of “palatable” macroalgae per fish territory (ANOVA, $F_{(3,16)} = 11.9$, $p = 0.0002$) and “calcified” macroalgae per fish territory (ANOVA, $F_{(3,16)} = 19.8$, $p = 0.0001$). At IP, composition and mean number of macroalgal species was similar between territories of the two fish species (Tukey's HSD test, Table 2). At PC, a higher number of palatable and calcified macroalgae species were found inside *S. adustus* territories than inside *S. planifrons* territories (Tukey's HSD test, Table 2).

3.3. Damselfish diet

According to the four situations (two fish species and two sites), significant differences of ingestion were found for macroalgae (ANOVA, $F_{(3,44)} = 5.9$, $p = 0.002$), turf (ANOVA, $F_{(3,44)} = 5.3$, $p = 0.003$) and invertebrates (ANOVA, $F_{(3,44)} = 16.3$, $p = 0.0001$).

S. adustus presented a similar diet at both sites with mean proportions ($\pm 95\%$ CI) of 38.8% ($\pm 0.2\%$) of turf, 34.0% ($\pm 0.9\%$) of macroalgae and 27.2% ($\pm 0.7\%$) of benthic invertebrates (Tukey's HSD tests, all $p > 0.99$). By the same way, *S. planifrons* ingested similar proportions of macroalgae and invertebrates at the two sites (Tukey's HSD test, respectively $p = 0.06$ and $p = 0.94$) (Fig. 2). Concerning the difference of diet between species, *S. planifrons* ingested a higher proportion of benthic invertebrates than *S. adustus* at both sites (Tukey's HSD test, $p = 0.0001$, Fig. 2).

The same groups of benthic invertebrates were found in the stomach contents of both damselfish species, but in different abundance (Fig. 3). Copepods, gastropods and bivalves were significantly more abundant in *S. planifrons* diet (Student *t* tests, respectively $t_{27} = 14.2$, $p = 0.0001$; $t_{26} = 3.19$, $p = 0.004$ and $t_{27} = 2.84$, $p = 0.008$). No significant difference of polychaete numbers was found between the two species (Student *t* test, $t_{42} = 0.46$, $p = 0.65$), whereas the group “Others” (i.e.: zoea, foraminiferans, ostracods and penaeids) was the only category that was more abundant in *S. adustus* diet (Student *t* test, $t_{42} = -2.03$, $p = 0.04$).

Table 2

Mean number of macroalgae species per territory ($\pm 95\%$ CI) collected inside *Stegastes adustus* and *Stegastes planifrons* territories at Ilets Pigeon and Passe-à-Colas. Macroalgae were sorted into three categories (palatable, rare and calcified) and total number of macroalgae species per territory was compared between the four situations (two fish species and two sites). p Values indicate the results of Tukey's HSD post hoc test. Results in bold show significant differences.

Macroalgae categories	Fish territory	Ilets Pigeon	Passe-à-Colas	p Values
Palatable macroalgae	<i>S. planifrons</i>	1.8 \pm 0.4	1.6 \pm 0.5	0.97
	<i>S. adustus</i>	1.6 \pm 0.5	4.0 \pm 1.1	0.0006
	p Value	0.97	0.0006	–
Rare macroalgae	<i>S. planifrons</i>	0.2 \pm 0.4	1.4 \pm 1.5	0.49
	<i>S. adustus</i>	0.6 \pm 0.5	2.0 \pm 1.6	0.36
	p Value	0.96	0.88	–
Calcified macroalgae	<i>S. planifrons</i>	0.4 \pm 0.5	1.4 \pm 1.3	0.31
	<i>S. adustus</i>	1.2 \pm 0.4	4.4 \pm 0.5	0.0001
	p Value	0.49	0.0003	–

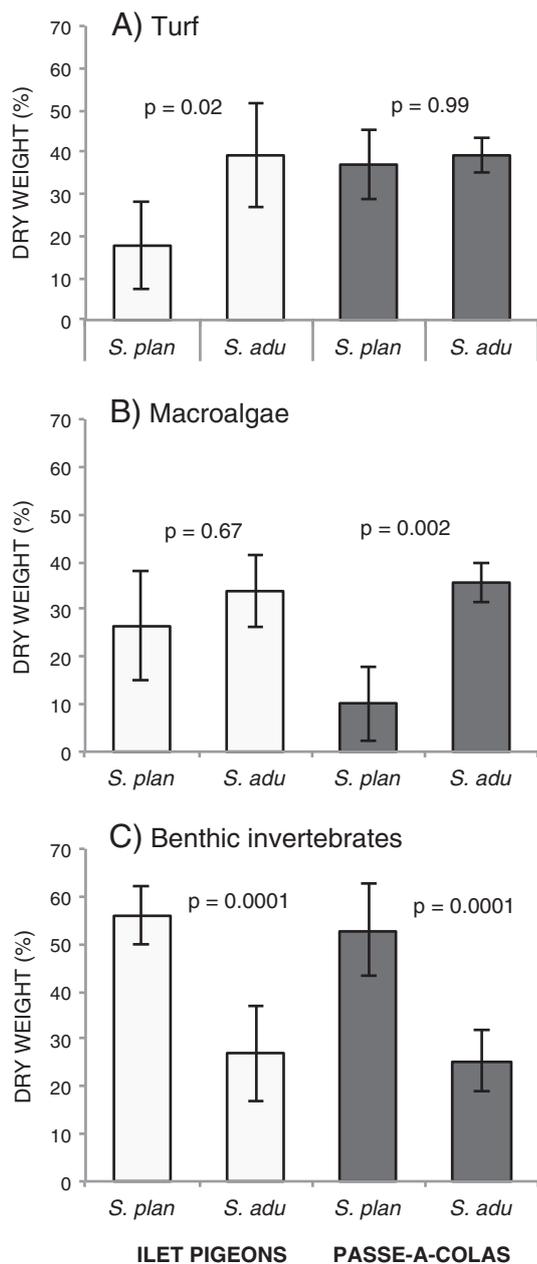


Fig. 2. Dry weight percentages (% \pm 95% CI) of algal turf (A), macroalgae (B) and benthic invertebrates (C) in the diet of *Stegastes planifrons* (*S. plan*) and *Stegastes adustus* (*S. adu*) at Ilets Pigeon and Passe-à-Colas. The ingested proportions of each food item were compared with Tukey's HSD post hoc tests between four situations (two fish species and two each site). Data were arcsin transformed prior to the analysis.

3.4. Stable isotope ratios and trophic structures

The trophic structure for the two damselfishes at the two sites was illustrated in Fig. 4 by plotting $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fish and their four potential food sources: benthic invertebrates, detritus, algal turf and "palatable" macroalgae (Table 3). Calcified and rare species of macroalgae were excluded from the diagram and the models because these species did not represent potential sources for the fish (Montgomery and Gerking, 1980). Comparisons of isotopic signatures between sites showed a statistically significant enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ of fish muscle, turf, macroalgae and detritus at PC compared to IP (Table 4). No general tendency was found for differences of carbon signatures between sites.

At both sites, *S. planifrons* muscle presented depleted carbon signatures compared to *S. adustus* muscle (Table 5). Macroalgae and turf signatures were similar between the two fish territories at each site. Invertebrates and detritus presented variable signatures (Table 5), reflecting the fact that individuals were pooled in the same sample for invertebrates and that detritus corresponded to a mixture of organic matter.

3.5. Trophic fractionations and source contributions

Four mixing models were run according to each site and fish species. Sources collected in each case were significantly different from each other (Table 3). In each case, multiple comparisons showed significant difference between signatures of the four types of sources (Tukey's HSD tests, all $p > 0.07$). The elemental concentrations of carbon and nitrogen of the sources, used in the mixing model, are shown in Table 3.

Mean trophic-step fractionations for carbon and nitrogen (\pm SD) were used in the four mixing models ($\Delta^{15}\text{N} = 5.1 \pm 0.4\%$ and $\Delta^{13}\text{C} = 1.6 \pm 0.5\%$). The concentration-weighted mixing model indicated similar percentages of contribution of each food item to the diet of the two species (Table 6). Detritus and "palatable" macroalgae, the two most important items in terms of assimilation and mean contribution (\pm SD), were respectively 30.8% ($\pm 1.1\%$) and 33.1% ($\pm 3.3\%$) of the diet on average (Table 6). Algal turf contributed on average (\pm SD) to 24.2% ($\pm 2.4\%$) of the diet and benthic invertebrates only 12.0% ($\pm 3.1\%$) (Table 6).

3.6. Biochemical analysis of food resources

Concentrations of proteins, lipids, and soluble and insoluble carbohydrates differed between food sources at Ilets Pigeon (MANOVA, Wilks' lambda = 0.01, $F_{(3,37)} = 32.5$, $p = 0.0001$) and at Passe-à-Colas (MANOVA, Wilks' lambda = 0.08, $F_{(3,76)} = 24.9$, $p = 0.0001$). Considered independently, the concentrations of each macronutrient showed significant differences between the food categories (Table 7).

Macroalgae species had the highest concentrations of proteins, carbohydrates and lipids (Tukey's HSD tests, Table 7). No significant differences were found between detritus, turf and invertebrates concentrations, except for higher insoluble carbohydrate concentrations in algal turf (Tukey HSD tests, Table 7).

4. Discussion

4.1. Similar trophic niches for *S. planifrons* and *S. adustus*

Trophic niches of *S. adustus* and *S. planifrons* were described by both direct observation of stomach content and by evaluation of the long-term assimilation based on the isotopic approach. The three main food items found in their stomach content (macroalgae, turf and benthic invertebrates) were all benthic sources found inside territories. Emery (1973) in the Florida Keys and Randall (1967) in Puerto Rico also report a high proportion of algal matter in the diet of these fish, linked to their territorial farming activity: 56% and 79% for *S. adustus* and 24% and 77% for *S. planifrons*. In the present study, the mean proportion of ingested algal matter (algal turf and macroalgae) reached 48% in *S. planifrons* and 73% in *S. adustus*. Both fish species consumed invertebrates from their territories (polychaetes, molluscs and small crustaceans), with a dominance of copepods for *S. planifrons*, as already observed in the Florida Keys (Emery, 1973). In terms of weight percentage, benthic invertebrates appeared to be the most important item in *S. planifrons* diet. However, most samples of invertebrates included shells or exoskeletons, which may contribute to an over-estimation of their dry weight in stomach contents (Ricciardi and Bourget, 1998). In an additional analysis, we measured the dry weight of shell/exoskeleton-free samples in each category of invertebrates and found that the organic

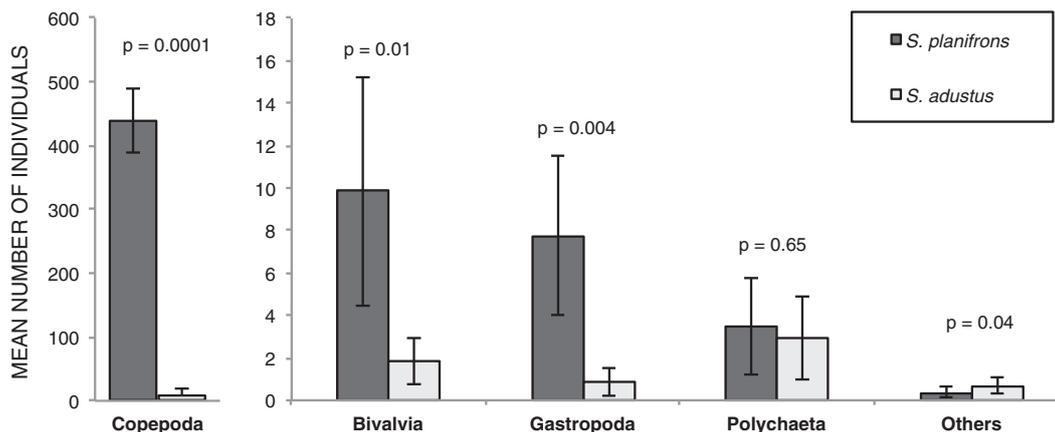


Fig. 3. Mean number of benthic invertebrates ($\pm 95\%$ CI) recorded in stomach content of *Stegastes planifrons* (black) and *Stegastes adustus* (grey), all sites combined. Others = Zoea, Foraminifera, Ostracoda and Penaeidae. Comparisons between *S. planifrons* and *S. adustus* were calculated with Student *t* tests.

matter represented 46.6% of the total dry weight for copepods, 42.4% for gastropods and 39.6% for bivalves. (C. Dromard, unpublished results). When this weight difference is taken into consideration, benthic invertebrates represented only 9% and 14.2% of food ingested by *S. planifrons* at IP and at PC respectively, and represented 0.2% and 1.6% of the food ingested by *S. adustus* at IP and at PC respectively. Thus, even if the proportion of invertebrates was high in stomach contents, especially for *S. planifrons*, the proportion of organic matter (digestible matter) contained in invertebrates represented a minor part. Detritus was not observed in the stomach content of Guadeloupean damselfish, although it represents a potentially valuable food source for herbivorous fishes (Wilson and Bellwood, 1997; Crossman et al., 2001; Wilson et al., 2003). Its absence could be due to several factors. Firstly, this component is formed by tiny particles rapidly degraded by stomach acids and difficult to identify under the binocular microscope. Secondly, detritus could possibly be related to macroalgae and turf found inside stomach content, but the method used did not allow distinction to be made between them. Detritus was thus considered as a potential food source in the concentration-dependent mixing model, in addition to algal turf, palatable macroalgae and benthic invertebrates. The respective contribution of these four items was similar for both fish species and site. The model highlighted the importance of macroalgae and detritus in the diet of the two *Stegastes*, with respective mean contributions to fish diet (\pm SD) of 33.1% (\pm 3.3%) and 30.8% (\pm 1.1%). The importance of macroalgae in *Stegastes* diet was predictable due to particular farming activities (Ceccarelli et al., 2001). Inside their territory,

Stegastes selectively weed out the undesirable macroalgae to maximise the abundance of the palatable macroalgae they preferably consume (Lassuy, 1980; Klumpp et al., 1987; Hata et al., 2002). Detritus is a component of relatively unknown composition, origin and dynamics, but of nutritive importance for *Stegastes* and other herbivorous reef fishes, as evidenced by previous studies (Wilson and Bellwood, 1997; Crossman et al., 2001; Wilson et al., 2003; Hata and Umezawa, 2011). According to the results of mixing models, algal turf represents an intermediate contribution to fish diet, with an average (\pm SD) of 24.2% (\pm 2.4%). *Stegastes* farming activities maintain algal turf growth inside territories by protecting them from browsing by other herbivorous fish in contrast to surrounding substrata (Ceccarelli et al., 2001). While algal turf occupied an important part of the fishes' territory, it contributed moderately to the food assimilated by the damselfish. Finally, previous studies demonstrated that the protection of turf by *Stegastes* enhances the abundance of small benthic invertebrates (Lobel, 1980; Zeller, 1988; Ferreira et al., 1998). The consumption of invertebrates could supplement fish diet and complement the shortage of nitrogen in vegetal matter (Lobel, 1980; Klumpp et al., 1988; Zeller, 1988), especially for young individuals (Emery, 1973; Lassuy, 1980). In this study, benthic invertebrates represented the lowest assimilated resource in mixing models results, with an average (\pm SD) equal to 12.0% (\pm 3.1%). We found a higher contribution of invertebrates in *S. adustus* than in *S. planifrons* diet, while the ingested proportion measured in stomach contents showed the opposite trend. This fact is probably due to the nature of invertebrates ingested by each species. *S. adustus* ingested small amounts

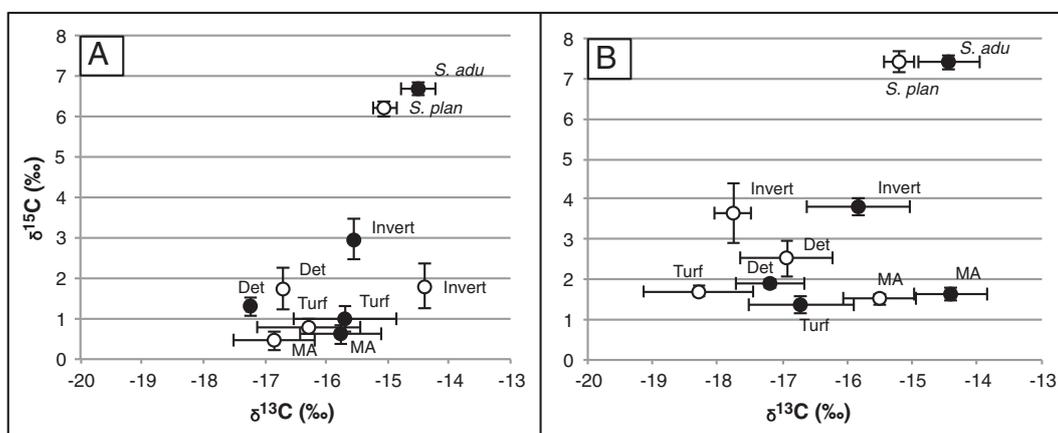


Fig. 4. Mean ($\pm 95\%$ CI) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Stegastes planifrons* (*S. plan*, in open symbols), *Stegastes adustus* (*S. adu*, in black symbols), and their respective potential food items at Ilets Pigeon (IP) and Passe-à-Colas (PC) Invert: benthic invertebrates; Det: detritus; MA: macroalgae.

Table 3

Mean ($\pm 95\%$ CI) $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ of *Stegastes planifrons*, *Stegastes adustus* and their potential food items at Ilets Pigeon (A) and at Passe-à-Colas (B). [C]% and [N]% are the elemental concentrations of the sources, used in the mixing models. Comparisons between food source signatures were performed with MANOVAs for each site and for each fish territory. n is the number of samples.

	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	[C]%	[N]%
A. Ilets Pigeon					
<i>S. planifrons</i> territory					
<i>S. planifrons</i> muscle	5	-15.1 ± 0.2	6.2 ± 0.2		
Detritus	5	-16.7 ± 0.1	1.8 ± 0.5	16.3 ± 1.3	2.1 ± 0.4
Algal turf	5	-16.3 ± 0.8	0.8 ± 0.2	33.8 ± 1.5	3.3 ± 0.4
Macroalgae	7	-16.8 ± 0.7	0.5 ± 0.2	9.6 ± 1.0	1.7 ± 0.1
Benthic invertebrates	3	-14.4 ± 0.1	1.8 ± 0.6	50.8 ± 0.5	8.8 ± 0.5
Comparisons between sources		$F_{(3,16)} = 6.52, p = 0.0002$			
<i>S. adustus</i> territory					
<i>S. adustus</i> muscle	5	-14.5 ± 0.3	6.7 ± 0.2		
Detritus	5	-17.2 ± 0.1	1.3 ± 0.2	15.4 ± 1.4	2.2 ± 0.1
Algal turf	5	-15.7 ± 0.8	0.6 ± 0.3	20.2 ± 1.1	2.2 ± 0.2
Macroalgae	8	-15.8 ± 0.6	0.7 ± 0.2	11.9 ± 1.3	1.9 ± 0.2
Benthic invertebrates	3	-15.5 ± 0.1	3.0 ± 0.5	39.3 ± 0.5	6.7 ± 0.5
Comparisons between sources		$F_{(3,17)} = 7.78, p = 0.0001$			
B. Passe-à-Colas					
<i>S. planifrons</i> territory					
<i>S. planifrons</i> muscle	5	-15.2 ± 0.2	7.4 ± 0.3		
Detritus	5	-16.9 ± 0.7	2.5 ± 0.4	23.8 ± 1.2	3.0 ± 0.7
Algal turf	5	-18.3 ± 0.8	1.7 ± 0.1	33.4 ± 0.6	2.9 ± 0.4
Macroalgae	7	-15.5 ± 0.5	1.5 ± 0.2	6.4 ± 1.7	1.6 ± 0.2
Benthic invertebrates	5	-17.8 ± 0.3	3.6 ± 0.7	44.6 ± 0.5	8.3 ± 0.5
Comparisons between sources		$F_{(3,18)} = 13.7, p = 0.0001$			
<i>S. adustus</i> territory					
<i>S. adustus</i> muscle	5	-14.4 ± 0.5	7.4 ± 0.2		
Detritus	5	-17.2 ± 0.5	1.9 ± 0.1	17.1 ± 1.4	2.4 ± 0.2
Algal turf	5	-16.7 ± 0.8	1.4 ± 0.2	30.3 ± 2.3	2.7 ± 0.4
Macroalgae	22	-14.4 ± 0.6	1.6 ± 0.2	5.3 ± 1.2	1.6 ± 0.5
Benthic invertebrates	5	-15.8 ± 0.8	3.8 ± 0.2	47.9 ± 0.5	8.8 ± 0.5
Comparisons between sources		$F_{(3,33)} = 13.5, p = 0.0001$			

of invertebrates but most of them were polychaetes, which are easily digestible. In contrast, *S. planifrons* ingested large amounts of invertebrates and most of them were gastropods, copepods and bivalves,

Table 4

Results of Kruskal–Wallis comparisons testing differences between sites in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Stegastes* muscle and values of food resources collected in *Stegastes planifrons* territories (A) and in *Stegastes adustus* territories (B). IP: Ilets Pigeon and PC: Passe-à-Colas.

	δ values	H	p	Comparisons
A. <i>S. planifrons</i> territories				
<i>Stegastes</i> muscles	$\delta^{13}\text{C}$	0.883	0.347	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	6.82	0.009	IP < PC
Invertebrates	$\delta^{13}\text{C}$	5.12	0.02	IP > PC
	$\delta^{15}\text{N}$	5.0	0.03	IP < PC
Algal turf	$\delta^{13}\text{C}$	2.69	0.10	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	5.0	0.03	IP < PC
Macroalgae	$\delta^{13}\text{C}$	5.0	0.03	IP < PC
	$\delta^{15}\text{N}$	9.8	0.002	IP < PC
Detritus	$\delta^{13}\text{C}$	0.27	0.602	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	3.17	0.05	IP < PC
B. <i>S. adustus</i> territories				
<i>Stegastes</i> muscles	$\delta^{13}\text{C}$	0.01	0.917	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	6.82	0.009	IP < PC
Invertebrates	$\delta^{13}\text{C}$	0.20	0.651	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	0.2	0.655	IP = PC
Algal turf	$\delta^{13}\text{C}$	3.94	0.05	IP > PC
	$\delta^{15}\text{N}$	3.94	0.05	IP < PC
Macroalgae	$\delta^{13}\text{C}$	2.11	0.146	IP < PC
	$\delta^{15}\text{N}$	10.5	0.001	IP < PC
Detritus	$\delta^{13}\text{C}$	0.28	0.599	IP = PC
	$\delta^{15}\text{N}$	6.86	0.009	IP < PC

Table 5

Results of Kruskal–Wallis comparisons testing differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Stegastes* muscle and values of food resources between fish territory at Ilets Pigeon (A) and at Passe-à-Colas (B). *S. plan*: *Stegastes planifrons* territories and *S. adu*: *Stegastes adustus* territories.

	Signatures	H	p	Comparisons
A. Ilets Pigeon				
<i>Stegastes</i> muscles	$\delta^{13}\text{C}$	4.81	0.02	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	5.77	0.02	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
Invertebrates	$\delta^{13}\text{C}$	3.86	0.04	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1.19	0.28	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Algal turf	$\delta^{13}\text{C}$	1.84	0.17	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0.09	0.75	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Macroalgae	$\delta^{13}\text{C}$	0.48	0.48	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0.01	0.91	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Detritus	$\delta^{13}\text{C}$	6.90	0.008	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1.35	0.25	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
B. Passe-à-Colas				
<i>Stegastes</i> muscles	$\delta^{13}\text{C}$	6.82	0.009	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0.02	0.91	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Invertebrates	$\delta^{13}\text{C}$	6.99	0.008	<i>S. plan</i> < <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	0.09	0.75	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Algal turf	$\delta^{13}\text{C}$	2.69	0.10	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	2.69	0.10	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Macroalgae	$\delta^{13}\text{C}$	0.37	0.54	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	1.37	0.24	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
Detritus	$\delta^{13}\text{C}$	0.884	0.347	<i>S. plan</i> = <i>S. adu</i>
	$\delta^{15}\text{N}$	5.806	0.010	<i>S. plan</i> > <i>S. adu</i>

which are difficult to assimilate (shells and exoskeleton). According to stomach content and assimilation analyses, *S. planifrons* and *S. adustus* differed slightly in terms of ingestion (with a higher consumption of invertebrates by *S. planifrons*) and in terms of assimilation (with a higher assimilation of invertebrates by *S. adustus*). However, invertebrates did not represent the principal food resource use by the two species and are considered as complements to the diet. Thus, the two fish species presented similar diet and metabolic use of resources, and could be considered as occupying similar trophic niches.

4.2. Nutritional quality partially explains the assimilation of food items

The nutritional quality of a resource can be assessed by its biochemical concentrations. High concentrations of proteins, lipids and soluble carbohydrates represent important sources of energy, while a food item with a high proportion of insoluble carbohydrates is less digestible (presence of fibres and cellulose) and represents a resource of low nutritional quality (Cleveland and Montgomery, 2003). Macroalgae, the item most assimilated by *Stegastes*, were characterised by high nutritional value due to higher concentrations of proteins, soluble carbohydrates and lipids than the three other sources. Turf, invertebrates and detritus showed similar concentrations of proteins, lipids and soluble carbohydrates but each source represented different contributions to the diet of *Stegastes*. Thus, the nutritional value of food sources partially explains the contribution of sources to the diet of *Stegastes*. The assimilation of food sources by *Stegastes* can probably also be linked to their anatomical structure. Algal turf and macroalgae have a similar anatomical structure, but their assimilation by *Stegastes* differed due to their different nutritional value. Detritus are constituted by small organic particles, easily digestible. With concentrations of proteins, lipids and soluble carbohydrates similar to those of invertebrates and turf, detritus were the second most assimilated sources by *Stegastes*. In contrast, shells and exoskeletons of invertebrates could reduce their digestibility since *Stegastes* do not crush their prey, which could explain their low assimilation level.

A more accurate correlation between composition and assimilation of food sources could be measured on the basis of the proportion of inorganic matter in each food source (percentage of ash), i.e. the availability of organic matter in each source. In this study, the low

Table 6

Mean biomass contribution (Bayesian credibility interval 95%) of each food source to *Stegastes planifrons* and *Stegastes adustus* diet estimated with concentration dependent mixing model, Stable Isotope Analysis in R (SIAR). Results are given for the two sites: Ilets Pigeon (IP) and Passe-à-Colas (PC).

Fish species	<i>S. planifrons</i>		<i>S. adustus</i>	
	IP	PC	IP	PC
Diet contribution (%)				
Algal turf	26.7 (1.7–48.7)	21.0 (0.2–41.9)	23.9 (1.2–43.5)	25.3 (1.1–46.8)
Macroalgae	33.2 (4.0–57.9)	37.2 (5.7–67.4)	29 (2.1–51.2)	32.9 (2.1–59.5)
Detritus	31.9 (3.7–55.4)	30.8 (3.8–54.1)	31.3 (5.4–54.1)	29.1 (2.1–51.5)
Benthic invertebrates	8.2 (0.0–19.6)	11.0 (0.0–25.6)	15.8 (3.2–31.1)	12.7 (1.5–27.4)

assimilation of invertebrates can be linked to the high proportion of inorganic matter measured in invertebrates (C. Dromard, unpublished results). Unfortunately, the proportion of organic/inorganic matter in detritus and turf were not measured in this study. Thus, the assimilation of sources by *Stegastes* was linked most likely to both their nutritional quality and their anatomical structure.

4.3. Comparison of trophic structure between fish species and sites

Usually, the interpretation of stable isotope ratios is based on a constant enrichment from one trophic level to the other, with a mean discrimination factor of 3.4‰ for ¹⁵N (Δ¹⁵N) and 1‰ for ¹³C (Δ¹³C) (Minagawa and Wada, 1984; Vander Zanden and Rasmussen, 2001; Post, 2002). However, Mill et al. (2007) explained the higher nitrogen fractionation for herbivorous fishes by differences in diet quality (in terms of C:N ratio) and metabolism between herbivores and carnivores. The difference of mean isotopic ratios between damselfish and their food sources indicated similar fractionation factors for the two species (Δ¹⁵N = 5.1 ± 0.4‰ and Δ¹³C = 1.6 ± 0.5‰). These factors were in accordance with the values reported for herbivorous fish in previous studies (Barnes et al., 2007; Mill et al., 2007; Sweeting et al., 2007; Hata and Umezawa, 2011). Similar trophic structure was observed for the two *Stegastes* at the two sites. Macroalgae and turf presented the lower δ¹⁵N ratios and were the two main sources of carbon at the base of damselfish food webs. Detritus presented higher δ¹⁵N than algal material due to heterogeneous composition and bacterial processes (Chen et al., 2008), while benthic invertebrates were small sized primary consumers with the highest δ¹⁵N values of all of the sources. At each site, the two fish species presented high and close δ¹⁵N values, indicating a similar trophic level. However, *S. planifrons* showed a slightly depleted

δ¹³C muscle signature compared to *S. adustus*, which could be due to differences in fish metabolism previously demonstrated by Cleveland and Montgomery (2003).

The most conspicuous between-sites difference was an increase in all δ¹⁵N values in fish territories at PC compared to IP. One possible explanation of this observation is the physical and chemical differences between sites since a higher human influence was observed at PC than IP. Enriched nitrogen signatures in food webs may indicate anthropogenic disturbances (Lajtha and Michener, 1994; Lepoint et al., 2004). At PC, damselfish territories were located in the channel of the Passe-à-Colas that drains the waters of the Grand Cul-de-Sac Marin (GCSM) contaminated by human activities (Bouchon and Bouchon-Navaro, 1998), which could explain the ¹⁵N enrichment observed there in the *Stegastes* food web.

4.4. Habitat alteration involves fish competition for space

At IP, the two fish species occupied their usual habitats and displayed depth partitioning with *S. planifrons* occurring deeper than *S. adustus*. At PC, the two species were found at the same depth, sharing the same environment. Precht et al. (2010) observed an alteration in the *S. planifrons* microhabitat linked to the degradation of *Acropora* spp., its preferred habitat. The cohabitation of species with similar ecological niches theoretically results in competitive interaction and exclusion of the lower competitor (e.g. Hutchinson, 1978; Simberloff, 1982). In this study, we compared the trophic niche of the two damselfish species, which represents the bionotic dimension of their ecological niche (resource use) (Newsome et al., 2007). Another dimension is related to habitat and constitutes the scenopoetic dimension of their ecological niche. Although the trophic niches of *S. planifrons* and *S. adustus* were similar at both sites, differences in habitat characteristics were observed at PC. At this site, the two species were located at the same depth and *S. adustus* presented a smaller territory size than at IP, where the two species were spatially separated. This decrease in territory size could indicate competition for space between the two species and a lower competitive status in *S. adustus*. A higher number of calcified macroalgae were also observed in *S. adustus* territory at PC, while undesirable algae are generally selectively weeded out of territories by the fish (Lassuy, 1980; Klumpp et al., 1987; Hata et al., 2002). The presence of these unpalatable macroalgae could be due to a decrease in the time dedicated to algae sorting and an increase in time devoted to chasing the new neighbouring species.

Climate change and disturbances of coral reef ecosystems involve important alterations of habitat and consequently of ecological niches of fish. A temporal survey in sites where the two species co-occur, including the study of physical and chemical characteristics of surrounding waters, would provide a basis for determining whether these damselfish could coexist in the long term, through their exclusive use of their own territorial food resources, or whether the ecological imbalance produced by disturbance would induce the spatial exclusion of the least competitive species.

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2012.12.011>.

Table 7

Mean concentrations of biochemical components (mg g⁻¹ ± 95% CI) of the four food sources: detritus (D), algal turf (T), Invertebrate (I) and “palatable” macroalgae (M), collected inside *Stegastes* territories at Ilets Pigeon (A) and Passe-à-Colas (B). Comparisons of concentrations between food categories were performed with one-way ANOVAs using food category as factor. Multiple comparisons between food categories were done with Tukey HSD tests. S. Carbohyd: soluble carbohydrates; I. Carbohyd: insoluble carbohydrates.

	Proteins	Lipids	S. Carbohyd.	I. Carbohyd.
<i>A. Ilets Pigeon</i>				
Detritus	7.9 ± 1.5	7.4 ± 1.3	12.4 ± 3.2	17.6 ± 3.0
Algal turf	9.9 ± 2.2	7.9 ± 1.5	21.6 ± 6.5	63.7 ± 9.8
Macroalgae	30.5 ± 8.6	29.6 ± 7.0	61.4 ± 24.8	75.7 ± 11.1
Invertebrates	8.2 ± 1.7	7.0 ± 0.7	10.5 ± 1.7	5.1 ± 1.7
Results of ANOVAs	F _(3,42) = 12.6	F _(3,39) = 28.2	F _(3,42) = 7.34	F _(3,40) = 82.2
p Values	p = 0.0001	p = 0.0001	p = 0.0005	p = 0.0001
Multiple comparisons	T = D = I < M	T = D = I < M	T = D = I < M	D = I < T < M
<i>B. Passe-à-Colas</i>				
Detritus	8.9 ± 1.3	5.3 ± 0.6	8.8 ± 1.5	19.8 ± 2.3
Algal turf	1.5 ± 1.0	4.8 ± 0.9	13.5 ± 5.6	38.3 ± 5.4
Macroalgae	32.2 ± 8.5	31.5 ± 5.9	57.6 ± 14.2	85.6 ± 11.0
Invertebrates	8.2 ± 8.5	7.0 ± 0.7	10.5 ± 1.7	5.1 ± 1.7
Results of ANOVAs	F _(3,79) = 11.1	F _(3,79) = 22.5	F _(3,79) = 20.4	F _(3,79) = 49.5
p Values	p = 0.0001	p = 0.0001	p = 0.0001	p = 0.0001
Multiple comparisons	T = D = I < M	T = D = I < M	T = D = I < M	D = I < T < M

Acknowledgements

The authors express their thanks to the National Park of Guadeloupe for their authorisation to conduct this research in the marine park. Many thanks are expressed to Dr. Pierre Richard and Gaël Guillou, Université de la Rochelle-CNRS UMR LIENSs, for performing stable isotope analyses, and to Michael Paul, a native English-speaker, for correction of the English. We also thank the two referees for their constructive comments on an earlier draft of the manuscript. [ST]

References

- Barnes, C., Sweeting, C.J., Jennings, S., Barry, J., Polunin, N.V.C., 2007. Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Funct. Ecol.* 21, 356–362.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73, 1007–1012.
- Bligh, E., Dyer, W., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 37, 911–917.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., 1998. La Guadeloupe. In: Gabrié, C. (Ed.), L'état des récifs coralliens en France Outre mer. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Paris, pp. 107–117.
- Bouchon, C., Portillo, P., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Hoetjes, P., Brathwaite, A., Roach, R., Oxenford, H., O'Farrell, S., Day, O., 2008a. Status of the coral reefs of the Lesser Antilles after 2005 coral bleaching event. In: Wilkinson, C., et al. (Ed.), Status of Caribbean Coral Reefs after Bleaching and Hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Center, Townsville, pp. 85–104.
- Bouchon, C., Portillo, P., Louis, M., Mazeas, F., Bouchon-Navaro, Y., 2008b. Evolution récente des récifs coralliens des îles de la Guadeloupe et de Saint-Barthélemy. *Rev. Ecol.* 63, 45–65.
- Bouchon, C., Portillo, P., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Hoetjes, P., De Meyer, K., Armstrong, H., Datadin, V., Hardings, S., Mallela, J., Parkinson, R., Van Bochove, J.W., Wynne, S., Macrae, D., Lirman, D., Herlan, J., Baker, A., Collado, L., Nimrod, S., Mitchell, J., Morrall, C., Isaac, C., et al., 2008c. Status of the coral reefs of the Lesser Antilles in 2008: the French West Indies, The Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua and Barbuda, Grenada, Trinidad and Tobago. In: Wilkinson, C. (Ed.), Status of the Coral Reefs of the World, Vol. 3. Australian Institute of Marine Sciences, Australia, pp. 265–280.
- Bozec, Y.M., Kulbicki, M., Chassot, E., Gascuel, D., 2005. Trophic signature of coral reef fish assemblages: towards a potential indicator of ecosystem disturbance. *Aquat. Living Resour.* 18, 103–109.
- Brawley, S.H., Adey, W.H., 1977. Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. *Environ. Biol. Fish.* 2, 45–51.
- Bruno, J.F., Sweatman, H., Precht, W.F., Selig, E.R., Schutte, V.G.W., 2009. Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* 90, 1478–1484.
- Burkepile, D.E., Hay, M.E., 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* 87, 3128–3139.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372, 255–257.
- 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. *J. Appl. Ecol.* 46, 443–453.
- Ceccarelli, D.M., 2007. Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. *Coral Reefs* 26, 853–866.
- Ceccarelli, D.M., Jones, G.P., McCook, L.J., 2001. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 39, 355–389.
- Ceccarelli, D.M., Jones, G.P., McCook, L.J., 2005. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs* 24, 606–620.
- Chen, F.R., Zhang, L., Yang, Y.Q., Zhang, D.R., 2008. Chemical and isotopic alteration of organic matter during early diagenesis: evidence from the coastal area off-shore the Pearl River estuary, South China. *J. Mar. Syst.* 74, 372–380.
- Choat, J.H., Clements, K.D., 1998. Vertebrate herbivorous in marine and terrestrial environments: a nutritional ecology perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 375–403.
- Cleveland, A., Montgomery, W.L., 2003. Gut characteristics and assimilation efficiencies in two species of herbivorous damselfish (Pomacentridae: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*). *Mar. Biol.* 142, 35–44.
- Crossman, D.J., Choat, J.H., Clements, K.D., Hardy, T., McConochie, J., 2001. Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnol. Oceanogr.* 46, 1596–1605.
- De Niro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506.
- Dubois, M., Gilles, K., Hamilton, J., Rebers, P., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350–356.
- Emery, A.R., 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.* 23, 649–770.
- Ferreira, C.E.L., Gonçalves, J.E.A., Coutinho, R., Peret, A.C., 1998. Herbivory by the dusky damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 229, 241–264.
- Frédérich, B., Fabri, G., Lepoint, G., Vandewalle, P., Parmentier, E., 2009. Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif de Toliara, Madagascar. *Ichthyol. Res.* 56, 10–17.
- Froese, R., Pauly, D., 2011. Fishbase. World wide web electronic publication. <http://www.fishbase.org> (last access: august 2012).
- Glynn, P., Colgan, M., 1988. Defense of corals and enhancement of coral diversity by territorial damselfishes. *Proc. 6th Int. Coral. Reef Symp.* 2, 157–163.
- Gobler, C.J., Thibault, D.B., Davis, T.W., Curran, P.B., Peterson, B.J., Liddle, L.B., 2006. Algal assemblages associated with *Stegastes* sp. territories on Indo-Pacific coral reefs: characterization of diversity and controls on growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 336, 135–145.
- Gochfeld, D.J., 2009. Territorial damselfishes facilitate survival of corals by providing an associational defence against predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 398, 137–148.
- Gutiérrez, L., 1998. Habitat selection by recruits establishes local patterns of adult distribution in two species of damselfishes: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*. *Oecologia* 115, 268–277.
- Hata, H., Kato, M., 2004. Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 313, 285–296.
- Hata, H., Umezawa, Y., 2011. Food habits of the farmer damselfish *Stegastes nigricans* inferred by stomach content, stable isotope, and fatty acid composition analyses. *Ecol. Res.* 26, 809–818.
- Hata, H., Nishihira, M., Kamura, S., 2002. Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepède) on the community structure of benthic algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 280, 95–116.
- Hay, M.E., 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62, 739–750.
- Hinds, P.A., Ballantine, D.L., 1987. Effects of the Caribbean threespot damselfish, *Stegastes planifrons* (Cuvier), on algal lawn composition. *Aquat. Bot.* 27, 299–308.
- Ho, C., Fu, Y.C., Sun, C.L., Kao, S.J., Jan, R.Q., 2009. Plasticity of feeding habits of two Plectrogyphidodon damselfishes on coral reefs in southern Taiwan: evidence from stomach content and stable isotope analyses. *Zool. Stud.* 48, 649–656.
- Hoey, A.S., Bellwood, D.R., 2010. Damselfish territories as a refuge for macroalgae on coral reefs. *Coral Reefs* 29, 107–118.
- Hughes, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547–1551.
- Hutchinson, G.E., 1978. An Introduction to Population Biology. Yale University Press, New Haven.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17, 411–429.
- Itzkowitch, M., 1978. Group organization of a territorial damselfish, *Eupomacentrus planifrons*. *Behaviour* 65, 125–137.
- Klumpp, D.W., McKinnon, D., Daniel, P., 1987. Damselfish territories: zones of high productivity on coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40, 41–51.
- Klumpp, D.W., McKinnon, A.D., Mundy, C.N., 1988. Motile cryptofauna of a coral reef: abundance, distribution and trophic potential. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 95–108.
- Krogdahl, A., Hemre, G.L., Mommsen, T.P., 2005. Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. *Aquac. Nutr.* 11, 103–122.
- Lajtha, K., Michener, R.H., 1994. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Lassuy, D.R., 1980. Effects of farming behavior by *Eupomacentrus lividus* and *Hemiglyphidodon plagiometopon* on algal community structure. *Bull. Mar. Sci.* 30, 304–312.
- Lepoint, G., Dauby, P., Gobert, S., 2004. Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Mar. Pollut. Bull.* 49, 887–891.
- Lobel, P.S., 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bull. Mar. Sci.* 30, 273–289.
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 265–275.
- Mahoney, B.M., 1981. An examination of interspecific territoriality in the dusky damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans* Poey. *Bull. Mar. Sci.* 31, 141–146.
- Mayzaud, P., Martin, J.L.M., 1975. Some aspect of the biochemical and mineral composition of marine plankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17, 297–310.
- McManus, J.W., Polsenberg, J.F., 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Prog. Oceanogr.* 60, 263–279.
- Mill, A.C., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., 2007. Explaining isotope trophic step fractionation: why herbivorous fish are different. *Funct. Ecol.* 21, 1137–1145.
- 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. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 1135–1140.
- Montgomery, W.L., Gerking, S.D., 1980. Marine macroalgae as food for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environ. Biol. Fish.* 5, 143–153.
- Myrberg, A.A., Thresher, R.E., 1974. Interspecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. *Am. Zool.* 14, 81–96.
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5, 429–436.
- Norström, A.V., Nystrom, M., Lokrantz, J., Folke, C., 2008. Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 376, 295–306.
- Odum, E.P., Kuenzler, E.J., 1955. Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72, 128–137.
- Osorio, R., Rosa, I., Cabral, H., 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *J. Fish Biol.* 69, 233–242.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* 5, e9672.

- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293–320.
- Phillips, D.L., Koch, P.L., 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130, 114–125.
- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implication for the study of trophic interactions. *Funct. Ecol.* 13, 225–231.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718.
- Precht, W.F., Aronson, R.B., Moody, R.M., 2010. Changing patterns of microhabitat utilization by the threespot damselfish, *Stegastes planifrons*, on Caribbean reefs. *PLoS One* 5, e10835.
- Randall, J.E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr.* 5, 665–847.
- Ricciardi, A., Bourget, E., 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163, 245–251.
- Rivera-Betancourt, G.A., 2009. Population dynamics and resource utilization by the dusky damselfish, *Stegastes adustus* (Troschel, 1865). PhD thesis, University of Puerto Rico, Puerto Rico.
- Sammarco, P.W., 1983. Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13, 1–14.
- Simberloff, D.S., 1982. The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fenn.* 19, 241–253.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69, 476–498.
- Stoddart, D.R., Johannes, R.E., 1978. *Coral Reefs: Research Methods*. UNESCO, Paris.
- Sweeting, C.J., Barry, J., Polunin, N.V.C., Jennings, S., 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{13}\text{C}$ fractionation in fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352, 165–176.
- Thresher, R.E., 1976. Field experiments on species recognition by the threespot damselfish, *Eupomacentrus planifrons*, (Pisces: Pomacentridae). *Anim. Behav.* 24, 562–569.
- Tolimieri, N., 1998. Contrasting effects of microhabitat use on large-scale adult abundance in two families of Caribbean reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167, 227–239.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 46, 2061–2066.
- Waldner, R.E., Robertson, D.R., 1980. Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bull. Mar. Sci.* 30, 171–186.
- Williams, A.H., 1978. Ecology of threespot damselfish: social organization, age structure, and population stability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34, 197–213.
- Wilson, S.K., Bellwood, D.R., 1997. Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 153, 299–310.
- Wilson, S.K., Bellwood, D.R., Choat, J.H., Furnas, M.J., 2003. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41, 279–309.
- Zeller, D.C., 1988. Short-term effects of territoriality of a tropical damselfish and experimental exclusion of large fishes on invertebrates in algal turfs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44, 85–93.

Résumé

Les poissons herbivores jouent un rôle écologique majeur face au phénomène de « coral-algal phase-shift », qui sévit depuis le début des années 80 dans les récifs coralliens de la Caraïbe. Dans cette étude, les habitudes alimentaires des principales espèces de poissons herbivores ont été étudiées afin de comprendre comment ces espèces utilisent et se partagent les ressources trophiques en milieu récifal et dans les herbiers. Les niches trophiques de ces espèces ont été décrites par deux méthodes complémentaires : les analyses des contenus des tractus digestifs et les analyses des isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). La qualité nutritionnelle des sources alimentaires a été évaluée par leurs concentrations de macronutriments (protéines, lipides, glucides solubles et insolubles) afin d'expliquer en partie le choix des ressources par les herbivores. Parmi les 14 espèces de poissons étudiées, appartenant aux familles des Pomacentridae, des Acanthuridae et des Scaridae, huit types de niches trophiques ont été décrits, indiquant une diversité fonctionnelle de ces espèces. Les niches trophiques décrites sont occupées par une ou plusieurs espèces, indépendamment de leur morphologie et de leurs affinités taxinomiques. Les résultats de cette étude suggèrent une complémentarité entre ces espèces, en terme d'utilisation des ressources, et soulèvent la question de leur conservation afin de préserver leur rôle écologique dans les écosystèmes côtiers de la Caraïbe.

Mots clés : Niches trophiques, poissons herbivores, analyses des contenus digestifs, analyses isotopiques, récifs coralliens, herbiers à Magnoliophytes marins, Guadeloupe, Caraïbe.

Abstract

Herbivorous fishes play a major ecological role against the « coral-algal phase-shift » phenomenon in the coral reefs of the Caribbean. In this study, the feeding patterns of the most important species of herbivorous fishes have been studied to understand how these species use and share the trophic resources on reefs and seagrass beds. Trophic niches of these species have been described by two complementary methods: the analyses of their digestive contents and the analyses of stable isotopes of carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). The nutritional quality of the sources has been evaluated by their concentrations of macronutrients (proteins, lipids, soluble and insoluble carbohydrates) to explain partially the choice of resources by herbivorous fishes. Among the 14 studied species of herbivorous fishes (Pomacentridae, Acanthuridae and Scaridae), eight types of trophic niches have been described, indicating a functional diversity of these species. The trophic niches are occupied by one or several species, independently of their morphology or their taxonomic affinities. The results of this study suggest a complementarity among these species and raise the question of their conservation to preserve their ecological role on marine ecosystems of the Caribbean.

Key words : Trophic niche, herbivorous fishes, digestive contents analyses, stable isotopes analyses, coral reefs, seagrass beds, Guadeloupe, Caribbean.