



**AGENCE FRANÇAISE
POUR LA BIODIVERSITÉ**
Établissement public du ministère de l'Environnement

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DES ANTILLES

UFR Sciences exactes et naturelles

ED589 : Milieu insulaire tropical à risques : protection, valorisation, santé et développement

Spécialité : Physiologie et biologie des organismes – populations – interactions

Présentée par

Lou Frotté

RÉPONSES TROPHIQUES ET DÉMOGRAPHIQUES AUX PERTURBATIONS DE CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE CHEZ LES ESPÈCES AMPHIDROMES DE GUADELOUPE

Thèse préparée au laboratoire de biologie marine

Commission d'examen :

Nadia AMEZIANE	Pr., MNHN	Rapporteur
Eric FEUNTEUN	Pr., MNHN	Rapporteur
Maïtena JEAN	Dr., PNG	Examinateur
Dominique MONTI	Pr., Université des Antilles	Directrice
Etienne BEZAULT	MCF, Université des Antilles	Co-encadrant

Avant-propos

Cette thèse a été financée sur une durée de 3 ans par l'Agence française pour la Biodiversité, auprès de D. Monti. Dans le cadre des travaux de recherche conduits au sein de l'équipe BOREA de l'Université des Antilles, les résultats obtenus ont fait l'objet de communications lors de congrès internationaux :

- Frotté L., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. 2017. Réponses démographique et adaptative aux perturbations de continuité écologique chez les espèces amphidromes des Caraïbes. Journées d'échange scientifique, Université des Antilles. (poster)
- Frotté L., Bec A., Perrière F., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. 2018. Trophic changes during diadromous species migration: the contribution of fatty acids. European Conference of Tropical Ecology. France. (oral)
- Frotté L., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. 2018. Réponses démographique et adaptative aux perturbations de continuité écologique chez les espèces amphidromes des Caraïbes. VII^e Rencontres de l'Ichtyologie en France. France. (oral)
- Frotté L., Bec A., Perrière F., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. 2018. Is food nutritional quality the stimulus to upstream migration of diadromous species ? 3rd Caribaea Initiative Research & Conservation Workshop. Guadeloupe. (oral)

Ce document intègre des publications soumises ou en voie de soumission, par conséquent il est composé de parties rédigées en anglais dans les chapitres 2, 3 et 4 et de parties rédigées en français. Chaque partie rédigée en anglais débute par un résumé en français.

- Frotté L., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. Effects of dams on demographic structures of amphidromous fish and crustacean species in Caribbean rivers. Soumis en septembre 2019 à Cybium
- Frotté L., Michel L., Lepoint G., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. Damming shifts trophic niche of diadromous fauna in Caribbean rivers. Soumis en juin 2019 à Biotropica.
- Frotté L., Bec A., Hubas C., Perrière F., Cordonnier S., Bezault E. & Monti D. Upstream migration of amphidromous species in a Caribbean river : potential importance of altitudinal difference of food quality.

Résumé

La macrofaune indigène des rivières insulaires caribéennes est constituée majoritairement d'espèces de poisson et de crustacé amphidromes. L'amphidromie est un cycle de vie caractérisé par la dévalaison des larves vers la mer suivi d'une dispersion larvaire marine, les juvéniles retournent en rivière pour grandir, y résider et se reproduire. Au cours de leurs migrations en rivière, ces individus rencontrent des perturbations de continuité écologique, telles que des barrages de hauteurs de chute variables. Ces ouvrages sont très largement répandus dans les rivières insulaires tropicales car ils permettent l'extraction de l'eau pour la production d'eau potable. Les objectifs de cette thèse ont été de caractériser leurs impacts sur la structure démographique et l'organisation trophique des populations de poissons et crustacés majoritaires aux Antilles et présentes sur l'ensemble du continuum de la rivière. Ce travail a été mené sur trois rivières de Guadeloupe afin d'analyser (1) la structure démographique de leurs populations et leur capacité à franchir les obstacles ; (2) la taille et le déplacement de leur niche trophique sous l'impact des obstacles à l'aide de l'analyse d'isotopes stables du carbone et de l'azote ; (3) l'évolution de la qualité nutritionnelle des sources de nourriture et la teneur en acides gras des consommateurs sur un gradient altitudinal grâce à des analyses lipidiques. Les résultats obtenus mettent en évidence (i) le rôle des embouchures comme lieu-clé assurant la résilience des milieux ; (ii) la qualité nutritionnelle des sources de nourritures comme l'un des éléments pouvant expliquer la montaison des espèces ; (iii) l'importance des transferts de matière allochtone de l'amont vers l'aval pour l'apport en acides gras essentiels ; (iv) le contexte environnemental au niveau de l'ouvrage déterminant les impacts démographiques et trophiques ; (v) des impacts trophiques visibles qui diffèrent en fonction des groupes fonctionnels, de leur place dans le réseau trophique et de la plasticité alimentaire des espèces.

Abstract

The native macrofauna of Caribbean island rivers consists mainly of amphidromous fish and crustacean species. Amphidromy is a life cycle characterized by the downstream migration of larvae towards the sea followed by a marine larval dispersion, juveniles return to the river to grow, reside and reproduce. During their migrations in rivers, these individuals encounter ecological continuity disturbances, such as dams with variable head heights. These dams are widespread in tropical island rivers because it enables the extraction of water for the production of drinking water. The objectives of this PhD were to determine their impacts on the demographic structure and trophic organization of the majority of fish and crustacean populations in the West Indies and present along the entire continuum of the river. This work was carried out on three rivers in Guadeloupe in order to analyze (1) the demographic structure of their population and their ability to overcome obstacles; (2) the size and shift of their trophic niche under the impact of obstacles using the analysis of stable isotopes of Carbon and Nitrogen; (3) the evolution of the nutritional quality of food sources and the fatty acid composition of consumers on an altitudinal gradient using lipid analysis. The results obtained highlight (i) the role of the rivermouth as a key place ensuring the resilience of environments; (ii) the nutritional quality of food sources as one of the driving forces that can explain the upstream migration of species; (iii) the importance of transfers of allochthonous material from upstream to downstream for the supply of essential fatty acids; (iv) the environmental context at the dam level determining demographic and trophic impacts; (v) visible trophic impacts that differ according to functional groups, their place in the food web and the food plasticity of the species.

Remerciements

Un grand merci à Dominique Monti pour avoir rendu possible la réalisation de cette thèse, pour sa forte implication dans l'accomplissement de ces recherches et pour sa grande disponibilité jusqu'aux dernières semaines.

Je remercie Etienne Bezault pour m'avoir accompagnée dans les déboires du volet génétique et pour sa disponibilité sur le terrain.

Merci à Bénédicte Valadou, Dominique Ponton et Nicolas Poulet pour leurs coaching et conseils avisés.

Un grand merci également à Sébastien Cordonnier, Charlotte Dromard, Christopher Cambrone, Antoine Espagnol, Anthony Perez pour leur bonne humeur lors des longues journées de pêche.

Un grand merci à Gilles Lepoint pour son chaleureux accueil à Liège et son enseignement des analyses isotopiques. Merci à Loïc Michel pour son accompagnement sur la modélisation et merci à toute l'équipe du MARE Center de Liège pour leur joie de vivre.

Un grand merci à Alexandre Bec et Fanny Perrière pour leur accueil sympathique et leurs enseignements des analyses lipidiques, merci également à l'équipe du LMGE de Clermont-Ferrand pour leur accueil.

Merci à Cédric Hubas pour sa disponibilité et son accompagnement sur les statistiques.

Un grand merci à Josie Lambourdière pour son aide bienveillante et bienvenue, ses conseils et son soutien sur les manips de génétiques. Merci également à Emmanuel Albina et Rosalie Aprelon pour leur disponibilité et leur implication dans la mise en place d'un nouveau protocole d'extraction.

Merci à Janis Beauve, Christofer Silfille et Soumaya El Arbaoui pour leur aide précieuse sur les manips.

Merci à Fabienne Audebert et sa famille pour leur accueil convivial lors des conférences parisiennes.

Je remercie sincèrement toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail de près comme de loin.

Et maintenant c'est le tour des copains, merci Ele, Chacha, Pierrot, Claire, Salim, Charly, Momo, les 2 Fred, Charlotte, Marie et les autres, merci pour votre soutien, vos encouragements et vos rires, merci aussi aux copains lointains votre soutien et votre affection à distance n'ont pas été moins chaleureux !

Enfin, ma plus profonde affection et reconnaissance à Nicole, Eric, Sonia et Félix, votre confiance et votre réconfort m'ont été précieux, à Thibault, ton soutien, ta confiance, ta patience et ta gestion du quotidien m'ont permis d'achever ce travail.

Sommaire

INTRODUCTION.....	8
I. GÉNÉRALITÉS SUR LA CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE	9
I.1 <i>Le concept de continuité écologique.....</i>	9
I.2 <i>La fragmentation des habitats.....</i>	10
I.3 <i>Continuité écologique et migration</i>	11
II. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES ESPÈCES ANTILLAISES	12
II.1 <i>Un cycle de vie lié à l'insularité tropicale.....</i>	12
II.2 <i>Écologie des espèces étudiées et préférences d'habitats.....</i>	13
III. CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE ET FRANCHISSEMENT.....	18
III.1 <i>La continuité écologique dans les rivières insulaires caribéennes.....</i>	18
III.2 <i>La capacité de franchissement : un facteur déterminant de la montaison</i>	22
IV. CONTEXTE, OBJECTIFS ET DÉMARCHE DE LA THÈSE	24
V. RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION	26
CHAPITRE 1 : TROIS RIVIÈRES TYPIQUES DES ÎLES VOLCANIQUES ANTILLAISES	33
I. CARACTÉRISTIQUES HYDROMORPHOLOGIQUES DES RIVIÈRES ÉTUDIÉES.....	35
II. CARACTÉRISTIQUES DE LEURS OBSTACLES À L'ÉCOULEMENT.....	36
III. SÉLECTION DES STATIONS ÉTUDIÉES	39
CHAPITRE 2 : LES EFFETS DES OBSTACLES SUR LA STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE DES ESPÈCES	40
I. EFFECTS OF DAMS ON DEMOGRAPHIC STRUCTURES OF AMPHIDROMOUS FISH AND CRUSTACEAN SPECIES IN CARIBBEAN RIVERS.....	43
I.1 <i>Introduction</i>	45
I.2 <i>Materials and Methods.....</i>	48

I.3	<i>Results</i>	51
I.4	<i>Discussion</i>	61
II.	RÉFÉRENCES DU CHAPITRE 2	67
CHAPITRE 3 : LES RÉPONSES TROPHIQUES AUX PERTURBATIONS ANTHROPIQUES.....		71
I.	DAMMING SHIFTS TROPHIC NICHES OF DIADROMOUS FAUNA IN CARIBBEAN RIVERS.....	74
I.1	<i>Introduction</i>	75
I.2	<i>Materials and Methods</i>	79
I.3	<i>Results</i>	85
I.4	<i>Discussion</i>	91
II.	MODULATION DANS L'ORGANISATION DE RÉSEAUX TROPHIQUES À L'aval DE RIVIÈRES EN GUADELOUPE	97
II.1	<i>Introduction</i>	97
II.2	<i>Matériels et Méthodes</i>	98
II.3	<i>Résultats</i>	102
II.4	<i>Discussion</i>	109
III.	CONCLUSIONS DES ANALYSES ISOTOPIQUES.....	111
IV.	RÉFÉRENCES DU CHAPITRE 3	113
CHAPITRE 4 : LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DES SOURCES DE NOURRITURE : FACTEUR CLÉ DE LA MONTAISON DES AMPHIDROMES.....		118
I.	UPSTREAM MIGRATION OF AMPHIDROMOUS SPECIES IN A CARIBBEAN RIVER: POTENTIAL IMPORTANCE OF ALTITUDINAL DIFFERENCE OF FOOD QUALITY	121
I.1	<i>Introduction</i>	123
I.2	<i>Materials and Methods</i>	125
I.3	<i>Results</i>	133
I.4	<i>Discussion</i>	135
II.	UN ENRICHISSEMENT EN ACIDES GRAS ESSENTIELS VERS L'AMONT : LE CAS DES SICYDIINAE	140

<i>II.1</i>	<i>Introduction</i>	140
<i>II.2</i>	<i>Matériels et méthodes</i>	141
<i>II.3</i>	<i>Résultats et discussion</i>	142
III.	CONCLUSIONS DES ANALYSES LIPIDIQUES	145
IV.	RÉFÉRENCES DU CHAPITRE 4	146
SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES.....		151
I.	SYNTHÈSE	152
<i>I.1</i>	<i>L'embouchure, un lieu clé pour la résilience des populations amphidromes</i>	152
<i>I.2</i>	<i>Une montaison motivée par la qualité nutritionnelle des sources de nourriture ?</i>	153
<i>I.3</i>	<i>Le franchissement d'un obstacle n'est pas déterminé par sa hauteur</i>	154
<i>I.4</i>	<i>Le contexte spatial de l'obstacle, point-clé de ses impacts trophiques</i>	155
<i>I.5</i>	<i>La subsidiarité aval-amont dans les flux de matière</i>	156
<i>I.6</i>	<i>Les impacts des obstacles diffèrent en fonction des groupes fonctionnels</i>	156
II.	PERSPECTIVES.....	158
III.	RÉFÉRENCES DE LA SYNTHÈSE ET DES PERSPECTIVES	160
ANNEXES.....		162
I.	ANNEXE 1 : MÉTHODOLOGIE RÉALISÉE POUR LES ANALYSES ISOTOPIQUES.....	163
II.	ANNEXE 2 : MÉTHODOLOGIE RÉALISÉE POUR LES ANALYSES LIPIDIQUES.....	166

INTRODUCTION

I. Généralités sur la continuité écologique

I.1 Le concept de continuité écologique

En écologie aquatique, l'expression continuité écologique est largement utilisée dans les politiques de gestion des cours d'eau. Ce concept est issu de celui de continuité du paysage appliqué à l'écologie terrestre et défini par « la notion d'habitats disponibles dans le temps et l'espace, et l'importance de leur juxtaposition pour la dispersion et la dynamique des métapopulations d'espèces. L'échelle spatiale est habituellement non définie et peut être différente pour chaque espèce » (Nordén & Appelqvist 2001). Au niveau de la politique européenne, la directive cadre sur l'eau (DCE) a pour objectif de restaurer ou de préserver la continuité écologique permettant de réduire le déclin de la biodiversité. Cette DCE a placé la continuité écologique des cours d'eau au cœur des outils de planification et en a fait une orientation fondamentale des schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE). En 2006, la loi française sur l'eau et les milieux aquatiques (LEMA) précisait la définition de la continuité écologique d'un cours d'eau par « la libre circulation des organismes vivants et leur accès aux zones indispensables à leur reproduction, leur croissance, leur alimentation ou leur abri, le bon déroulement du transport naturel des sédiments, ainsi que le bon fonctionnement des réservoirs biologiques (connexions, notamment latérales, et conditions hydrologiques favorables) ». En 2011, dans le cadre de la stratégie nationale pour la gestion des poissons migrateurs (StraNaPoMi), le concept de continuité écologique demeure central et est défini par « la circulation des espèces et le bon déroulement du transport des sédiments. La continuité conserve à la fois une dimension amont-aval, impactée par les ouvrages transversaux comme les seuils et les barrages, et une dimension latérale, impactée par les ouvrages longitudinaux comme les digues et les protections de berges » (MEDDE 2011).

Sous les termes de continuité écologique, trois composantes interdépendantes sont identifiées pour décrire le fonctionnement de la rivière (Sagnes 2016) :

- La continuité hydrologique qui correspond aux variations hydrologiques du cours d'eau. Ces variations de débit sont essentielles et sont l'élément moteur du fonctionnement physique et biologique de la rivière (notamment les migrations).
- La continuité physique qui est l'équilibre entre les flux liquide et solide définissant l'équilibre morphologique de la rivière. Elle est liée à l'érosion (dépendant de la géologie, du climat, de la topographie et de la couverture des sols) et à l'hydraulique fluviale (dépendant de la pente, de la section de la rivière et de sa rugosité). Elle est essentielle pour la création des habitats en transportant des matériaux tels que des galets, des blocs, des bois morts en fonction des faciès d'écoulement.
- La continuité biologique qui est liée au fonctionnement trophique. Elle est essentielle pour la continuité des transferts de matière organique dans la chaîne alimentaire. Elle repose sur un gradient continu des ressources trophiques disponibles avec une distribution des espèces qui se modifie progressivement de l'aval vers l'amont. Les caractéristiques structurelles et fonctionnelles des communautés biologiques sont adaptées aux conditions physiques dynamiques d'un tronçon de rivière donné mais sont interdépendantes sur l'ensemble du continuum fluvial (Vannote *et al.* 1980).

I.2 La fragmentation des habitats

La fragmentation des habitats a été identifiée comme l'un des cinq facteurs majeurs de l'érosion de la biodiversité avec la pollution, la surexploitation des ressources naturelles, la présence d'espèces invasives et les modifications de l'environnement dues au changement climatique (Baudoin *et al.* 2014). Cette fragmentation est alors liée à des altérations de

continuité écologique et correspond à des discontinuités hydrauliques (assecs, réductions de débit), à des prélèvements de matériaux (modifications de la granulométrie, porosité, stabilité des fonds et des berges), à des modifications ponctuelles de la qualité des eaux (polluants chimiques) et à la présence d'obstacles transversaux (barrages, seuils, radiers sous ouvrage d'art, usages, gués) (March *et al.* 2003, Greathouse *et al.* 2006, Crook *et al.* 2015). Ces derniers, les obstacles à l'écoulement, impactent fortement l'hydromorphologie des rivières en ralentissant les vitesses d'écoulement, augmentant la profondeur et modifiant le transport sédimentaire grossier. Ces dégradations modifient en retour la physicochimie de l'eau et impactent fortement les biocénoses et les processus écologiques qui s'y produisent (Paul & Meyer 2001, Chadwick *et al.* 2006). Ces altérations de la qualité et de la diversité des habitats disponibles pour les différentes espèces sont considérées comme l'une des premières causes de dégradation de la continuité écologique (Ramírez *et al.* 2012). Pour les espèces migratrices, la présence de multiples ouvrages transversaux d'origine anthropique contraint encore davantage leurs possibilités de déplacement naturel (Smith *et al.* 2003, Cooney & Kwak 2013).

I.3 Continuité écologique et migration

Un organisme se déplace entre différents habitats pour s'abriter, se reproduire ou se nourrir. Théoriquement, les contraintes associées au déplacement (prédatation et coût énergétique) sont compensées par les avantages biologiques procurés par le nouvel habitat (Lucas & Baras 2001). Northcote (1984) définit une migration comme un déplacement entre deux habitats fonctionnels se produisant de manière régulière durant la vie de l'individu et concernant une grande partie de la population. Les migrations diadromes ne sont qu'une fraction des déplacements réalisés par les espèces migratrices au cours de leur vie, se distinguant par la dévalaison (de l'amont de la rivière vers la mer) et la montaison (de la mer vers l'amont de la

rivière) (Myers 1949) ; mais ce sont les plus impactées par la fragmentation des habitats du fait de leur double trajectoire (Benstead *et al.* 1999, March *et al.* 2003). Les impacts des ruptures de continuité écologique sur les espèces sont également liés à leur éthologie et leurs aptitudes physiques qui déterminent leurs capacités de franchissement d'un obstacle. Un obstacle peut représenter une barrière totale à la migration, c'est-à-dire qu'elle est infranchissable en permanence et pour tous les individus ; une barrière partielle, elle est franchissable uniquement par certains individus en fonction de leur taille et de l'espèce ; et une barrière temporelle, elle est infranchissable à une période de l'année ou sous certaines conditions climatiques (Baudoin *et al.* 2014, Sagnes 2016). Même temporaires, les obstacles ont un impact négatif en retardant les espèces dans leur migration, en les obligeant à attendre dans des zones peu propices et/ou en provoquant des blessures et des mortalités dues aux tentatives de franchissement répétées (Pringle *et al.* 2000). Ces obstacles impactent préférentiellement les stades juvénile et adulte lors de la montaison et le stade larvaire lors de la dévalaison.

II. Biologie et écologie des espèces antillaises

II.1 Un cycle de vie lié à l'insularité tropicale

La majorité de la macrofaune des rivières des Petites Antilles est diadrome, cela signifie que les espèces de poissons et crevettes effectuent des migrations régulières et obligatoires entre les rivières et la mer (Myers 1949, McDowall 1997). La migration diadrome majoritairement représentée dans la Caraïbes est l'amphidromie, cependant ce cycle de vie a été très peu étudié dans les Antilles (Keith 2003, Tabouret *et al.* 2011, Smith & Kwak 2014). McDowall (1997) définit le cycle de vie amphidrome par une dévalaison passive des larves vers la mer juste après l'éclosion (Fig. 1). L'alimentation et la croissance débutent en mer et se

poursuivent au cours d'une dispersion larvaire marine, suivie de la migration des post-larves de la mer vers l'eau douce. La métamorphose se déroule dans les embouchures puis la croissance somatique des juvéniles en adultes a lieu en rivière, ainsi que la maturation sexuelle et la reproduction (Keith 2003, McDowall 2010, Watanabe *et al.* 2013). Dans les rivières des Caraïbes, les crues cycloniques et les sécheresses majeures sont des évènements exceptionnels pouvant induire une forte diminution locale de l'abondance des communautés dulçaquicoles (Covich *et al.* 2003, 2006). Le repeuplement de la rivière s'opère ensuite depuis l'embouchure, à partir de l'effectif de post-larves resté en mer. La distribution des mêmes espèces sur les différentes îles de l'arc Caribéen associée à une phase larvaire planctonique supporte par ailleurs la résilience locale de ces espèces (Fièvet *et al.* 2001a, Debrot 2003).

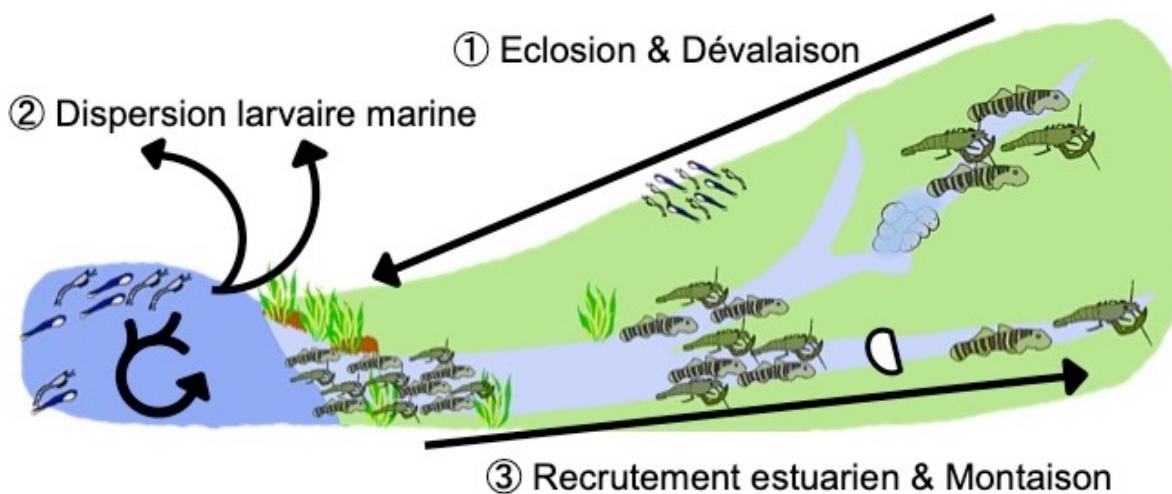


Figure 1 : Schéma du cycle amphidrome.

II.2 Écologie des espèces étudiées et préférences d'habitats

Les rivières antillaises sont oligotrophes : leur régime turbulent limite le développement des compartiments phytoplanctoniques, zooplanctoniques et des macro-algues, sauf dans les portions plus calmes de l'aval et des embouchures (March & Pringle 2003, Coat *et al.* 2009).

Les sources de nourriture exploitées par les espèces ont deux origines principales : le sol et la

végétation des ripisylves qui apporte de la matière végétale et organique allochtone et le biofilm épilithique qui se développe à la surface des roches de la rivière et qui représente une véritable production autochtone. Ce biofilm est une matrice mixte composée principalement de diatomées et de bactéries et qui est très largement consommé par les espèces aquatiques (Monti *et al.* 2018). La production micro-algale est primordiale dans ces systèmes et constitue par ailleurs une composante commune du régime alimentaire des différentes espèces (Finlay 2001, March & Pringle 2003).

La richesse spécifique de ces rivières est faible, elle regroupe une vingtaine d'espèces de poissons et crustacés, dont seulement une dizaine est retrouvée jusqu'aux têtes de bassins (Gillet 1983, Lim *et al.* 2002, Monti *et al.* 2010, Schmidt & McMullin 2015). La plupart d'entre elles ont des régimes alimentaires reposant sur plusieurs sources de nourriture et présentent un régime omnivore opportuniste qui souligne leur capacité à optimiser l'assimilation des diverses sources de nourriture disponibles (Coat *et al.* 2009, Lefrançois *et al.* 2011). Chez les crevettes existe une exception : la famille des Atyidae qui regroupe des espèces avec un régime alimentaire filtreur-herbivore. Elles possèdent des soies organisées en pinceaux à l'extrémité de leurs deux premières paires de pattes. Cette adaptation leur permet de filtrer la matière en suspension dans les veines de fort courant et de balayer les roches couvertes de biofilms dans les zones calmes (Pringle & Blake 1994, Covich *et al.* 1999, Freeman *et al.* 2003). Dans le cadre de la thèse, quatre espèces d'Atyidae ont été collectées. *Atya innocous* (Herbst 1792) (Fig. 2a) est essentiellement présente dans les zones amont et les milieux turbulents (Fièvet *et al.* 2001a, Monti *et al.* 2010) ; *Atya scabra* (Leach 1815) (Fig. 2b) affectionne également les milieux turbulents mais est plus abondante dans les zones aval des rivières (Fièvet *et al.* 2001a, Monti *et al.* 2010) ; *Micratya poeyi* (Guérin-Méneville, 1855) (Fig. 2c) est une toute petite crevette ubiquiste, opportuniste et on la retrouve sur tout le

continuum de la rivière à la fois dans les milieux turbulents et calmes (Hunte 1978) ; *Potimirim potimirim* (Mueller 1881) (Fig. 2d) est également une toute petite crevette qui occupe les milieux calmes le long des berges végétalisées, elle est plus rare que les trois espèces précédentes et est listée « vulnérable » selon le classement IUCN (Monti *et al.* 2010).

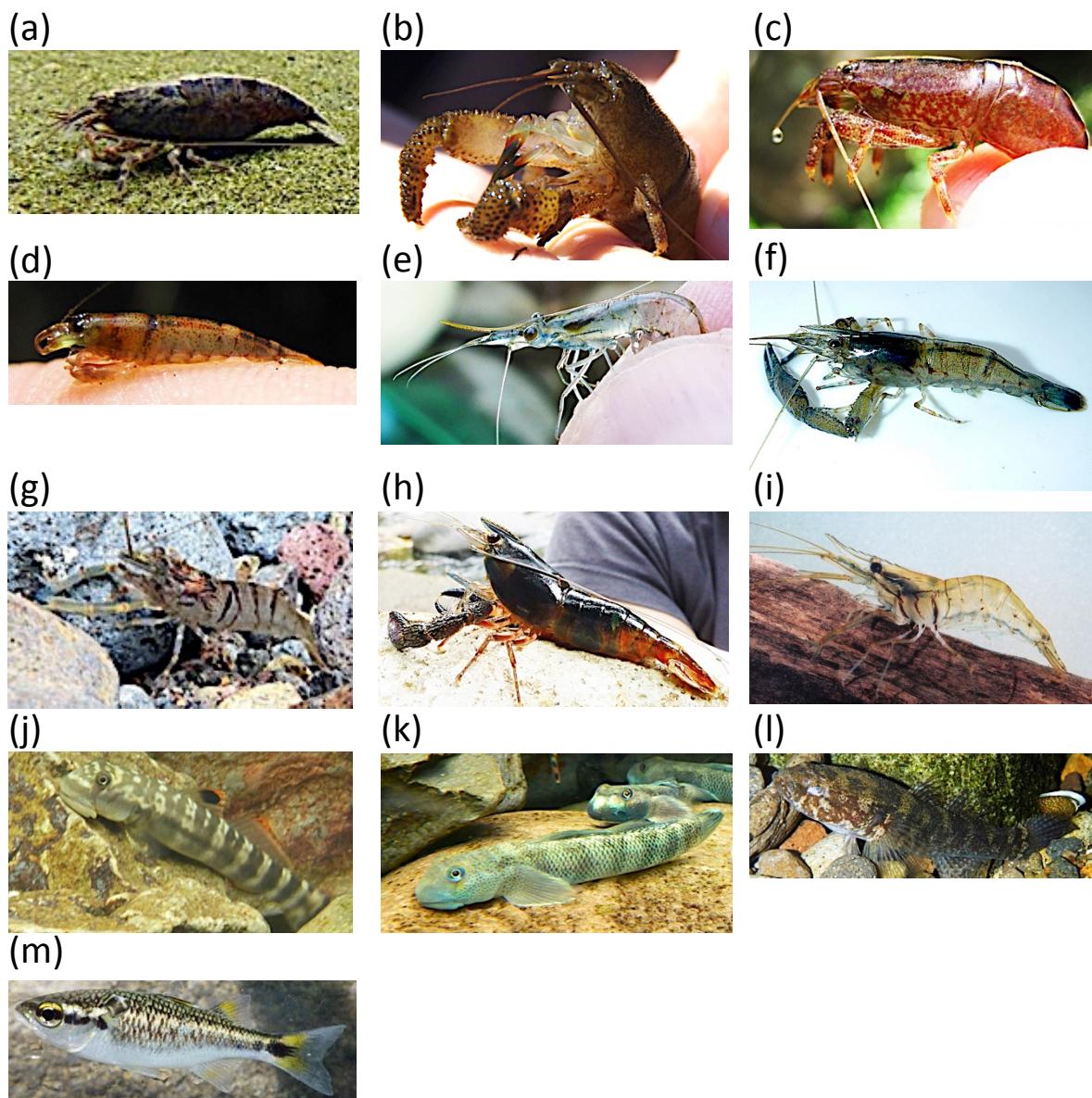


Figure 2 : Photos des espèces étudiées : (a) *Atya innocous*, (b) *Atya scabra*, (c) *Micratya poeyi*, (d) *Potimirim potimirim*, (e) *Xiphocaris elongata*, (f) *Macrobrachium faustum*, (g) *Macrobrachium heterochirus*, (h) *Macrobrachium crenulatum*, (i) *Macrobrachium acanthurus* (photos E. Vigneux), (j) *Sicydium plumieri*, (k) *Sicydium punctatum*, (l) *Eleotris perniger*, (m) *Agonostomus monticola*.

La famille des Xiphocarididae est représentée par une seule espèce dans la Caraïbe, *Xiphocaris elongata* (Guérin-Méneville 1855) (Fig. 2e). Cette espèce est détritivore, elle a des petites pinces à l'extrémité des deux premières paires de pattes qui lui permettent de découper la litière végétale (March *et al.* 2001, March & Pringle 2003). Elle est présente sur tout le continuum de la rivière et affectionne les berges et les zones calmes moyennement profondes où s'accumule la litière végétale (Hunte 1978).

La seconde famille de crevettes très abondante dans les Caraïbes est les Palaemonidae, principalement représentée par le genre *Macrobrachium*. Ces crevettes présentent des pinces sur les deux premières paires de pattes dont la deuxième paire peut être très développée. Ce sont des animaux détritivores territoriaux et des prédateurs opportunistes, ils consomment de fines particules de matière organique, des algues, des macrophytes, des insectes, des mollusques et des juvéniles de poissons et de crevettes (Covich *et al.* 1999, Dudgeon 1999). Les espèces de cette même famille occupent des habitats différents et celles de plus grandes tailles ont une activité prédatrice plus importante que les celles de petite taille (Dudgeon 1999, Xu *et al.* 2008, Coat *et al.* 2009). Quatre espèces de Palaemonidae ont été collectées lors des pêches. *Macrobrachium faustinum* (de Saussure 1857) (Fig. 2f) est l'une des espèces les plus communes en Guadeloupe, elle se distribue de l'aval à l'amont des rivières dans les milieux rapides comme lents et est la plus ubiquiste des espèces de *Macrobrachium* rencontrées en Guadeloupe (Girard *et al.* 2013). *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann 1836) (Fig. 2g) est une espèce de plus grande taille, elle est omnivore mais avec une part de prédation importante chez les grands individus et occupe des habitats avec des profondeurs et des vitesses de courant importantes (Monti & Gouézec 2006). *Macrobrachium crenulatum* Holthuis 1950 (Fig. 2h) est une espèce omnivore et prédatrice pour les grands individus, elle occupe préférentiellement les habitats profonds avec un courant modéré et des dépôts

sédimentaires (Girard *et al.* 2013) et est listée « espèce vulnérable » selon le classement UICN (Monti *et al.* 2010). *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann 1836) (Fig. 2i) est omnivore à tendance détritivore, elle occupe des milieux lents avec des sédiments fins, essentiellement à l’aval des rivières (Bertini *et al.* 2014).

Chez les poissons, la famille des Gobiidae est la plus abondante en rivière et regroupe principalement des espèces herbivores. Dans le cadre des collectes, deux espèces de la sous-famille des Sicydiinae ont été échantillonnées. Elles possèdent une ventouse créée par la soudure de leurs nageoires pelviennes et occupent les milieux rapides et rocheux. Grâce à cette ventouse, ces espèces sont présentes sur tout le continuum de la rivière et peuvent grimper des cascades de plusieurs mètres (Keith 2003, Maie *et al.* 2011, Schoenfuss *et al.* 2011). *Sicydium plumieri* (Bloch 1786) (Fig. 2j) et *Sicydium punctatum* Perugia 1896 (Fig. 2k) sont herbivores, ils broutent le biofilm épilithique (Gillet 1983). *S. punctatum* a des dents tricuspides ce qui le conduisent à sélectionner des algues filamenteuses ou de la végétation molle, tandis que *S. plumieri* a des dents unicuspides, plus robustes, qui lui permettent de brouter sans distinction, il a également une morphologie plus trapue et atteint une plus grande taille (Watson 2000, Monti *et al.* 2018). L’amphidromie de ces deux espèces a été validée par des études en microchimie des otolithes en Guadeloupe et à Puerto Rico (Tabouret *et al.* 2011, Smith & Kwak 2014).

Dans la famille des Eleotridae, seul *Eleotris perniger* (Cope 1871) (Fig. 2l) a été collecté. C'est un prédateur de petits mollusques, de crustacés et de poissons (Teixeira 1994, Winemiller & Ponwith 1998, Nordlie 2012). Cette espèce est inféodée au bas des rivières où elle peut être très abondante. Elle occupe les zones calmes à proximité des berges ou à l’abri

des rochers (Monti *et al.* 2010, Hein *et al.* 2011, Smith & Kwak 2015). L'amphidromie de cette espèce a été validée à Porto Rico (Smith & Kwak 2014, Engman *et al.* 2017).

Dans les rivières de Guadeloupe, la famille des Mugilidae est représentée par une seule espèce *Agonostomus monticola* Bancroft 1834 (Fig. 2m) qui peut atteindre de grandes tailles. Cette espèce a un régime alimentaire omnivore et consomme des algues ainsi que des insectes et autres détritus (Cruz 1987, Aiken 1998, Torres-Navarro & Lyons 1999). C'est la seule espèce nageuse de pleine eau qui occupe les zones rapides et a une bonne aptitude au saut (Ribeiro & Villalobos 2010, Sidaine 2012). L'amphidromie de cette espèce a également été validée à Porto Rico (Smith & Kwak 2014).

III. Continuité écologique et franchissement

III.1 La continuité écologique dans les rivières insulaires caribéennes

Les îles des Caraïbes bénéficient d'un climat tropical alternant une saison sèche de décembre à juin et une saison humide de juillet à novembre, ce qui crée des précipitations hétérogènes au cours de l'année. La Guadeloupe est un archipel qui réunit deux grandes îles, la Basse-Terre et la Grande-Terre, et plusieurs petites îles et îlets d'origines géologiques variées. La Basse-Terre concentre la majorité des précipitations alors que la Grande-Terre et les petites îles ont un climat plus sec. La Basse-Terre est l'île volcanique majeure (848 km^2) où se trouve le volcan la Soufrière, le point culminant des Petites Antilles (1467 m), ainsi que les 55 rivières pérennes de l'archipel qui constituent le « château d'eau » de l'archipel (Monti *et al.* 2010). Les rivières y sont très dynamiques avec un régime hyperturbulent sur la majeure partie de leur cours et l'on y distingue généralement trois segments fonctionnels : la basse, la moyenne et la haute altitude (Mazancourt *et al.* 2017). Le segment aval présente des faciès

lents avec une faible pente, des galets et des sédiments fins; la moyenne altitude est quant à elle composée de radiers et de plats courants avec une pente faible, une profondeur réduite et un substrat plus grossier de galets et blocs ; le segment de la haute altitude est composé de rapides et de cascades associées à des fosses de dissipation avec un fort courant et un substrat composé de gros blocs (Fig. 3). Ces trois segments hydrologiques déterminent des habitats spécifiques qui conditionnent, en partie, la richesse spécifique en poissons et crustacés. Celle-ci est la plus forte à l'aval, avec une majorité d'espèces de poissons prédateurs, et diminue vers l'amont avec la raréfaction des poissons mais où les crevettes deviennent dominantes (Gillet 1983, Covich *et al.* 2009).

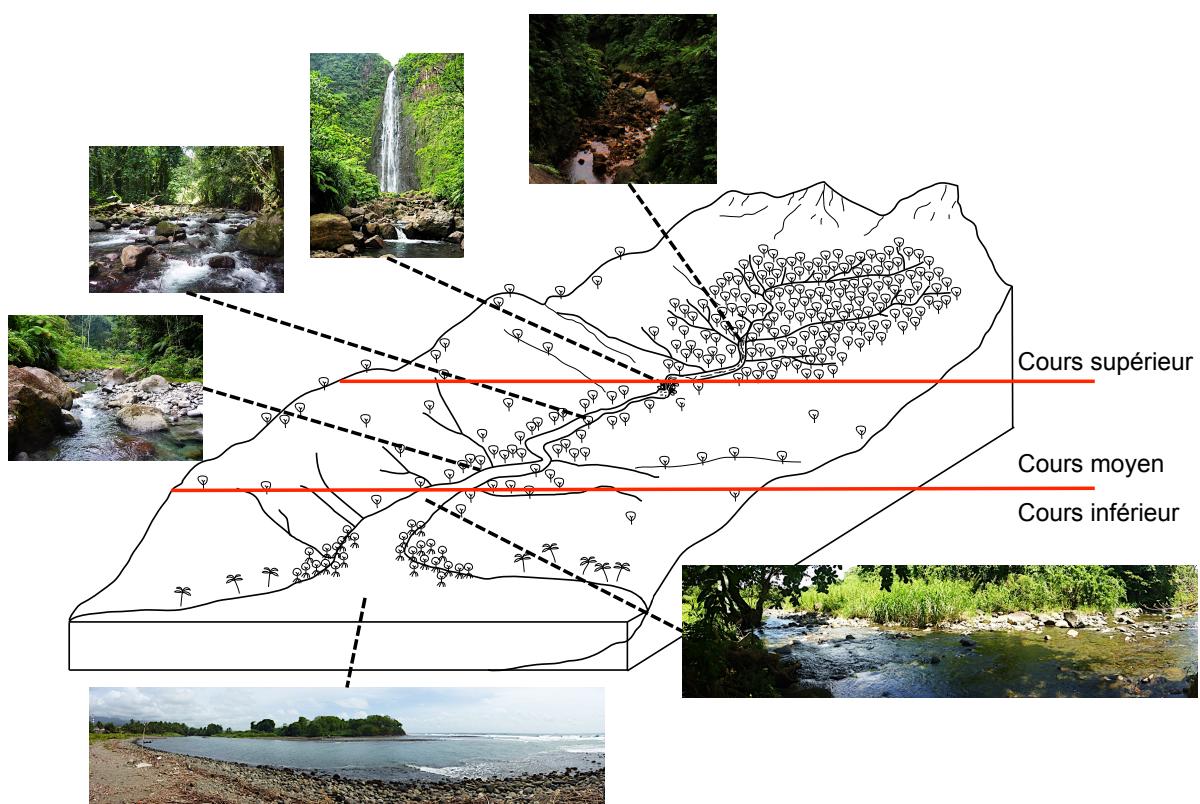


Figure 3 : Schéma des trois segments fonctionnels d'une rivière insulaire tropicale, illustré avec des milieux aquatiques des rivières de Guadeloupe (Adapté de Mazancourt 2018).

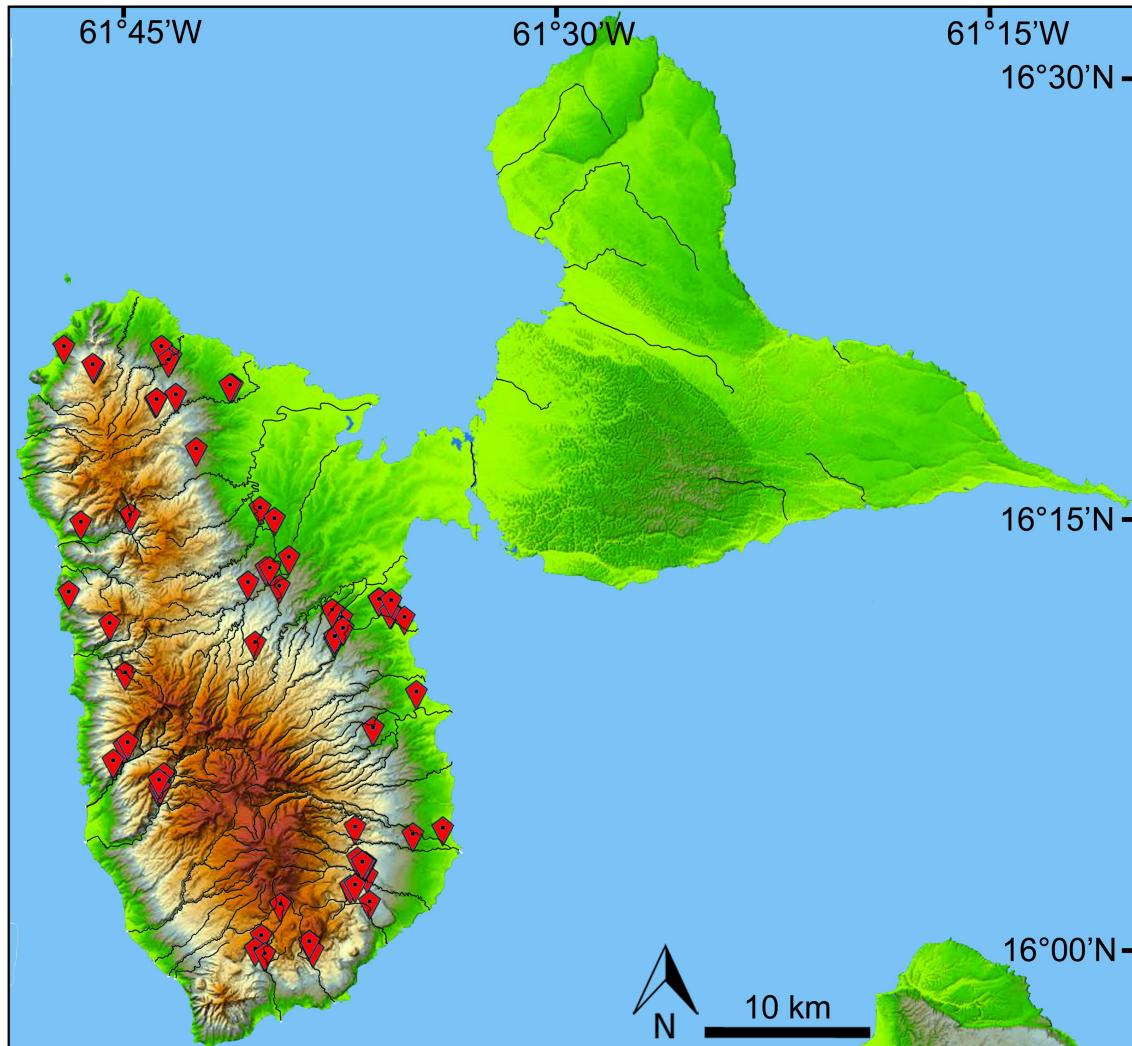


Figure 4 : Carte de la Guadeloupe représentant le relief, les principales rivières et l'ensemble des obstacles à l'écoulement référencés (losange rouge). Données issues des sites internet Géoportail et Sandre.

Malgré ces discontinuités temporelles ou géographiques, les besoins en eau douce de la population sont permanents au cours de l'année et requis sur l'ensemble du territoire. De nombreux ouvrages de captage d'eau ont donc été construits dans les rivières caribéennes (Fig. 4) (Benstead *et al.* 1999, Pringle *et al.* 2000, Freeman *et al.* 2003, March *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003, Greathouse *et al.* 2006). En Guadeloupe, leur importance est cruciale car la production d'eau potable est prélevée à 85% dans les rivières de la Basse-Terre (DEAL *et al.*

2016), celle pour l'irrigation provenant majoritairement de réservoirs. L'essentiel des prélèvements d'eau à destination des populations humaines sont réalisés sur la Basse-Terre par l'intermédiaire de 59 prises d'eau (SANDRE & AFB 2019) situées de la moyenne à la haute altitude, construites en travers des cours d'eau et occupant toute la largeur du lit mineur. Ce type d'ouvrage est qualifié de prise d'eau « au fil de l'eau » (Fig. 5). Une grille est installée sur le sommet des ouvrages, à barreaux ou à trous, et l'eau y tombe par gravité. Une partie du débit est donc extrait par une canalisation, le reste se déversant par dessus l'ouvrage et constituant le débit du tronçon aval. La hauteur de chute des ouvrages présents en Guadeloupe varie d'une dizaine de centimètres à cinq mètres, en fonction du dénivelé où ils sont construits et des caractéristiques hydrologiques exploitées. Au total, 117 obstacles à l'écoulement sont recensés en Guadeloupe pour le prélèvement d'eau (59), pour un usage routier (45) et pour l'alimentation en eau d'un canal (10) ou d'un ouvrage hydroélectrique (3) (SANDRE & AFB 2019). L'ensemble de ces ouvrages constitue un ensemble important de perturbations de continuité écologique.

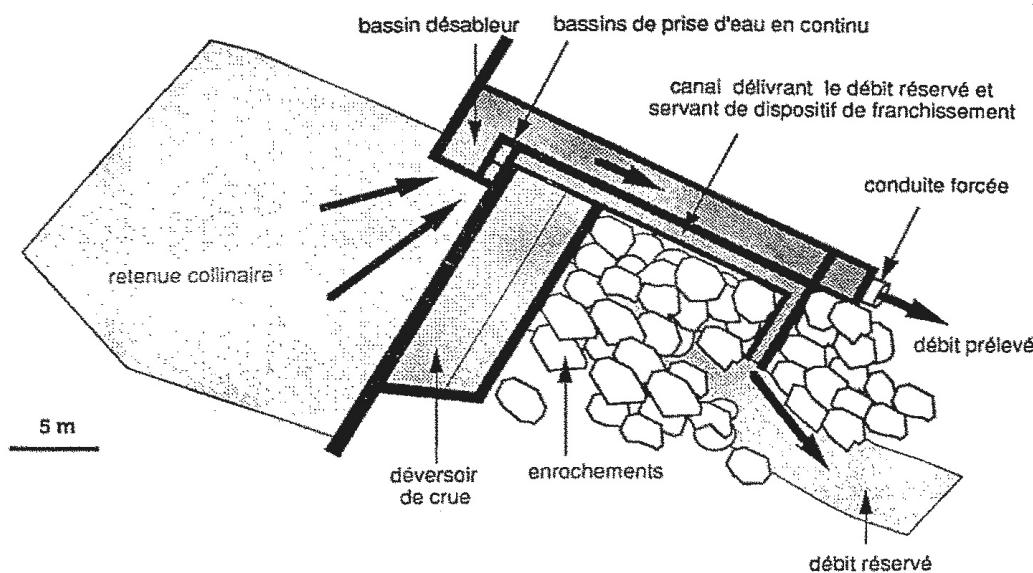


Figure 5 : Schéma d'une prise d'eau « au fil de l'eau » sans dispositif de franchissement (adapté de Fièvet et al. 2000).

De nombreux effets des seuils sur les communautés d'eau douce tropicale ont été observés avec des conséquences sur la diversité des habitats (Covich *et al.* 1996, Jenkins *et al.* 2010, Crook *et al.* 2015, Holcomb *et al.* 2016). Les barrages, même de faible hauteur, peuvent modifier les habitats physiques et le régime hydrologique de part et d'autre de l'ouvrage (Fièvet *et al.* 2001b, Cooney & Kwak 2013). Les tronçons en aval des barrages ont toujours des débits plus faibles qui favorisent des espèces plus opportunistes aux besoins moins spécifiques et avec des exigences de reproduction plus flexibles (Anderson *et al.* 2006, Hein *et al.* 2011, Latli *et al.* 2019). Dans ces habitats dégradés, les espèces généralistes peuvent atteindre une meilleure condition physique que les espèces aux besoins plus stricts (Jenkins *et al.* 2010, Holcomb *et al.* 2016). La présence de l'ouvrage peut également réduire le couvert végétal de la rivière par la présence des constructions associées sur les rives. Cela augmente la pénétration de la lumière sur la rivière et modifie la production primaire (Ceneviva-Bastos *et al.* 2017). Les prises d'eau ont aussi un impact sur les espèces en ralentissant ou en stoppant la migration en amont selon leur capacité de franchissement (Benstead *et al.* 1999, Fièvet *et al.* 2001b). Les individus avec les plus faibles capacités de franchissement se retrouvent alors en aval du barrage, dans une zone avec moins d'eau et donc plus de compétition pour l'habitat et la nourriture ou avec une prédatation supérieure (Covich *et al.* 2003). Cet effet de goulot d'étranglement (c'est-à-dire la forte diminution de l'abondance globale en amont des prises d'eau) a d'abord été signalé par March *et al.* (2003) dans les rivières de Porto Rico et a été confirmé par Monti *et al.* (2018) avec des impacts sur les structures démographiques des poissons et crevettes vivant dans les rivières guadeloupéennes.

III.2 La capacité de franchissement : un facteur déterminant de la montaison

La prépondérance des crustacés à l'amont est liée, pour partie, à leur morphologie et capacité de franchissement qui serait supérieure à celle de la plupart des poissons (Kikkert *et al.* 2009).

Les crevettes marchent sur le fond de la rivière ou le long des berges végétalisées, ce qui peut réduire l'impact du courant, et elles peuvent aussi contourner les obstacles. Ces organismes sont aussi capables d'emmagasiner de l'eau dans leur cavité branchiale, ce qui leur assure une certaine autonomie à l'exondation (Innes & Taylor 1986). En revanche, la plupart des espèces de poissons sont davantage dépendants de la hauteur d'eau et de la vitesse du courant. Ceux-ci se retrouvent stoppés dès que la hauteur d'eau est trop faible pour leur permettre de nager ou lorsque que la vitesse du courant est supérieure ou égale à leur vitesse de nage (Pringle 1997, Fièvet 1999, Keith 2003). Certaines espèces ont développé des modes de déplacement complémentaires à la nage leur permettant l'accès aux zones amont des rivières. Les Gobiidae *Sicydium punctatum* et *Sicydium plumieri* possèdent ainsi une puissante ventouse issue de la fusion de leurs nageoires pelviennes. Celle-ci leur permet de franchir de hauts obstacles tant que la surface est recouverte d'une mince lame d'eau pour permettre leur adhésion au substrat (Keith 2003, Maie *et al.* 2011, Schoenfuss *et al.* 2011). Le Mugilidae *Agonostomus monticola* est à l'opposé une espèce nageuse de pleine eau qui a la capacité de réaliser des sauts importants pour franchir les obstacles (Ribeiro & Villalobos 2010, Sidaine 2012). Cependant, ses aptitudes de saut sont dépendantes de la taille de l'individu et de la hauteur d'eau de part et d'autre de l'obstacle. Un petit individu sautera moins haut qu'un grand, une faible hauteur d'eau à l'aval réduira sa prise de vitesse pour amorcer son saut et une faible hauteur d'eau sur ou à l'amont de l'obstacle l'empêchera de reprendre une nage efficace. Les autres espèces de poissons, notamment les Eleotridae présentés précédemment, ont des capacités de franchissement faible qui les maintiennent dans le bas des cours d'eau. Cette distribution particulière des espèces sur le continuum-rivière affranchit les zones amont d'espèces de poissons prédatrices.

IV. Contexte, objectifs et démarche de la thèse

La thèse s'inscrit dans le contexte de la stratégie nationale pour la gestion des poissons migrateurs (StraNaPoMi). La StraNaPoMi est un document-cadre mis en place par le Ministère en charge de l'environnement pour préserver et restaurer les espèces de poissons migrateurs tout en tenant compte des activités économiques associées aux espèces et aux habitats (MEDDE 2011). Ce document fut initialement élaboré pour les espèces migratrices vivant dans l'Hexagone, telles que l'anguille européenne, le saumon de l'Atlantique ou l'esturgeon européen. Les connaissances avancées sur l'écologie et la biologie de ces espèces ont permis de définir des plans de gestion adaptés. Dans les Antilles françaises et plus largement dans les territoires insulaires d'outre-mer, les espèces vivant dans les rivières ont des morphologies particulières, sont majoritairement migratrices mais leur écologie et leur biologie ne sont pas suffisamment connues (Keith 2003).

Le travail de ma thèse s'intègre donc dans l'un des quatre axes de la StraNaPoMi qui s'intitule « Renforcement de l'acquisition des connaissances, du suivi et de l'évaluation des poissons migrateurs ». L'objectif principal de ce travail était l'étude des effets de la présence d'un obstacle sur l'organisation trophique et démographique des communautés d'eau douce aux Antilles. Dans les Antilles françaises, les prises d'eau « au fil de l'eau » représentant la principale perturbation de la continuité écologique des rivières, plusieurs approches ont été utilisées (Fig. 6) :

- Deux études d'écologie trophique se déclinant en deux approches analytiques : l'analyse des isotopes stables (carbone et azote) et celle des acides gras. L'isotopie stable a été menée sur l'ensemble des espèces animales et des sources de nourriture collectées sur trois rivières. L'analyse des acides gras a été menée sur une sélection de

cinq espèces représentant les espèces les plus abondantes et l'ensemble des sources de nourriture ;

- Une étude d'écologie numérique se déclinant en deux approches mathématiques : l'analyse démographique du recrutement à une station proche de l'embouchure et la comparaison démographique des populations de part et d'autre des prises d'eau pour l'ensemble des espèces collectées.

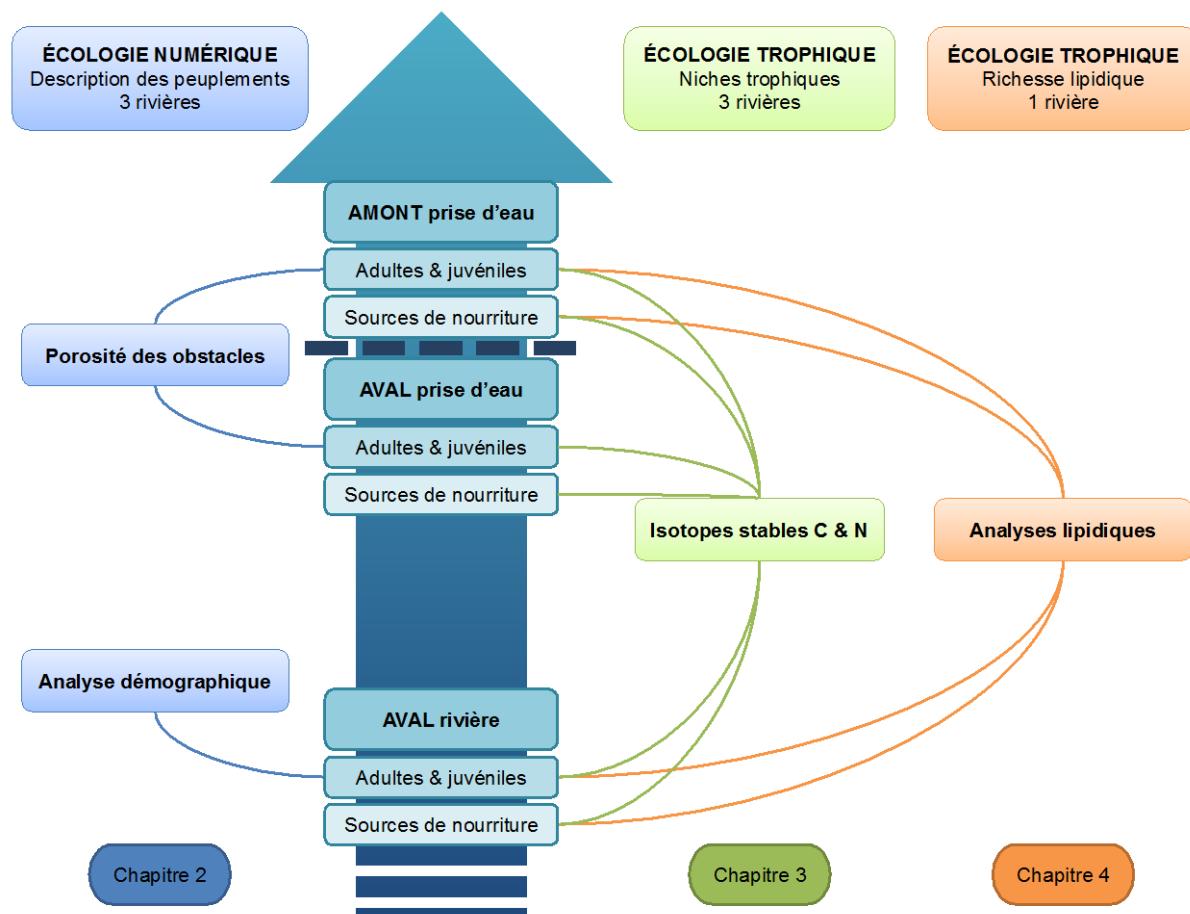


Figure 6 : Schéma des niveaux d'approche utilisés lors de la thèse. La flèche bleue représente le sens de migration des individus diadromes durant la montaison, le trait pointillé représente l'ouvrage en travers du lit. En bleu foncé, vert et orange sont représentés les compartiments utilisés et les analyses employées dans chacun des chapitres.

V. Références de l'introduction

- AIKEN, K. A. 1998. Reproduction, diet and population structure of the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, in Jamaica, West Indies. Environ. Biol. Fishes 53: 347–352.
- ANDERSON, E. P., M. C. FREEMAN, and C. M. PRINGLE. 2006. Ecological consequences of hydropower development in Central America: Impacts of small dams and water diversion on neotropical stream fish assemblages. River Res. Appl. 22: 397–411.
- BAUDOIN, J.-M., V. BURGUN, M. CHANSEAU, M. LARINIER, M. OVIDIO, W. SREMSKI, P. STEINBACH, and B. VOEGTLE. 2014. Evaluer le franchissement des obstacles par les poissons. Principes et méthodes. 200p.
- BENSTEAD, J. P., J. G. MARCH, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. Ecol. Appl. 9: 656–668.
- BERTINI, G., J. A. BAEZA, and E. PEREZ. 2014. A test of large-scale reproductive migration in females of the amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Caridea: Palaemonidae) from south-eastern Brazil. Mar. Freshw. Res. 65: 81–93.
- CENEVIVA-BASTOS, M., C. G. MONTAÑA, C. M. SCHALK, P. B. CAMARGO, and L. CASATTI. 2017. Responses of aquatic food webs to the addition of structural complexity and basal resource diversity in degraded Neotropical streams. Austral Ecol. 42: 908–919.
- CHADWICK, M. A., D. R. DOBBERTUHL, A. C. BENKE, A. D. HURYN, K. SUBERKROPP, and J. E. THIELE. 2006. Urbanization Affects Stream Ecosystem Function By Altering Hydrology, Chemistry, and Biotic Richness. Ecol. Appl. 16: 1796–1807.
- COAT, S., D. MONTI, C. BOUCHON, and G. LEPOINT. 2009. Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. Freshw. Biol. 54: 1028–1041.
- COONEY, P. B., and T. J. KWAK. 2013. Spatial extent and dynamics of dam impacts on tropical island freshwater fish assemblages. Bioscience 63: 176–190.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, and T. HEARTSILL-SCALLEY. 2006. Effects of drought and hurricane disturbances on headwater distributions of palaemonid river shrimp (*Macrobrachium* spp.) in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. J. North Am. Benthol. Soc. 25: 99–107.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, C. L. HEIN, M. J. TOWNSEND, and W. H. McDOWELL. 2009. Predator-prey interactions in river networks: Comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins. Freshw. Biol. 54: 450–465.

- COVICH, A. P., T. A. CROWL, S. L. JOHNSON, and M. PYRON. 1996. Distribution and Abundance of Tropical Freshwater Shrimp Along a Stream Corridor: Response to Disturbance. *Biotropica* 28: 484–492.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, and F. N. SCATENA. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshw. Biol.* 48: 1199–1206.
- COVICH, A. P., M. A. PALMER, and T. A. CROWL. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *Bioscience* 49: 119–127.
- CROOK, D. A., W. H. LOWE, F. W. ALLENDORF, T. ERŐS, D. S. FINN, B. M. GILLANDERS, W. L. HADWEN, C. HARROD, V. HERMOSO, S. JENNINGS, R. W. KILADA, I. NAGELKERKEN, M. M. HANSEN, T. J. PAGE, C. RIGINOS, B. FRY, and J. M. HUGHES. 2015. Human effects on ecological connectivity in aquatic ecosystems: Integrating scientific approaches to support management and mitigation. *Sci. Total Environ.* 534: 52–64.
- CRUZ, G. A. 1987. Reproductive Biology and Feeding Habits of Cuyamel, *Joturus pichardi* and tepemechin, *Agonostomus monticola* (Pisces; Mugilidae) from Rio Palatano, Mosquitia, Honduras. *Bull. Mar. Sci.* 40: 63–72.
- DEAL DE LA GUADELOUPE, COMITÉ DE BASSIN DE LA GUADELOUPE, OFFICE DE L'EAU GUADELOUPE, AND ONEMA. 2016. SDAGE 2016-2021 du district hydrographique comprenant la Guadeloupe et Saint-Martin. 200p.
- DEBROT, A. O. 2003. A review of the freshwater fishes of Curaçao, with comments on those of Aruba and Bonaire. *Caribb. J. Sci.* 39: 100–108.
- DUDGEON, D. 1999. Tropical asian streams: zoobenthos, ecology and conservation Hong Kong. John Wiley & Sons, Ltd. 844p.
- ENGMAN, A. C., T. J. KWAK, and J. R. FISCHER. 2017. Recruitment phenology and pelagic larval duration in Caribbean amphidromous fishes. *Freshw. Sci.* 36: 851–865.
- FIÈVET, E. 1999. Daylight migration of freshwater shrimp (Decapoda, Caridea) over a weir during water release from the impoundment. *Crustaceana* 72: 351–356.
- FIÈVET, E., A. L. ROUX, L. REDAUD, and J. M. SÉRANDOUR. 2000. Conception des dispositifs de franchissements pour la faune amphidrome (crevettes et poissons) des cours d'eau antillais : Une revue. *Bull. Français la Pêche la Piscic.* 357/358: 241–256.
- FIÈVET, E., S. DOLEDEC, and P. LIM. 2001a. Distribution of migratory fishes and shrimps along multivariate gradients in tropical island streams. *J. Fish Biol.* 59: 390–402.
- FIÈVET, E., L. TITO DE MORAIS, A. TITO DE MORAIS, D. MONTI, and H. TACHET. 2001b. Impacts of an irrigation and hydroelectric scheme in a stream with a high rate of

- diadromy (Guadeloupe, Lesser Antilles): Can downstream alterations affect upstream faunal assemblages? *Arch. fur Hydrobiol.* 151: 405–425.
- FINLAY, J. C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: Implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology* 82: 1052–1064.
- FREEMAN, M. C., C. M. PRINGLE, E. A. GREATHOUSE, and B. J. FREEMAN. 2003. Ecosystem-level consequences of migratory faunal depletion caused by dams. *Am. Fish. Soc. Symp.* 35: 255–266.
- GILLET, G. 1983. Les peuplements de poissons et de crevettes de la Guadeloupe : quelques données sur la biologie, la reproduction, la répartition des espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.* 16: 327–340.
- GIRARD, V., D. MONTI, P. VALADE, N. LAMOUROUX, J.-P. MALLET, and H. P. GRONDIN. 2013. Hydraulic Preferences of Shrimps and Fishes in Tropical Insular Rivers. *River Res. Appl.* 30: 766–779.
- GREATHOUSE, E. A., C. M. PRINGLE, and J. G. HOLMQUIST. 2006. Conservation and management of migratory fauna: dams in tropical streams of Puerto Rico. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 16: 695–712.
- HEIN, C. L., A. S. PIKE, J. F. BLANCO, A. P. COVICH, F. N. SCATENA, C. P. HAWKINS, and T. A. CROWL. 2011. Effects of coupled natural and anthropogenic factors on the community structure of diadromous fish and shrimp species in tropical island streams. *Freshw. Biol.* 56: 1002–1015.
- HOLCOMB, J. M., R. B. NICHOLS, and M. M. GANGLOFF. 2016. Effects of small dam condition and drainage on stream fish community structure. *Ecol. Freshw. Fish* 25: 553–564.
- HUNTE, W. 1978. The distribution of freshwater shrimps (Atyidae and Palaemonidae) in Jamaica. *Zool. J. Linn. Soc.* 64: 135–150.
- INNES, A. J., and E. W. TAYLOR. 1986. Air breathing crabs of trinidad: Adaptive radiation into the terrestrial environment. I. Aerobic metabolism and habitat. *Comp. Biochem. Physiol. - Part A Physiol.* 85: 373–381.
- JENKINS, A. P., S. D. JUPITER, I. QAUQUA, and J. ATHERTON. 2010. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20: 224–238.
- KEITH, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J. Fish Biol.* 63: 831–847.

- KIKKERT, D. A., T. A. CROWL, and A. P. COVICH. 2009. Upstream migration of amphidromous shrimps in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues. *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 233–246.
- LATLI, A., L. N. MICHEL, G. LEPOINT, and P. KESTEMONT. 2019. River habitat homogenisation enhances trophic competition and promotes individual specialisation among young of the year fish. *Freshw. Biol.* 1–12.
- LEFRANÇOIS, E., S. COAT, G. LEPOINT, N. VACHIÉRY, O. GROS, and D. MONTI. 2011. Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands. *Fish. Manag. Ecol.* 18: 211–220.
- LIM, P., F. J. MEUNIER, P. KEITH, and P.-Y. NOËL. 2002. *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Martinique. Patrimoines naturels*, vol. 51. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 120p.
- LUCAS, M. C., and E. BARAS. 2001. *Migration of freshwater fishes*. Oxford: Blackwelle Science, Wiley & Sons, Incorporated, John. 440p.
- MAIE, T., A. B. MEISTER, G. L. LEONARD, G. D. SCHRANK, R. W. BLOB, and H. L. SCHOENFUSS. 2011. Jaw muscle fiber type distribution in Hawaiian gobioid stream fishes: Histochemical correlations with feeding ecology and behavior. *Zoology* 114: 340–347.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE, and M. W. RUEBEL. 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 470–478.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 2003. Damming tropical island streams: Problems, solutions, and alternatives. *Bioscience* 53: 1069.
- MARCH, J. G., and C. M. PRINGLE. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica* 35: 84–93.
- MAZANCOURT, V. DE, G. MARQUET, and P. KEITH. 2017. The “pinocchio-shrimp effect”: First evidence of variation in rostrum length with the environment in *Caridina* H. Milne-Edwards, 1837 (Decapoda: Caridea: Atyidae). *J. Crustac. Biol.* 37: 249–257.
- MAZANCOURT, V. S. DE. 2018. Diadromie, dispersion et histoire évolutive des complexes *Caridina nilotica* et *Caridina weberi* (Crustacea : Decapoda : Atyidae) dans les systèmes insulaires de l'Indo-Pacifique. Muséum national d'Histoire naturelle. 438p.
- MCDOWALL, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 443–462.

- MCDOWALL, R. M. 2010. Why be amphidromous: Expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Rev. Fish Biol. Fish.* 20: 87–100.
- MEDDE. 2011. Stratégie nationale pour la gestion des poissons migrants amphihalins. 28p.
- MONTI, D., and E. GOUÉZEC. 2006. Evaluation de préférences d'habitats d'espèces de Poissons et Crustacés d'eau douce en Guadeloupe. Données utilisables dans la démarche de débits minima biologiques aux Antilles. 151p.
- MONTI, D., P. KEITH, and E. VIGNEUX. 2010. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de Guadeloupe. Patrimoines naturels, vol. 69. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 128p.
- MONTI, D., E. LEFRANÇOIS, C. LORD, J.-M. MORTILLARO, P. J. LOPEZ, and P. KEITH. 2018. Selectivity on epilithic diatom consumption for two tropical sympatric gobies : *Sicydium punctatum* Perugia, 1986 and *Sicydium plumieri* (Bloch, 1786). *Cybium* 3:1–9.
- MYERS, G. S. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allien terms for migratory fishes. *Copeia* 2: 89–97.
- NORDÉN, B., and T. APPELQVIST. 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 10: 779–791.
- NORDLIE, F. G. 2012. Life-history characteristics of eleotrid fishes of the western hemisphere, and perils of life in a vanishing environment. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22: 189–224.
- NORTHCOTE, T. G. 1984. Mechanisms of Fish Migration in Rivers. In: McCleave J.D., Arnold G.P., Dodson J.J., Neill W.H. (eds) *Mechanisms of Migration in Fishes*. NATO Conference Series (IV Marine Sciences), vol 14. Springer, Boston, MA. pp. 317-355.
- PAUL, M. J., and J. L. MEYER. 2001. Streams in the urban landscape. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 333–365.
- PRINGLE, C. M. 1997. Exploring how disturbance is transmitted upstream: Going against the flow. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 425–438.
- PRINGLE, C. M., and G. A. BLAKE. 1994. Quantitative effects of atyid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: Use of electricity for experimental exclusion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1443–1450.
- PRINGLE, C. M., M. C. FREEMAN, and B. J. FREEMAN. 2000. Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the new world: tropical–temperate comparisons. *Bioscience* 50: 807.
- RAMÍREZ, A., A. C. ENGMAN, K. G. ROSAS, O. PEREZ-REYES, and D. M. MARTINÓ-CARDONA. 2012. Urban impacts on tropical island streams: Some key aspects influencing ecosystem

- response. *Urban Ecosyst.* 15: 315–325.
- RIBEIRO, T. C., and G. U. VILLALOBOS. 2010. Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Rio Grande de Térraba, Costa Rica and relations with water flow. *Neotrop. Ichthyol.* 8: 841–849.
- SAGNES, P. 2016. Généralités sur la continuité écologique en relation avec le fonctionnement hydrologique et morphodynamique des cours d'eau. In Fonctionnement des écosystèmes aquatiques en Martinique et Guadeloupe. Pointe-à-Pitre, 18-22 avril 2016. 35p.
- SANDRE, and AFB. 2019. Obstacles à l'écoulement - Guadeloupe. Disponible à: <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/obstacles-a-lecoulement-guadeloupe/> [Accessed March 21, 2019].
- SCHMIDT, R. E., and E. R. McMULLIN. 2015. Freshwater and brackish-water fishes observed on Montserrat, Lesser Antilles, West Indies. *Caribb. Nat.* 25: 1–12.
- SCHOENFUSS, H. L., T. MAIE, S. M. KAWANO, and R. W. BLOB. 2011. Performance across extreme environments: comparing waterfall climbing among amphidromous gobioid fishes from Caribbean and Pacific Islands. *Cybium* 35: 361–369.
- SIDAINE, L. 2012. La prise d'eau de Bras-David: Continuité écologique de la rivière, diagnostic sur la perméabilité de l'ouvrage et propositions d'aménagements. 71p.
- SMITH, G. C., A. P. COVICH, and A. M. D. BRASHER. 2003. An ecological perspective on the biodiversity of tropical island streams. *Bioscience* 53: 1048–1051.
- SMITH, W. E., and T. J. KWAK. 2014. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: Spatial and migratory dynamics. *J. Fish Biol.* 84: 913–928.
- SMITH, W. E., and T. J. KWAK. 2015. Tropical insular fish assemblages are resilient to flood disturbance. *Ecosphere* 6: 279.
- TABOURET, H., C. LORD, G. BAREILLE, C. PÉCHEYRAN, D. MONTI, and P. KEITH. 2011. Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. *Aquat. Living Resour.* 24: 369–378.
- TEIXEIRA, R. L. 1994. Abundance, reproductive period, and feeding habits of eleotrid fishes in estuarine habitats of North-east Brazil. *J. Fish Biol.* 45: 749–761.
- TORRES-NAVARRO, C. I., and J. LYONS. 1999. Diet of *Agonostomus monticola* (Pisces : Mugilidae) in the Rio Ayuquila, Sierra de Manantlan Biosphere Reserve, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 47: 1087–1092.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL, K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL, and C. E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130–137.

- WATANABE, S., M. IIDA, C. LORD, P. KEITH, and K. TSUKAMOTO. 2013. Tropical and temperate freshwater amphidromy: A comparison between life history characteristics of Sicydiinae, ayu, sculpins and galaxiids. *Rev. Fish Biol. Fish.* 24: 1–14.
- WATSON, R. E. 2000. *Sicydium* from the Dominican Republic with description of a new species (Teleostei: Gobiidae). *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A* 608: 1–31.
- WINEMILLER, K. O., and B. J. PONWITH. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Environ. Biol. Fishes* 53: 373–384.
- XU, J., M. ZHANG, and P. XIE. 2008. Stable isotope changes in freshwater shrimps (*Exopalaemon modestus* and *Macrobrachium nipponensis*): Trophic pattern implications. *Hydrobiologia* 605: 45–54.

CHAPITRE 1 : TROIS RIVIÈRES TYPIQUES DES ÎLES VOLCANIQUES ANTILLAISES

Le travail de la thèse est mené sur trois rivières d'une même région hydrogéographique et représentatives des rivières de Guadeloupe. La majorité des rivières de Guadeloupe sont en effet de petite taille (une dizaine de kilomètres tout au plus), avec une forte pente à l'amont et qui diminue vers l'aval. Les rivières Moreau, Pérou et Grand Carbet se trouvent sur la côte au vent de la Basse-Terre (côte sud est ; Fig. 1.1). Parmi ces trois rivières, l'intégralité du cours de la rivière Pérou est classée sur la Liste 1 et la portion aval de la rivière Moreau est classée sur la liste 2 au titre de l'article L. 214-17 du code de l'environnement. Le classement en liste 1 interdit toute construction constituant un obstacle à la continuité écologique et le classement en liste 2 impose d'assurer une libre circulation des poissons migrateurs.

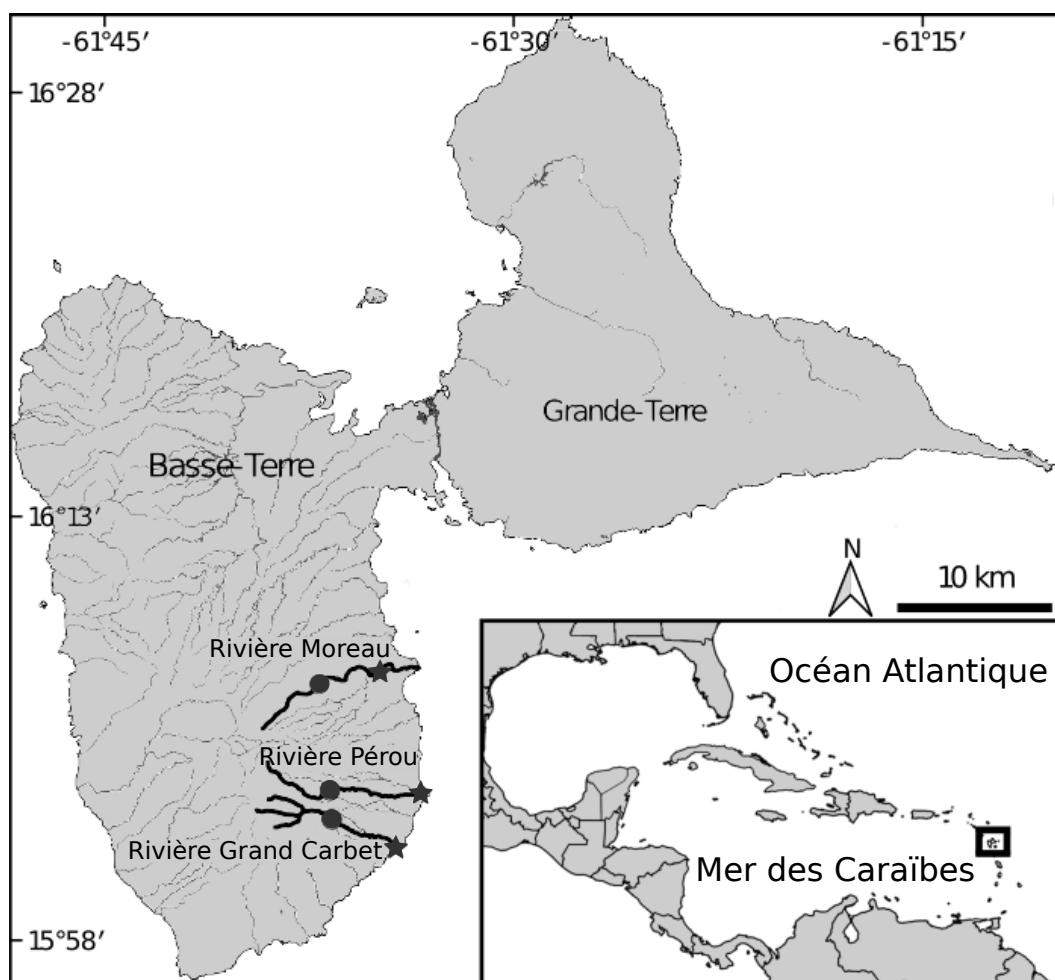


Figure 1.1 : Carte de la Guadeloupe avec les rivières échantillonnées (ligne en gras) et la localisation des stations aval étudiées (étoile) et celles au niveau des prises d'eau (point).

I. Caractéristiques hydromorphologiques des rivières étudiées

Les débits naturels mesurés sont du même ordre de grandeur sur les rivières Pérou et Grand Carbet (respectivement $13,5 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ et $15,1 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$; Tab. 1.1, DEAL Guadeloupe - base HYDRO) et moitié plus faible sur Moreau ($6,3 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$; Tab. 1.1). Les rivières Grand Carbet et Pérou ont une embouchure réduite en longueur (moins de 500 m de long), les eaux y sont stratifiées avec l'eau douce de la rivière en surface et l'eau de mer au fond et sont adjacentes à une zone urbaine (Fig. 1.2). La rivière du Grand Carbet présente l'embouchure la plus réduite avec une ouverture d'environ 50 m tandis que la rivière Pérou a l'embouchure la plus large avec une ouverture d'environ 200 m (données Géoportail). A l'inverse, la rivière Moreau présente une section aval longue (1,5 km) qui serpente entre des zones agricoles puis des forêts marécageuses mais une embouchure relativement étroite avec une ouverture d'environ 25 m (Fig. 1.2). L'aval général des rivières aux Antilles est un lieu soumis à de fortes pressions anthropiques, notamment celles dues aux pollutions d'origine agricole et urbaine.

Table 1.1 : Données hydrologiques disponibles au niveau des prises d'eau (DEAL Guadeloupe, base HYDRO)

	Moreau	Pérou	Grand Carbet
Période de mesure	1987 à 1992	1987 à 1992	1950 à 1989
Nombre de jours de mesure	1523 j	861 j	5310 j
Bassin versant en amont des mesures	$7,4 \text{ km}^2$	$9,2 \text{ km}^2$	$9,5 \text{ km}^2$
Débit moyen	$6,28 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$	$13,50 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$	$15,10 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$



Figure 1.2 : Photos des embouchures des rivières Grand Carbet (a), Pérou (b) et Moreau (c).

II. Caractéristiques de leurs obstacles à l'écoulement

Ces trois rivières possèdent une prise d'eau sur leur portion amont. Chacune est équipée d'un dispositif de franchissement : une rampe multispécifique pour Pérou et Grand Carbet, une plaque métallique qui obstrue une partie de la grille pour Moreau (Fig. 1.3). La majorité de leurs caractéristiques sont similaires à l'exception de la hauteur de chute à l'étiage qui est très faible sur Moreau et élevée sur Pérou et Grand Carbet (Tab. 1.2).



Figure 1.3 : Photos des prises d'eau des rivières Grand Carbet (a), Pérou (b) et Moreau (c).

Table 1.2 : Caractéristiques techniques des prises d'eau étudiées issues du référentiel des obstacles à l'écoulement (ROE) du Sandre, de Géoportail et des observations de terrain.

	Moreau	Pérou	Grand Carbet
Coordonnées X/Y (WGS 84)	647404/1782710	648095/1775770	648217/1773869
Code obstacle à l'écoulement	ROE94811	ROE89287	ROE93192
Type d'ouvrage	Seuil en rivière	Seuil en rivière	Seuil en rivière
Type de dispositif de franchissement piscicole	Autre type de passe	Rampe	Rampe
Usage de l'obstacle à l'écoulement	Agriculture (irrigation, abreuvement)		

	Moreau	Pérou	Grand Carbet
Hauteur de chute à l'étiage	0,1 m	4 m	5 m
Altitude	174 m	251 m	212 m
Distance à la mer	9,3 km	7,8 km	6,8 km
Type de grille	Grille à trous	Grille à trous	Grille à barreaux
<u>Observations de terrains</u>			
- Largeur de la grille	> 2/3 du lit mineur	< 1/3 du lit mineur	< 1/3 du lit mineur
- Haut de la passe	Plaque métallique posée sur la grille avec un dévers	Structure en béton en forme de 'U'	Structure en béton en forme de 'U'
- Orientation débit d'attrait	Mauvaise	Bonne	Moyenne
- Pieds de la passe	Immergeé	Immergeé	Émergé en dévers

Le type et la largeur de la grille diffèrent également : Moreau et Pérou ont des grilles à trous et Grand Carbet a des grilles à barreaux ; la grille a une petite largeur par rapport à celle du lit mineur sur Pérou et Grand Carbet (inférieure au tiers de la largeur du lit mineur) alors qu'elle occupe l'essentiel de la largeur du lit mineur sur Moreau (supérieure au deux tiers de la largeur du lit mineur). Les trois rivières ont au moins un autre obstacle à l'écoulement référencé en aval de la prise d'eau étudiée, avec une hauteur de chute à l'étiage similaire à celle de leur prise d'eau (Tab. 1.3).

Table 1.3 : Caractéristiques techniques des obstacles à l’écoulement en aval des prises d’eau étudiées (ROE Sandre et Géoportail).

	Moreau	Pérou	Grand Carbet		
Code obstacle à l’écoulement	ROE89281	ROE89284	ROE93193	ROE93194	ROE93195
Type d’ouvrage	Seuil en rivière			Passage à gué	
Type de dispositif de franchissement piscicole	Absence de passe				
Usage de l’obstacle à l’écoulement	Ouvrage hydraulique	Ancienne distillerie	Transport et soutien de navigation		
Hauteur de chute à l’étage	0,5 m	3 m	4 m	2 m	5 m
Altitude	7 m	55 m	194 m	198 m	206 m

III. Sélection des stations étudiées

Pour chacune des rivières, les collectes sont menées selon un protocole standardisé sur trois stations intégrant toute la largeur du lit mineur et environ 50 m de long. Les stations sont situées (Fig. 1.1) :

- au niveau du premier radier d’eau douce *sensu stricto* après l’embouchure, situé à 1600 m, 500 m et 200 m de l’embouchure pour les rivières Moreau, Pérou et Grand Carbet respectivement,
- à l’aval direct de la prise d’eau,
- à l’amont direct de la prise d’eau.

CHAPITRE 2 : LES EFFETS DES OBSTACLES SUR LA STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE DES ESPÈCES

Ce chapitre présente les résultats des analyses de dynamique de population menées sur les trois rivières. Les données traitées concernent les différentes espèces pêchées à la station aval et aux stations de part et d'autre de la prise d'eau de chaque rivière (Fig. 2.1). Les analyses ont été menées en deux parties, la première évalue les recrutements des différentes espèces sur les trois rivières, la seconde est focalisée sur la structure démographique des populations au niveau des trois prises d'eau.

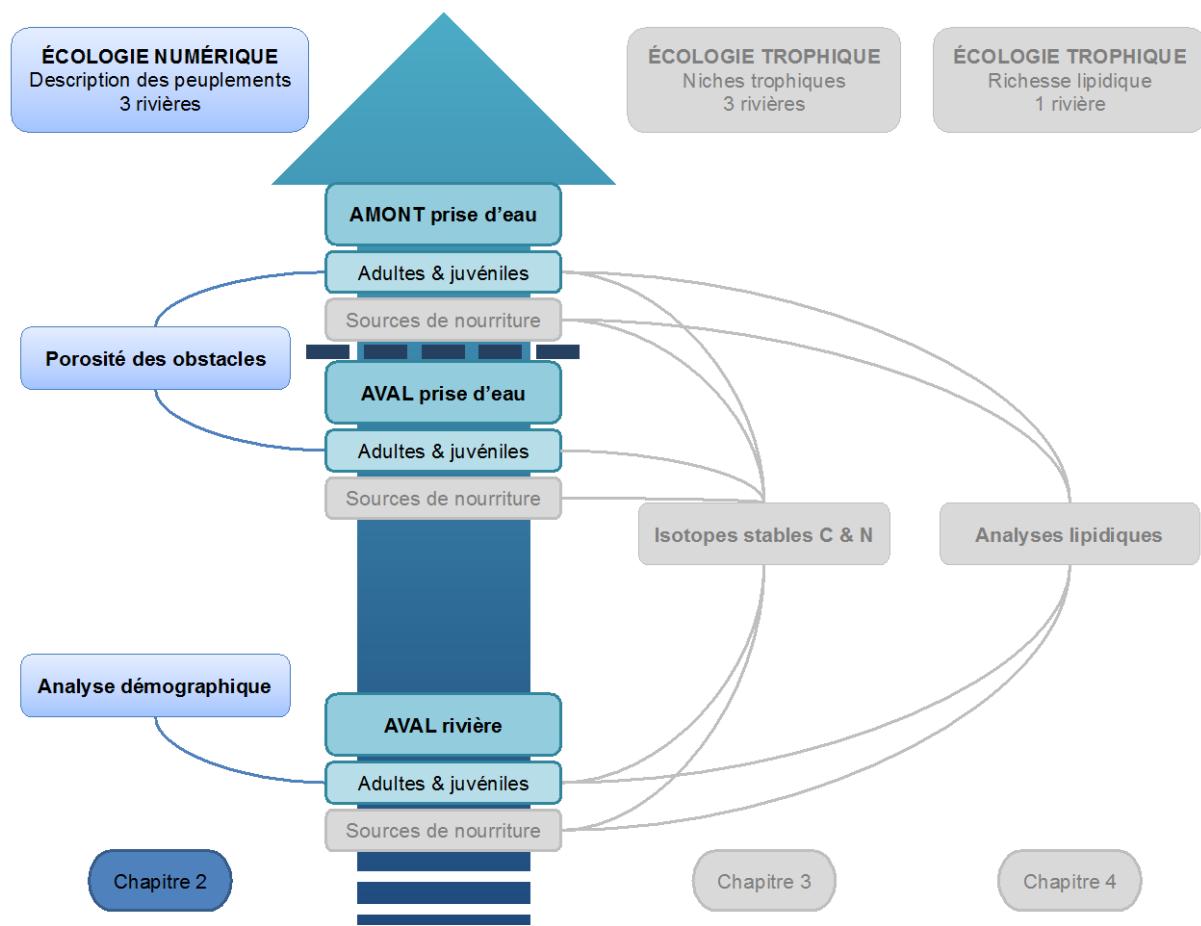


Figure 2.1 : Schéma des niveaux d'approche utilisés lors de la thèse. La flèche bleue représente le sens de migration des individus diadromes durant la montaison. En bleu foncé : compartiments utilisés pour les analyses en écologie numérique et présentés dans ce chapitre.

Attendus théoriques et méthodes utilisées

Cette étude d'écologie numérique regroupe deux approches mathématiques, pour lesquelles 14982 individus ont été collectés, identifiés et mesurés, permettant de décrire la structure démographique de chaque station par espèce. La première approche porte sur l'analyse démographique du recrutement chez les sept espèces les plus abondantes. Les objectifs sont de déterminer la structure en âge de chaque population et d'identifier la cohorte qui vient de recruter puis de comparer ces structures démographiques entre espèces pour une même station et entre rivières pour une même espèce. Les méthodes appliquées sont l'analyse d'histogrammes en classes de taille pour chaque espèce et l'extraction de cohorte réalisée avec le paquet mixdist (Macdonald 2018) sous l'environnement R (version R 3.5.1 R Development Core Team, 2008). Les hypothèses à examiner sont la quantification du recrutement pour chaque espèce et chaque rivière, caractériser la taille au recrutement, l'abondance des effectifs recrutés, ainsi que déterminer la période de recrutement, le type de recrutement (discret et/ou continu) et sa simultanéité entre les espèces et les rivières. La seconde approche porte sur la comparaison démographique des populations de part et d'autres des prises d'eau étudiées. L'objectif est de caractériser la porosité biologique (Monti et al. 2018) de chaque prise d'eau en fonction des espèces et de la taille des individus. La méthode utilisée est le calcul d'un ratio correspondant à l'effectif de la population à l'amont de la prise d'eau sur la somme des effectifs à l'aval et l'amont de la prise d'eau pour une classe de taille donnée. L'hypothèse sous-jacente est de caractériser la franchissabilité des prises d'eau en fonction des espèces et de la taille des individus afin de mettre en évidence les prises d'eau dont la structure physique et le contexte environnemental impactent significativement la migration vers l'amont des espèces.

I. Effects of dams on demographic structures of amphidromous fish and crustacean species in Caribbean rivers

Soumis à Cybium – Septembre 2019

Frotté Lou^{1*}, Cordonnier Sébastien¹, Bezault Etienne¹ and Monti Dominique¹

¹ Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Université des Antilles, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, CNRS, IRD; Université des Antilles, Laboratoire de Biologie marine, 97110 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France.

Résumé : Les rivières Caribéennes combinent de multiples usages, elles sont le lieu de vie d'une macrofaune indigène migratrice et aussi le principal lieu de prélèvement pour la production d'eau potable pour la population humaine. Cette production d'eau potable implique la construction d'un grand nombre d'ouvrages en travers du lit des rivières, qui peuvent ralentir ou stopper la migration des espèces. La macrofaune résidente est composée d'espèces de crustacés et de poissons qui ont toute un cycle de vie diadrome et majoritairement amphidrome, impliquant une dévalaison larvaire vers la mer, une dispersion larvaire marine puis une montaison en rivière pour terminer leur croissance et se reproduire. Notre étude porte sur la comparaison du recrutement de cinq espèces de crustacés et deux espèces de poissons dans les embouchures de trois rivières proches, ainsi que sur la distribution démographique des différentes espèces de part et d'autre de l'ouvrage majeur de ces trois rivières. Les recrutements sont multi-spécifiques, discrets dans le temps et leur importance est variable selon l'embouchure. La porosité biologique de chaque obstacle est différente en fonction des espèces révélant différentes capacités de franchissement. Nos

résultats révèlent aussi que les impacts ne sont pas directement liés à la hauteur de l'ouvrage mais qu'interviennent des conditions externes à celui-ci, hydrologiques et environnementales. Ces acquis peuvent se décliner en mesures opérationnelles comme l'importance du maintien et de la surveillance de débits réservés adaptés et maîtrisés au niveau des passes, ainsi que la mise en place de mesures conservatoires de la ripisylve et environnement naturel proche.

Abstract: The Caribbean rivers combine multiple uses, they are the home of a migratory indigenous macrofauna and also the main source of water abstraction for the production of drinking water for the human population. This production of drinking water involves the construction of a large number of structures across the riverbed, which can slow or even stop the migration of species. The resident macrofauna is composed of crustacean and fish species that all have a diadromous and mostly amphidromous life cycle, involving a larval downstream migration towards the sea, a marine larval dispersion and then an upstream river migration to complete their growth and reproduction cycle. Our study compares on three rivers the recruitment of five crustacean species and two fish species in the mouths of these rivers with the demographic distribution of the different species on either side of the major water withdrawal structure built along these rivers. Recruitments were multi-specific, discrete over time and their amplitude varied depending on the river. We show differential biological porosity of each obstacle according to species, revealing different specific crossing abilities. Our results also revealed that the impacts were not directly related to the height of the structure but that external, hydrological and environmental, conditions are involved. These achievements can be translated into operational measures such as the maintaining and monitoring of reserved minimal flows that are adapted to passways, as well as the setting up of protective measures for the natural environment.

Keywords: Sicydiinae, Palaemonidae, Atyidae, Guadeloupe, upstream migration, freshwaters

I.1 Introduction

In the Caribbean islands, the rivers are occupied by fish and crustaceans dominated by amphidromous species (Keith 2003, Tabouret *et al.* 2011, Lejeune *et al.* 2014, Smith & Kwak 2014b, Tabouret *et al.* 2015). In these rivers, the average specific richness of the freshwater macrofauna is relatively low, with a dozen of species, including both crustaceans and teleost fishes. The most abundant species, belonging to the families Atyidae and Palaemonidae for the crustaceans, and Gobiidae for the teleost fishes, have anatomical features that allow them to colonize the river continuum, up to the head of the watersheds. For all these species, reproduction takes place in the river, then eggs hatch in freshwater and their larvae move downstream to the sea (Keith 2003, McDowall 2010). After a larval marine dispersion, the postlarvae return to the lower reaches of the rivers to metamorphose and migrate upstream to complete their growth and reproduction cycle (McDowall 2007). The particularities of this amphidromous type of life cycle make these species more resilient by optimizing their settlement in rivers subjected to very high temporal hydrological variability, such as hurricanes and droughts, or submitted to strong anthropogenic pressure (Covich *et al.* 2006, Hogan *et al.* 2014, Smith & Kwak 2015, Negishi *et al.* 2019).

The volcanic part of Basse-Terre Island of the Guadeloupe archipelago has small and steep watersheds that produces turbulent flows and concentrate the human population and agricultural land on low-lying areas. Water basin also concentrates pesticides, sewage and other pollution in the downstream areas of rivers, which benefits exotic species and can limit the settlement of native species (Pringle 1997). Moreover, the presence of numerous water adduction structures along all the river basins strengthens the problem by reducing the water

quantity and the flow variations downstream of the dammed rivers, which has an impact on the cues stimulating postlarvae recruitment and their upstream migration (Benstead *et al.* 2000, Fièvet, Tito de Morais, *et al.* 2001). Currently, 117 obstacles to flow were listed in Guadeloupe in 2018 (SANDRE & Eau France 2019) and 73 of them were directly linked to a water withdrawal, which represents an annual volume of 80 to 90 million cubic meters. Reducing the amount of water reduces the heterogeneity of available habitats, which has a severe impact on native fauna (March *et al.* 2003, Ramírez *et al.* 2012, Crook *et al.* 2015). Among the native species inhabiting the Caribbean rivers, some were shown having strong hydraulic preferences for high velocities such as *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann 1836), *Atya innocous* (Herbst 1792), *Atya scabra* (Leach 1815), *Sicydium plumieri* (Bloch 1786) and *Sicydium punctatum* Perugia 1896. Others are much more ubiquitous such as the palaemonid *Macrobrachium faustinum* (de Saussure 1857) and the atyid *Micratya poeyi* (Guérin-Méneville, 1855) (Monti & Legendre 2009, Girard *et al.* 2013). As a result, the reduction in natural flows could affect differentially the different species constitutive of the Caribbean freshwater macrofauna.

Another major effect of the presence of the numerous built-up structures along the water catchments, including low-head dams, is the physical barrier that they represent, that slows or even stops upstream migration of species. March *et al.* (2003) described the bottleneck effect induced by dam construction, that increases the densities of upstream migrating individuals below the dam. This high concentration of juveniles attracts predators such as fish-eating birds, palaemonid shrimps or mountain mullet *Agonostomus monticola* (Bancroft 1834). This presence of predators increases the mortality of juvenile migrants (March *et al.* 2003) in such a way that as *Atya spp.* are able to chemically detect the presence of *Macrobrachium spp.* and *Agonostomus monticola* and therefore are able to change their migration pathways (Crowl &

Covich 1994, Kikkert *et al.* 2009). This concentration of individuals below the dam also increases both inter and intra-specific competition for habitats and food (Covich *et al.* 2003). The crossing of the obstacle is strongly influenced by the morphological traits of the species, which will determine their upstream movement ability (Fièvet 2000, Keith 2003, Kikkert *et al.* 2009). Considering crustacean species, *Atya spp.* seem to present the highest upstream movement/migration capacity, with their robust walking legs equipped with claws and a body profiled with an hydrodynamic shape, allowing them to move in highly dynamic flows (Fryer 1977, Fièvet 2000, Kikkert *et al.* 2009). Likewise *Micratya poeyi*, which can be considered morphologically as a miniature *Atya spp.*, and according to their small size can also penetrate into the gaps, exhibit very high upstream movement/migration capacity (Fryer 1977, Fièvet 2000). Conversely, the *Macrobrachium spp.* present a lower upstream migration capacity to withstand high flows because of their large pincers that interfere with their walking movements (Fièvet 2000). Considering teleost fishes, the Gobiidae, *Sicydium spp.* exhibit a very high upstream migration capacity, fitted with a pelvic disc which allows them to stay on the rocks in dynamic flows and to climb more or less vertical wet walls, such as waterfalls or dams (Keith 2003). These species have a wide distribution and develop sufficient abundances allowing the use of statistic exploitation of their demographic images with reliability.

Given the importance of the widespread water adduction structures along the rivers of the Caribbean islands and the lack of knowledge about effective obstacle clearance capabilities of the indigenous macrofauna species, the objectives of our study were to first describe the demography of seven amphidromous core species entering three proximate rivers, each equipped upstream with a dam constructed with different physical characteristics and then to analyze the demographic data collected directly at both sides of the obstacle to quantify the crossing ability of these seven fish and crustacean species.

I.2 Materials and Methods

I.2.1 Study sites

The study was conducted in three rivers, Grand Carbet river, Pérou river and Moreau river (Basse-Terre, Guadeloupe), which are typical of volcanic tropical island rivers with shallow waters and highly hydrodynamic characteristics, a reduced mouth and a rapidly increasing slope (Fig. 2.2). They are located in the same hydrographic region and their mouths flow South-East-ward of the windward coast, which give them the same climate and the same influence of marine currents. First for reference stations sampled closest to the sea, the mouths of the Grand Carbet and Pérou rivers are very similar, with shallow waters and a first riffle located 200 m to 500 m from the sea, corresponding to the downstream stations studied. The mouth of the Moreau river is located in a swampy forest and consists of an extensive brackish water area, therefore the first sampled freshwater riffle was located at 1600 m from the sea (Fig. 2.2).

In the upstream part of these three rivers, major concrete structures were built for drinking water supply across the entire width of the riverbeds. The structure built in the Grand Carbet river is the highest dam (5m height) with a grid for water extraction that occupies less than a third of its width, the Pérou dam has a medium height (4m height) and also a grid that occupies less than a third of its width of its riverbed, while the Moreau dam is the very low structure (0.1m height) with a water extraction grid that occupies more than two thirds of its width (Fig. 1.3). The three dams are equipped with rustic multi-species passways that is a simple breach in the obstacle. For each of the three river, the two other sampling stations were positioned on reaches located directly downstream and upstream of each dam (Fig. 1).

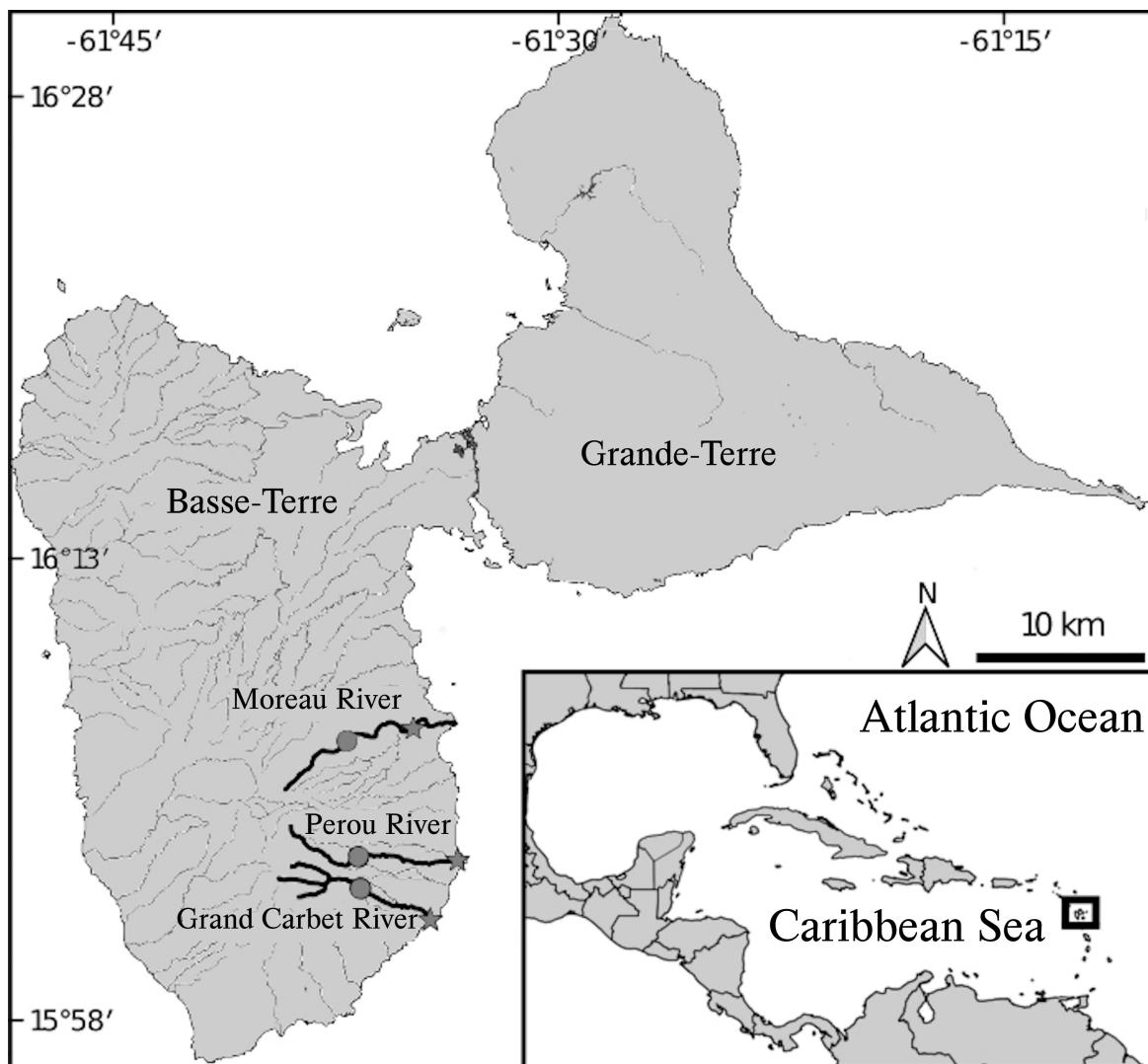


Figure 2.2: Map of Guadeloupe with the three sampled rivers (bold lines) and study sites: downstream and upstream the water intakes (dot) and the first riffle from the mouth of the rivers (stars).

I.2.2 Sampling and data collection

Fish and crustacean species were collected by electrofishing (Deka 3000 electrofisher, Deka-Gerätebau, Germany) during the dry season from February to June 2017. The sampled reaches were 50m long over the complete width of the riverbed, including all hydromorphological facies (Malavoi 1989). Within the species collected, the most abundant species were measured to the nearest millimeter: the two gobiids fish species, *Sicydium plumieri* and *Sicydium punctatum*, the palaemonids *Macrobrachium faustinum* and

Macrobrachium heterochirus and the atyids *Atya innocous*, *Atya scabra* and *Micratya poeyi*. For species whose juveniles could not be identified at the species level, the individuals were grouped by genus: *Sicydium spp.* and *Atya spp.*. All stations on the same river were sampled a few days apart between stations downstream and upstream of the dam and a few weeks apart between the station downstream of the river and those of the dam.

I.2.3 Ethics

The capture of the juveniles and the adults of fish and crustaceans was conducted directly in the field, precisely on the sampling station, using non-chemical anesthesia. The main advantages of electroanesthesia over chemical anesthetics include faster induction and recovery times (Ackerman *et al.* 2005). Electroanesthesia was done with direct current (DC) because alternating current is known for long to be the most damaging wave form to fish (Lamarque 1990, Walker *et al.* 1994). The device was equipped with a 12-V DC shocking circular anode covered with a net, powered by a motorcycle battery. The shock was set on the minimum output voltage and a time of 15 to 30 seconds. The very low water conductivity of the rivers combined with these parameters of intensity of the electric field and duration of the shock caused only anodotaxis, a few seconds transient electronarcosis and no electrotetany. Right after electroanesthesia, the animals were immediately identified and counted and directly released in the river right downstream sampling-point, with no withdrawal time.

I.2.4 Data analysis

For the data collected at the downstream stations, the histograms of total lengths of fish or crustacean species (or group of species) were made on the total numbers of individuals, and for an identification of the age structure of/within each population, a cohort extraction was performed under the mixdist package (Macdonald 2018) through R environment (version R

3.5.1 R Development Core Team, 2008). This package fits a finite mixture distribution model to group data using maximum likelihood ratio and estimates the parameters of each age group, such as proportion, mean and variance, along with their standard deviations. A chi-square statistics and its probability level assess the goodness-of-fit between the model and the data. Only the part of the histograms with sufficient data in class intervals (>5) was analysed.

At the dam level, the individuals collected at the two stations positioned at each side of the structure were grouped to same size intervals and then compared. A ratio was calculated with the number of individuals located upstream of the dam to the sum of the population upstream plus downstream of the dam, expressing the "biological porosity" (Monti *et al.* 2018) of this barrier regarding each species. Graphically, a quick look at the porosity values indicates that there are as many individuals on either side of the dam when the value is 0.5, and greater than 0.5 when there are more individuals upstream than downstream. For ease of reading, a trend line was applied to the groups of points minimizing the distance between the data point and the line. The average standard deviation of the data was also calculated.

I.3 Results

The size structures of the populations obtained on the three rivermouths (histograms in Figs. 2.3, 2.4, 2.5) show, first, and even if these were geographically close, large heterogeneity in the recruitment of the different species; the most variable being the gobiids *Sicydium spp.* with up to 212 individuals in the 25-30mm size interval and the little atyid *Micratya poeyi* with up to 301 individuals in the 7-8mm size interval, both in the Grand Carbet river (Fig. 2.3). The histograms show numbers that vary widely but there is moreover, such as in Moreau river, an apparent lack of recruitment for the smallest size of certain species, as *Sicydium spp.*, *Atya spp.* and *Micratya poeyi*. For all species, the modeled histograms modeled (*i.e.* truncated

on the right to keep only size classes containing more than 5 individuals) show multimodal structure, which is characteristic of discrete recruitment episodes over time (Figs. 2.3, 2.4, 2.5).

Considering at each rivermouth in detail, the data obtained downstream of the Grand Carbet river, in mid-March, were sufficient to exploit the size structures of the gobiids *Sicydium spp.*, the palaemonid *Macrobrachium faustinum* and the atyids *Atya spp.* and *Micratya poeyi*, except for *M. heterochirus* whose numbers are too small. The size mode of the last and just entering cohorts was 24mm (± 0.3), 16mm (± 0.4), 16mm (± 0.6) and 7mm (± 0.1) respectively and these new age groups added to the populations represented 84%, 59% (± 0.04), 61% (± 0.06) and 67% (± 0.02) respectively, which is a large fraction of these populations (Tab. 2.1, Fig. 2.3). The data collected for the just preceding age group, the mean sizes were 45mm (± 0.9), 26mm (± 1.1), 30mm (± 0.9) and 11mm (± 0.1) and representing 16%, 28% (± 0.04), 39% (± 0.06) and 26% (± 0.02) of the populations respectively.

The situation in the Pérou river reveals a lower intensity of colonization by species in mid-February. In this rivermouth, only *M. faustinum* had a strong enough recruitment that could be modeled. For the other species, their recruits were too low to be statistically modeled but the study of histograms just made possible to propose an approximate value for the mode of the very last cohort in the population. The mean sizes of the just entering age groups, were estimated at 23mm, 16mm (± 0.4), 15mm and 5mm respectively for *Sicydium spp.*, *M. faustinum*, *Atya spp.* and *Micratya poeyi* and they represented 84% *Sicydium spp.* population, a great part of the *M. faustinum* population with 73% (± 0.03), and 19% and 20% of the atyids populations respectively (Tab. 2.1, Fig. 2.4). For *M. faustinum*, the preceding entering age group represented 21% (± 0.03) of the population.

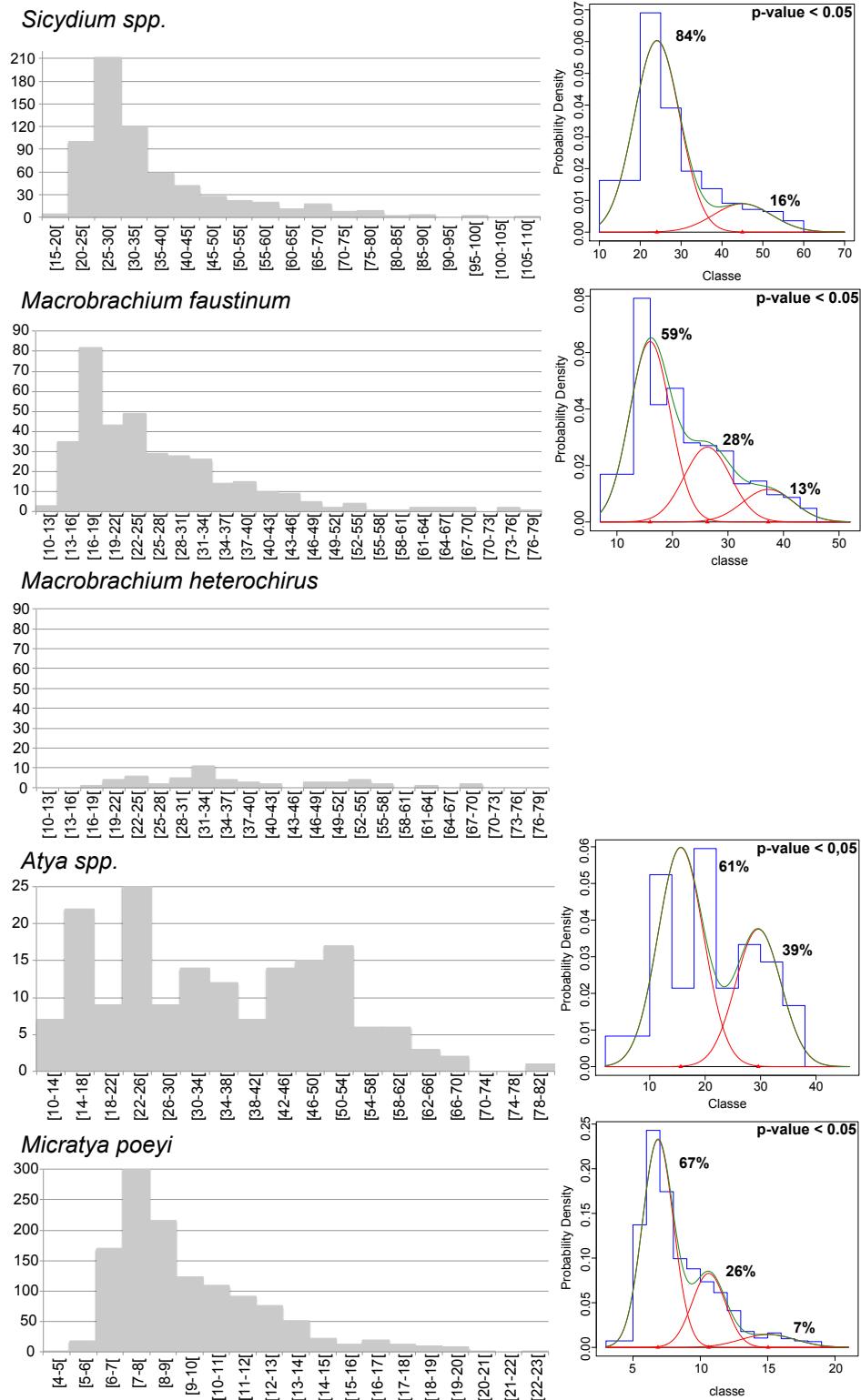
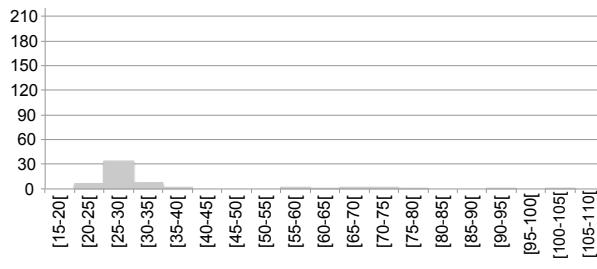
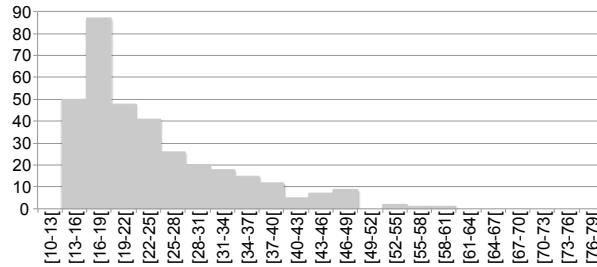


Figure 2.3: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) (left chart) and cohort extraction (right chart) downstream of the Grand Carbet river. Right chart: red curves are each cohort extracted by the model; green curve is the cumulative individuals' number in the modeled age groups.

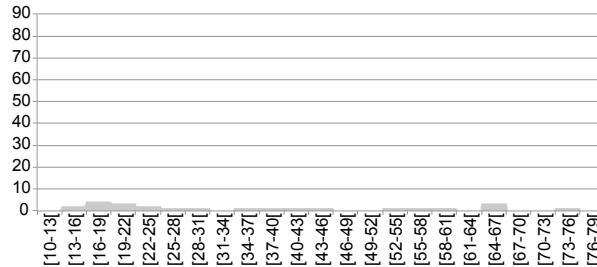
Sicydium spp.



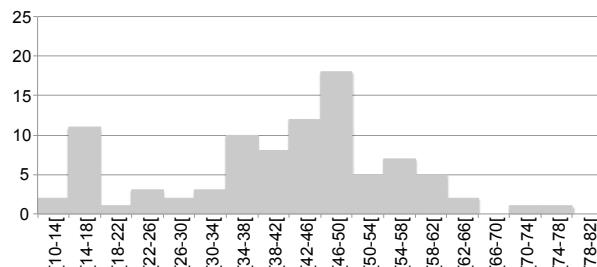
Macrobrachium faustum



Macrobrachium heterochirius



Atya spp.



Micrattyia poeyi

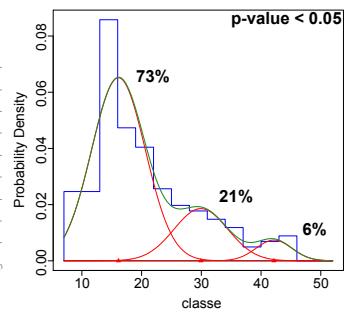
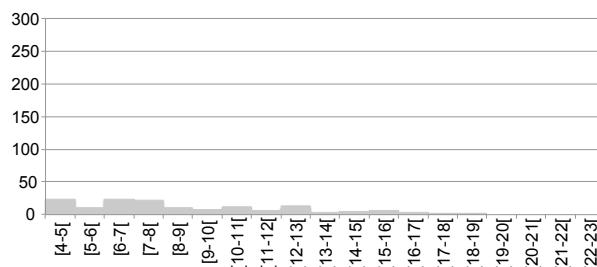


Figure 2.4: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) (left chart) and cohort extraction (right chart) downstream of the Pérou river. Right chart: red curves are each cohort extracted by the model; green curve is the cumulative individuals' number in the modeled age.

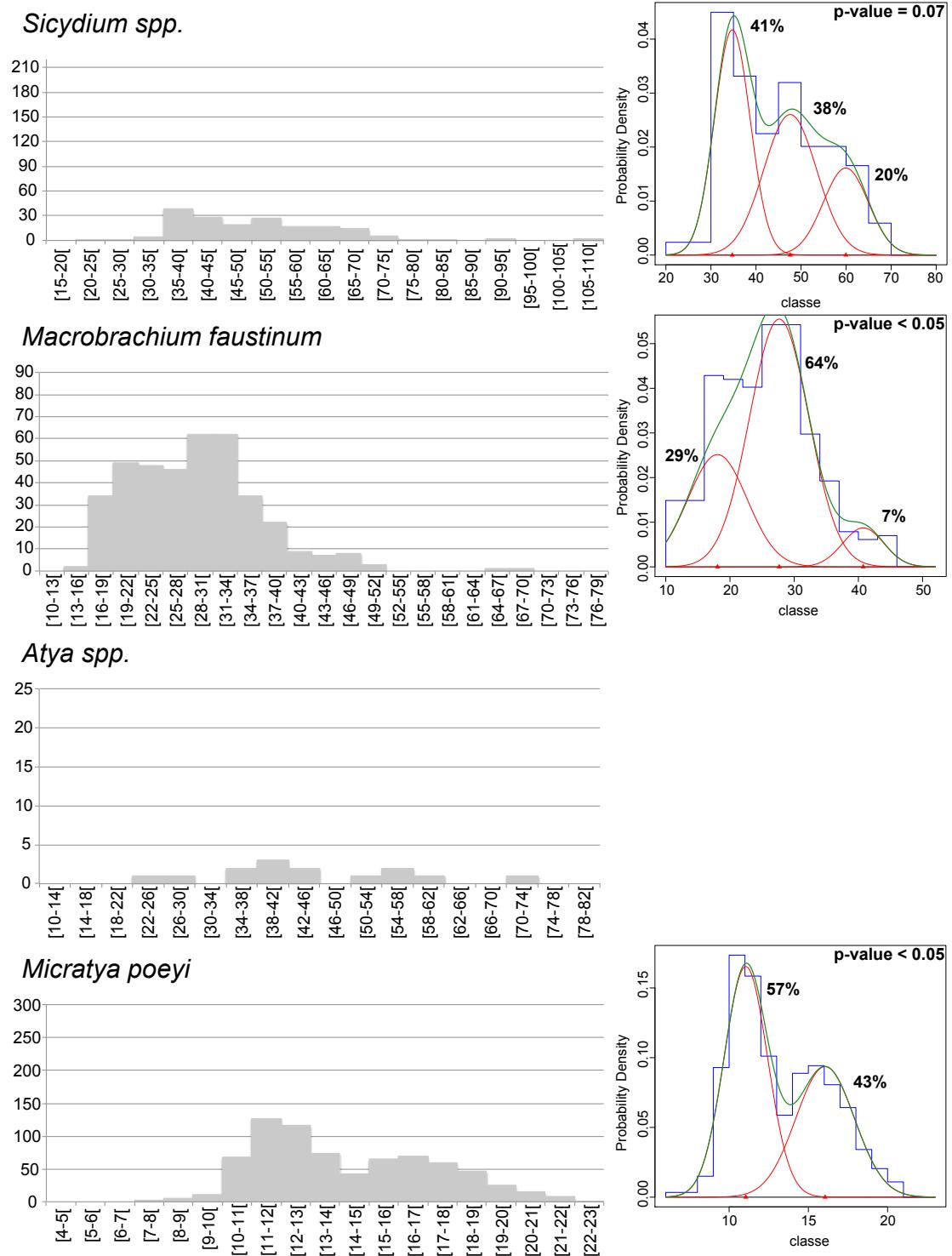


Figure 2.5: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) (left chart) and cohort extraction (right chart) downstream of the Moreau river. Right chart: red curves are each cohort extracted by the model; green curve is the cumulative individuals' number in the modeled age groups. No Macrobrachium heterochirus were caught.

In the downstream station of the Moreau river in early June, *Sicydium spp.*, *M. faustinum* and *Micratya poeyi* recruitment occurred but *Atya spp.* did not recruit this season in this river. The size modes of the newest age groups were 35mm (± 0.7), 18mm (± 0.6), 11mm (± 0.1) respectively and they represented 41% (± 0.06), 29% and 57% (± 0.02) of the populations (Tab. 2.1, Fig. 2.5). When looking at the just preceding age group, the mean sizes were 48mm (± 1.9), 28mm (± 0.4) and 16mm (± 0.1) representing 38% (± 0.06), 64% and 43% (± 0.02) of the population respectively.

Table 2.1: Size (mm) mode, proportion and dispersion of the last and penultimate cohorts of each species that recruited at the downstream station of the three studied rivers. All models presented a chi-square <0.05, except for Sicydium spp. from Moreau river with a chi-square =0.07. For species with sufficient data the standard deviation of the parameters were calculated using R-package Mixdist; for species with a small recruitment in Pérou river the mode and proportion are estimated from the histograms; dash indicates that recruitment is absent or too low for a mode and a proportion to be estimated.

	Grand Carbet			Pérou			Moreau		
	Mode	Proportion	Dispersion	Mode	Proportion	Dispersion	Mode	Proportion	Dispersion
Last cohort									
Gobiidae, Sicydiinae									
<i>Sicydium spp.</i>	24.09 \pm 0.29	0.84	5.56	23	0.84	-	34.74 \pm 0.68	0.41 \pm 0.06	3.96
Palaemonidae									
<i>Macrobrachium faustinum</i>	15.97 \pm 0.39	0.59 \pm 0.04	3.67	16.13 \pm 0.37	0.73 \pm 0.03	4.50	18.06 \pm 0.58	0.29	4.60
<i>Macrobrachium heterochirus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atyidae									
<i>Atya spp.</i>	15.60 \pm 0.65	0.61 \pm 0.06	4.10	15	0.19	-	-	-	-
<i>Micratya poeyi</i>	6.86 \pm 0.05	0.67 \pm 0.02	1.15	5	0.20	-	11.06 \pm 0.08	0.57 \pm 0.02	1.37
Penultimate cohort									
Gobiidae, Sicydiinae									
<i>Sicydium spp.</i>	45.00 \pm 0.86	0.16	7.12	-	-	-	47.59 \pm 1.90	0.38 \pm 0.06	5.89
Palaemonidae									
<i>Macrobrachium faustinum</i>	26.29 \pm 1.10	0.28 \pm 0.04	4.20	29.94 \pm 0.95	0.21 \pm 0.03	4.50	27.67 \pm 0.42	0.64	4.60
<i>Macrobrachium heterochirus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atyidae									
<i>Atya spp.</i>	29.59 \pm 0.91	0.39 \pm 0.06	4.10	-	-	-	-	-	-
<i>Micratya poeyi</i>	10.62 \pm 0.12	0.26 \pm 0.02	1.23	-	-	-	16.06 \pm 0.13	0.43 \pm 0.02	1.84

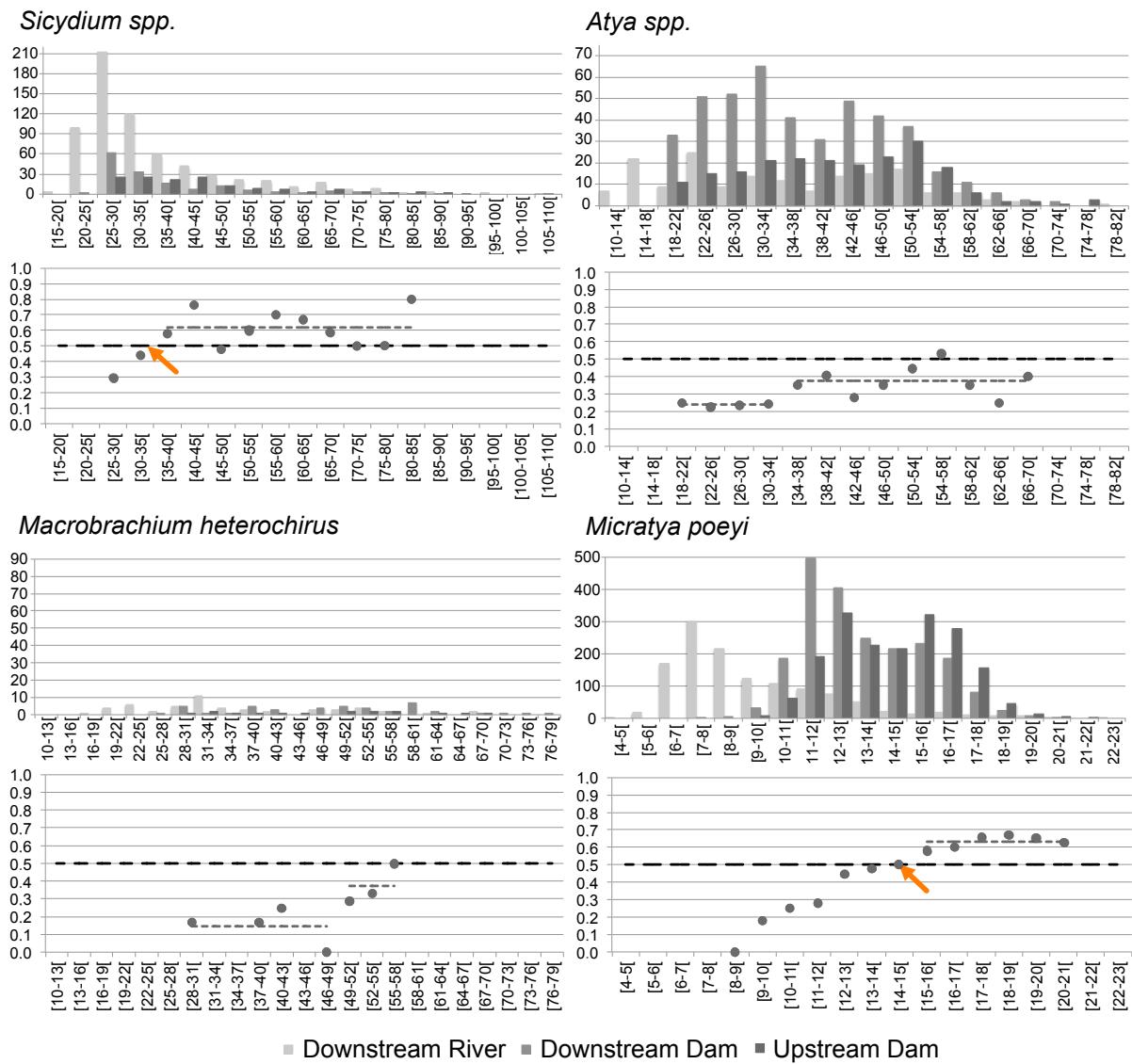


Figure 2.6: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) for the three stations (top chart) and porosity chart of the Grand Carbet river water intake (bottom chart). Bottom chart: arrow indicates the optimal size at crossing; dotted black line indicates 50% crossing; dotted grey lines indicate the mean crossing rate for these size classes. The size of the downstream and upstream population of *Macrobrachium faustinum* is too small and fragmented to be presented.

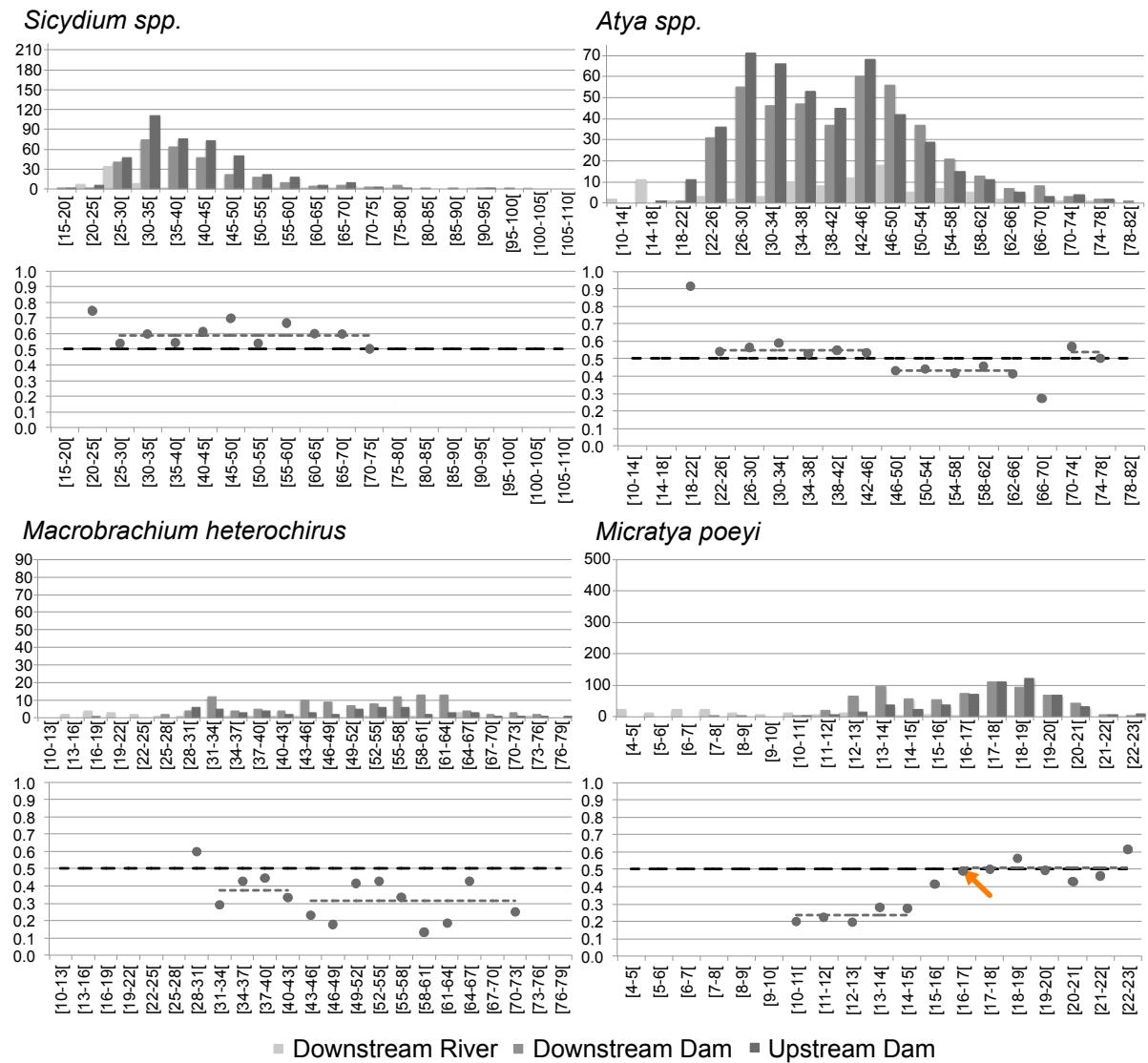
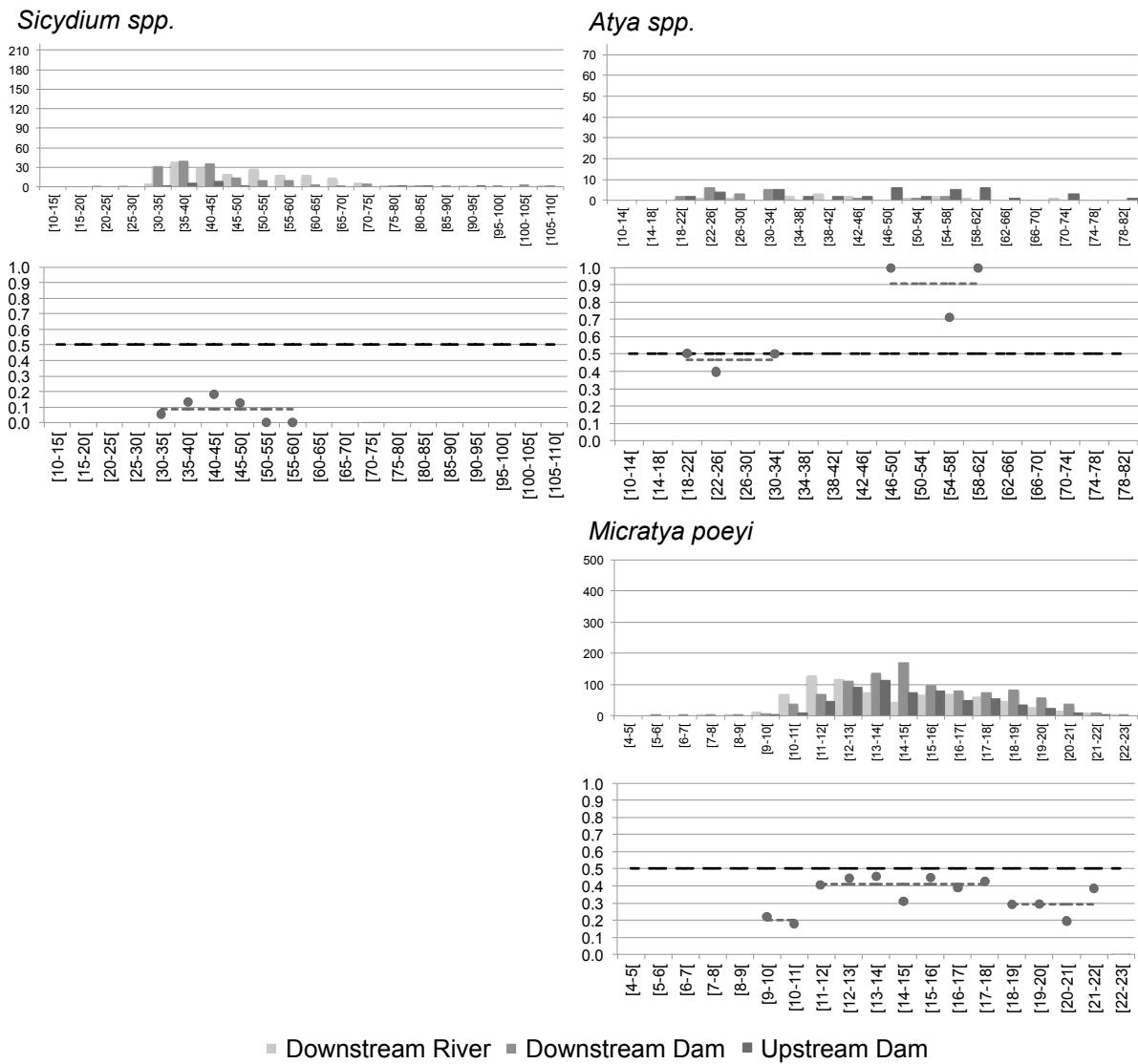


Figure 2.7: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) for the three stations (top chart) and porosity chart of the Pérou river water intake (bottom chart). Bottom chart: arrow indicates the optimal size at crossing; dotted black line indicates 50% crossing; dotted grey lines indicate the mean crossing rate for these size classes. The size of the downstream and upstream population of Macrobrachium faustinum is too small and fragmented to be presented.



*Figure 2.8: Individuals' number histograms of each species broken down by size classes (mm) for the three stations (top chart) and porosity chart of the Moreau river water intake (bottom chart). Bottom chart: dotted black line indicates 50% crossing; dotted grey lines indicate the mean crossing rate for these size classes. The size of the downstream and upstream populations of *Macrobrachium faustinum* and *Macrobrachium heterochirus* are too small and fragmented to be presented.*

Considering the size structures of these same species obtained in the upstream sections, *i.e.* data collected under and above the dams, some of the study species are not present or in too low abundance to be mathematically exploited, as *M. faustinum* on the three rivers and *M.*

heterochirus on Moreau river. But at the same time, other species or genera, as *M. heterochirus*, *Sicydium spp.*, *Atya spp.*, *Micratya poeyi*, have a higher abundance than in the mouth station (an exception for *Sicydium spp.* on Grand Carbet river). The demographic structures of species were unequal for species on both parts of the dams, with species generally more abundant under the dams (Figs. 2.6, 2.7, 2.8), and a size-dependent relation for the retention, marked by arrows positioned in figures 2.6 and 2.7.

The Grand Carbet dam was crossed by the four species or genera, *Sicydium spp.*, *M. heterochirus*, *Atya spp.* and *Micratya poeyi*, and they all had a crossing rate that increases with the body size. However only *Sicydium spp.* and *Micratya poeyi* presented higher abundance above the dam with a maximum average crossing rate of 0.62 (± 0.11) and 0.63 (± 0.04) while *Atya spp.* and *M. heterochirus* were mainly trapped downstream of the dam with a maximum average crossing rate of 0.37 (± 0.08) and 0.37 (± 0.11) respectively (Fig. 2.6). The Moreau dam was crossed by three species or genera, *M. heterochirus* was too scarce to be studied, and their crossing rates also increased with size. Only *Atya spp.* presented abundance higher above the dam with an average crossing rate rising up to 0.90 (± 0.16), *Sicydium spp.* and *Micratya poeyi* were trapped downstream of the dam with a maximum average crossing rate of 0.08 (± 0.08) and 0.41 (± 0.05) respectively (Fig. 2.8). The Pérou dam was crossed by the four species or genera but their crossing patterns by size were different according to species. *Sicydium spp.* had a maximum average crossing rate of 0.59 (± 0.06) all sizes combined, *Micratya poeyi* had a maximum average crossing rate of 0.51 (± 0.06) increasing with their body size, *Atya spp* and *M. heterochirus* had a maximum average crossing rate of 0.55 (± 0.02) and 0.38 (± 0.07) decreasing with their body size respectively (Fig. 2.7).

Considering teleost fishes, *Sicydium spp.* had its best ability to cross at a size of 35 mm on Grand Carbet dam, a size of 20mm on the Pérou dam but were mostly trapped downstream of the Moreau dam. Considering crustaceans, *Atya spp.* presented a crossing size of 18mm on the Pérou dam and 22mm on the Moreau dam while they were mostly trapped downstream of the Grand Carbet dam. *Micratya poeyi* had its best ability to cross at a size of 14mm on Grand Carbet dam and 16mm on the Pérou dam, while it was mostly trapped downstream of the Moreau dam. *M. heterochirus* was mostly trapped downstream of the Grand Carbet and Pérou dams.

I.4 Discussion

I.4.1 The variability of species recruitment

The comparison of the size structures obtained downstream of the three neighboring rivers highlights that the entrance of the organisms took place globally simultaneously in this hydroecoregion, but with important differences in amplitude. Other studies conducted in Caribbean islands have also revealed simultaneous multi-species recruitment in amphidromous species (Bell *et al.* 1995, Benstead *et al.* 2000, Engman *et al.* 2017). The question of the precocity and the variables triggering the return of the postlarvae to the river arises: during the sampling in mid-February on the Pérou river, *M. faustum* recruitment had started earlier and those of *Sicydium spp.*, *Atya spp.* and *Micratya poeyi* were just beginning; in mid-March, the recruitment on the Grand Carbet river was simultaneous; and early June, only *M. faustum* still recruited in Moreau river. The new age groups entering in Grand Carbet river, representing between 61% and 84% of these populations, are a large fraction of those populations indicating the existence of significant exchanges between the sea and the river. Unlike the Moreau river, where the newest age groups representing between 29% and 57% of these population, these data indicating either less favorable environments for

settlement or less important exchanges with the sea. Several studies have concluded that, in tropical islands streams with freshwater-marine connectivity, the heterogeneity of physical habitats (water velocity, substrate, depth, aquatic vegetation) is important for the settlement of native amphidromous fauna (Covich *et al.* 1996, Fitzsimons *et al.* 2002, Keith 2003, Ramírez *et al.* 2012, McRae *et al.* 2013). The physical environment plays a key role through a combination of freshwater flows and moon phases that greatly influences the species recruitment in the rivermouths (Lespagnol 2017).

In all species studied in Grand Carbet river and for *M. faustinum* in Pérou river, the high reduction of abundance between the last and the penultimate cohorts indicates significant mortality or migration, or still strong heterogeneity in recruitment through time. In contrary, the lower reduction of abundance in Moreau river, compared to both other rivers, seems to indicate, despite a lower biological inflow, a greater survival of the individuals in this downstream part of the river. These results question the determinism of the species migration after entering the river. First, these differences could be related to the morphological traits of the species: Among crustaceans, juveniles of migrating *Atya spp.* and *Micratya poeyi* are very well adapted to withstand high flows due to their morpho-anatomic adaptations (*i.e.* strong legs and hydrodynamic body shape) (Fryer 1977, Fièvet 2000, Kikkert *et al.* 2009); while juveniles of migrating *Macrobrachium spp.* are relatively less adapted to withstand such high flows due to their heavy claws (Fièvet 2000) but appreciate the calm waters of the downstream reaches; considering teleost fishes, *Sicydium spp.* are adapted to highly dynamic flows and waterfalls, equipped with their pelvic disc (Keith 2003). Second, the upstream migration variations could be related to differential anthropogenic impacts in the three rivers. Pringle (1997) highlighted that anthropogenic impacts downstream of watersheds can trigger a cascade of upstream events, which can be magnified in the case of diadromous species.

I.4.2 An unclear seasonality of recruitments

Grand Carbet river had generally the same size at recruitment with higher proportions of the first cohorts than on the Pérou river (an exception for *M. faustinum* whose proportion of the first cohort was lower). On the Moreau river, there was no recruitment of *Atya spp.* and the apparent absence of the *Micratya poeyi* cohort of recruits downstream in early June being probably consistent with their growth through time (no studies on the specific growth of *Micratya poeyi* in natural environment were found in literature). Conversely in the Moreau river, we observed large proportions for the two last cohorts of *M. faustinum*. The second cohort of *M. faustinum* representing 64% with a 28mm mode could correspond to the cohort that recruited between February and March as in the Grand Carbet and Pérou rivers, these results are consistent with previous studies on *M. faustinum* growth reporting growths of 12mm in four months for the same size classes in Jamaica and Guadeloupe (Hunte & Mahon 1983, Monti 2005). The first cohort representing a new recruitment of *M. faustinum*, three months after the previous one, occurred with a mode at 18mm (± 0.6). Several studies also observed such seasonal recruitments of amphidromous species mainly during wet season in Caribbean (Fièvet 1999c, Kikkert *et al.* 2009, Engman *et al.* 2017) and Hawaii (Benbow *et al.* 2004) but our data reveal very isolated entering living pulses separated by only three months, not corresponding to seasons. No recruitment of *M. heterochirus* was observed in this dry season on the three rivers, although the species is found upstream. These results indicate that the entrance could have occurred during the preceding wet season or be submitted to more complex conditions for recruitment that could explain such low and highly variable abundances through time in the rivers of Guadeloupe (Monti *et al.* 2018). Moreover, alternating high and low recruitment in the same river was reported by several authors for *Sicydium spp.*, *Atya spp.* and *Macrobrachium spp.* in Puerto Rico and Dominica (Bell *et al.* 1995, Benstead *et al.* 2000, Engman *et al.* 2017). All these results confirm that the attraction

of the rivermouth is a crucial part of the river's resilience, an “ecological performance” that vary greatly between proximate rivers and through time. In our study, Grand Carbet and Pérou rivers with their high juveniles proportion indicate a very good resilience at the time of sampling, while Moreau river had a lower ability to reconstruct of its populations.

I.4.3 Comparison of dams and a focus on *Sicydium* species

The Pérou river had the highest abundance of both fish and crustacean in its upstream reaches, except for *Micratya poeyi* that was more numerous on Grand Carbet river. The Pérou river dam had the best crossability for all species combined, except for *Macrobrachium spp.* that remained mainly trapped at the foot of the dam, while the Grand Carbet river dam showed lower crossability, as crossable only by *Sicydium spp.* and *Micratya poeyi*. Both structures were relatively similar, with a height of 5m for Grand Carbet vs. 4m for Pérou; a natural and well-preserved riparian forest; and a narrow grid width compared to the overall riverbed width. The main difference was the model of the fishway's attraction flow from instream flow, naturally realistic in Pérou river with andesitic blocks simply solidified by concrete, giving at its foot a wide range of speeds (Fig. 1.3), and a more anthropic and diffusive fishway on Grand Carbet river that could blurry this focal point for the species as they move upstream. In contrast, the Moreau river dam was the most species-impassable, only *Atya spp.* crossed it at more than 50%. This dam presented very different characteristics from the two previous ones, with a very low height (0.1m); a very small riparian forest that created a wide open space above the river; a grid that occupied almost the entire width of the riverbed; a fishway that ended with a metal plate placed on the grid which probably strongly limits the possibilities of crossing, and an attraction flow embedded in the instream flow. Overall, our observations are consistent with Kikkert *et al.* (2009) conclusions describing that the *Atya*

spp. were the species the least impacted in their upstream migration by environmental conditions, unlike *Macrobrachium spp.* or fish species.

The new French national indice of ecological continuity (ICE) recently built for management purposes (Baudoin *et al.* 2014) is based on measures of the physical conformation of the obstacles, and mainly their height. It allocates a score of species crossability for the majority of types of obstacles and species found in rivers from France considering exclusively continental Europe area but not tropical overseas territories. The results obtained in our study showed that, in the rivers of Guadeloupe, the crossability of a water intake or a low-head dam seems not directly related to its height or physical conformation but mainly to hydrological or environmental conditions, among which parameters: the amount of water adduction, the vegetation cover of its riverbanks and the accuracy of the orientation of the attraction flow on the multi-species passways, that all must be adapted to this very particular benthic fauna living therein. Our observations on the crossability of the obstacles have also been reported through other studies. In Puerto Rico, several studies concluded that ecological effects of dams and water abstraction depend on spatial context and temporal variability of flow (Benstead *et al.* 1999, Kwak *et al.* 2007, Crook *et al.* 2009). It is essential that the management of the water adduction must take into account the very high seasonal variability of flow, especially at low flows, because the simple maintenance of a regular flow of water that passes over the dam allows migrating species to pass upstream (Greathouse *et al.* 2006). The strong impact of the riparian forest removal on the distribution of amphidromous fauna has been reported, in particular by modifying the algal community of diatoms into filamentous algae and thus the quantity and quality of the available food resources (MacKenzie 2008, Ramírez *et al.* 2012, Holcomb *et al.* 2015). Reducing undesirable rheotactic sources that attract fish away from the fishway is an effective management action

that improves obstacle crossing (Fièvet 1999a, Fièvet *et al.* 2000, Lagarde *et al.* 2015). Given these observations combined with our results and the known originalities of Caribbean freshwater species, the passways built for crossing the obstacles for fish and crustaceans in the rivers of Guadeloupe could be greatly improved by focusing on technical optimizations of these additional aspects.

Acknowledgments: This research was supported by the Agence Française pour la Biodiversité funding to D. Monti. We thank Anthony Perez, Antoine Espagnol, Janis Beuve and Christopher Silfille for their periodic assistance in field and laboratory work.

II. Références du Chapitre 2

- ACKERMAN, P. A., J. D. MORGAN, and G. K. IWAMA. 2005. Anesthetics. In CCAC Guidelines on: the care and use of fish in research, teaching and testing. Supplement to the Canadian Council on Animal Care Guidelines. 94p.
- BAUDOIN, J.-M., V. BURGUN, M. CHANSEAU, M. LARINIER, M. OVIDIO, W. SREMSKI, P. STEINBACH, and B. VOEGTLE. 2014. Evaluer le franchissement des obstacles par les poissons. Principes et méthodes. 200p.
- BELL, K. N. I., P. PEPIN, and J. A. BROWN. 1995. Seasonal, inverse cycling of length and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, West Indies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52: 1535–1545.
- BENBOW, M. E., J. B. ALBERT, and M. W. CARL. 2004. The use of two modified breder traps to quantitatively study amphidromous upstream migration. Hydrobiologia 527: 139–151.
- BENSTEAD, J. P., J. G. MARCH, and C. M. PRINGLE. 2000. Estuarine larval development and upstream post-larval migration of freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. Biotropica 32: 545–548.
- BENSTEAD, J. P., J. G. MARCH, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. Ecol. Appl. 9: 656–668.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, and T. HEARTSILL-SCALLEY. 2006. Effects of drought and hurricane disturbances on headwater distributions of palaemonid river shrimp (*Macrobrachium spp.*) in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. J. North Am. Benthol. Soc. 25: 99–107.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, S. L. JOHNSON, and M. PYRON. 1996. Distribution and abundance of tropical freshwater shrimp along a stream corridor: Response to disturbance. Biotropica 28: 484–492.
- COVICH, A. P., T. A. CROWL, and F. N. SCATENA. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. Freshw. Biol. 48: 1199–1206.
- CROOK, D. A., W. H. LOWE, F. W. ALLENDORF, T. ERÖS, D. S. FINN, B. M. GILLANDERS, W. L. HADWEN, C. HARROD, V. HERMOSO, S. JENNINGS, R. W. KILADA, I. NAGELKERKEN, M. M. HANSEN, T. J. PAGE, C. RIGINOS, B. FRY, and J. M. HUGHES. 2015. Human effects on ecological connectivity in aquatic ecosystems: Integrating scientific approaches to support management and mitigation. Sci. Total Environ. 534: 52–64.

- CROOK, K. E., C. M. PRINGLE, and M. C. FREEMAN. 2009. A method to assess longitudinal riverine connectivity in tropical streams dominated by migratory biota. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 19: 714–723.
- CROWL, T. A., and A. P. COVICH. 1994. Responses of a freshwater shrimp to chemical and tactile stimuli from a large decapod predator. *J. North Am. Benthol. Soc.* 13: 291–298.
- ENGMAN, A. C., T. J. KWAK, and J. R. FISCHER. 2017. Recruitment phenology and pelagic larval duration in Caribbean amphidromous fishes. *Freshw. Sci.* 36: 851–865.
- FIÈVET, E. 1999a. An experimental survey of freshwater shrimp upstream migration in an impounded stream of Guadeloupe Island, Lesser Antilles. *Arch. fur Hydrobiol.* 144: 339–355.
- FIÈVET, E. 1999b. Daylight migration of freshwater shrimp (Decapoda, Caridea) over a weir during water release from the impoundment. *Crustaceana* 72: 351–356.
- FIÈVET, E. 2000. Passage facilities for diadromous freshwater shrimps (Decapoda: Caridea) in the Bananier River, Guadeloupe, West Indies. *Regul. Rivers Res. Manag.* 16: 101–112.
- FIÈVET, E., A. L. ROUX, L. REDAUD, and J. M. SÉRANDOUR. 2000. Conception des dispositifs de franchissements pour la faune amphidrome (crevettes et poissons) des cours d'eau antillais : Une revue. *Bull. Français la Pêche la Piscic.* 357/358: 241–256.
- FIÈVET, E., L. TITO DE MORAIS, A. TITO DE MORAIS, D. MONTI, and H. TACHET. 2001. Impacts of an irrigation and hydroelectric scheme in a stream with a high rate of diadromy (Guadeloupe, Lesser Antilles): Can downstream alterations affect upstream faunal assemblages? *Arch. fur Hydrobiol.* 151: 405–425.
- FITZSIMONS, J. M., J. E. PARHAM, and R. T. NISHIMOTO. 2002. Similarities in behavioral ecology among amphidromous and catadromous fishes on the oceanic islands of Hawai'i and Guam. *Environ. Biol. Fishes* 65: 123–129.
- FRYER, G. 1977. Studies on the functional morphology and ecology of the Atyud prawns of Dominica. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 277: 57–128.
- GIRARD, V., D. MONTI, P. VALADE, N. LAMOUROUX, J.-P. MALLET, and H. P. GRONDIN. 2013. Hydraulic preferences of shrimps and fishes in tropical insular rivers. *River Res. Appl.* 30: 766–779.
- GREATHOUSE, E. A., C. M. PRINGLE, and J. G. HOLMQUIST. 2006. Conservation and management of migratory fauna: dams in tropical streams of Puerto Rico. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 16: 695–712.
- HOGAN, J. D., P. B. MCINTYRE, M. J. BLUM, J. F. GILLIAM, and N. BICKFORD. 2014.

- Consequences of alternative dispersal strategies in a putatively amphidromous fish. *Ecology* 95: 2397–2408.
- HOLCOMB, J. M., R. B. NICHOLS, and M. M. GANGLOFF. 2016. Effects of small dam condition and drainage on stream fish community structure. *Ecol. Freshw. Fish* 25: 553–564.
- HUNTE, W., and R. MAHON. 1983. Life history and exploitation of *Macrobrachium faustinum* in a tropical high-gradient river. *Fish. Bull.* 81: 654–660.
- KEITH, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J. Fish Biol.* 63: 831–847.
- KIKKERT, D. A., T. A. CROWL, and A. P. COVICH. 2009. Upstream migration of amphidromous shrimps in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues. *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 233–246.
- KWAK, T. J., P. B. COONEY, and C. H. BROWN. 2007. Fishery population and habitat assessment in Puerto Rico streams: phase 1 final report.
- LAGARDE, R., N. TEICHERT, G. BOUSSARIE, H. P. GRONDIN, and P. VALADE. 2015. Upstream migration of amphidromous gobies of La Réunion Island: Implication for management. *Fish. Manag. Ecol.* 22: 437–449.
- LAMARQUE, P. 1990. Electrophysiology of fish in electric fields. In developments in electric fishing. pp. 4–33, ed. I. G. Cowx, Oxford: Fishing News Books.
- LEJEUNE, L., H. TABOURET, L. TAILLEBOIS, D. MONTI, and P. KEITH. 2014. Larval traits of the Caribbean amphidromous goby *Sicydium punctatum* (Gobioidei: Sicydiinae) in Guadeloupe. *Ecol. Freshw. Fish* 33: 1–9.
- LESPAGNOL, A. 2017. Etude du retour à l'eau douce d'espèces diadromes antillaises. Université des Antilles, Master 2 Ecotrop. 51p.
- MACDONALD, P. 2018. Package ‘mixdist.’ 34p.
- MACKENZIE, R. A. 2008. Impacts of riparian forest removal on Palauan streams. *Biotropica* 40: 666–675.
- MALAVOI, J. R. 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bull. Français la Pêche la Piscic.* 189–210.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 2003. Damming tropical island streams: Problems, solutions, and alternatives. *Bioscience* 53: 1069.
- McDOWALL, R. M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish.* 8: 1–13.
- McDOWALL, R. M. 2010. Why be amphidromous: Expatrial dispersal and the place of source

- and sink population dynamics? Rev. Fish Biol. Fish. 20: 87–100.
- MCRAE, M. G., L. B. MCRAE, and J. M. FITZSIMONS. 2013. Microhabitat use in an assemblage of native and introduced fishes in a Hawaiian stream. Pacific Sci. 67: 205–217.
- MONTI, D. 2005. Les flux biologiques à l'échelle d'une rivière: Eléments d'écologie fonctionnelle destinés à la gestion des cours d'eau, en Guadeloupe. 38p + annexes.
- MONTI, D., and P. LEGENDRE. 2009. Shifts between biotic and physical driving forces of species organization under natural disturbance regimes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 66: 1282–1293.
- MONTI, D., N. MARICHAL, G. LEPOINT, P. NAGL, E. TRAVAGLINI, A. HAOUSÉE, and S. CORDONNIER. 2018. Suivis démographiques et biologiques de part et d'autre d'ouvrages de prise d'eau, en Guadeloupe. 55p.
- NEGISHI, J. N., A. TERUI, B. NESSA, K. MIURA, T. OISO, K. SUMITOMO, T. KYUKA, M. YONEMOTO, and F. NAKAMURA. 2019. High resilience of aquatic community to a 100-year flood in a gravel-bed river. Landsc. Ecol. Eng. 15: 143–154.
- PRINGLE, C. M. 1997. Exploring how disturbance is transmitted upstream: Going against the flow. J. North Am. Benthol. Soc. 16: 425–438.
- RAMÍREZ, A., A. C. ENGMAN, K. G. ROSAS, O. PEREZ-REYES, and D. M. MARTINÓ-CARDONA. 2012. Urban impacts on tropical island streams: Some key aspects influencing ecosystem response. Urban Ecosyst. 15: 315–325.
- SANDRE, and EAU FRANCE. 2019. Obstacles à l'écoulement - Guadeloupe. Disponible à: <http://www.sandre.eaufrance.fr/atlas/srv/fre/catalog.search#/map>.
- SMITH, W. E., and T. J. KWAK. 2014. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: Spatial and migratory dynamics. J. Fish Biol. 84: 913–928.
- SMITH, W. E., and T. J. KWAK. 2015. Tropical insular fish assemblages are resilient to flood disturbance. Ecosphere 6: 279.
- TABOURET, H., C. LORD, G. BAREILLE, C. PÉCHEYRAN, D. MONTI, and P. KEITH. 2011. Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. Aquat. Living Resour. 24: 369–378.
- TABOURET, H., D. MONTI, J. MARTIN, S. BERAIL, C. PÉCHEYRAN, P. KEITH, and G. BAREILLE. 2015. Do *Sicydium punctatum* adults move in the Caribbean estuaries? New insights from strontium isotopes. Life Environ. 65: 85–89.
- WALKER, M. K., E. A. YANKE, and W. H. GINGERICH. 1994. Use of electronarcosis to immobilize juvenile and adult northern pike. Progress. Fish-Culturist 56: 237–243.

CHAPITRE 3 : LES RÉPONSES TROPHIQUES AUX PERTURBATIONS ANTHROPIQUES

Ce chapitre présente les résultats des analyses d'isotopie stable en carbone et azote menées sur les trois rivières. Les données traitées concernent les différentes espèces pêchées ainsi que les sources de nourriture collectées à la station aval et aux stations de part et d'autre de la prise d'eau de chaque rivière (Fig. 3.1). Les analyses ont été menées en deux parties, la première recherchant si les perturbations de continuité écologique modifient la niche trophique des espèces entre l'aval et l'amont direct de prise d'eau : **I. Damming shifts trophic niche of diadromous fauna in Caribbean rivers.** La seconde partie présentant la composition isotopique des sources de nourritures sur le gradient aval – amont des trois rivières puis comparant l'organisation du réseau trophique : **II. Modulation dans l'organisation de réseaux trophiques à l'aval de rivières en Guadeloupe.**

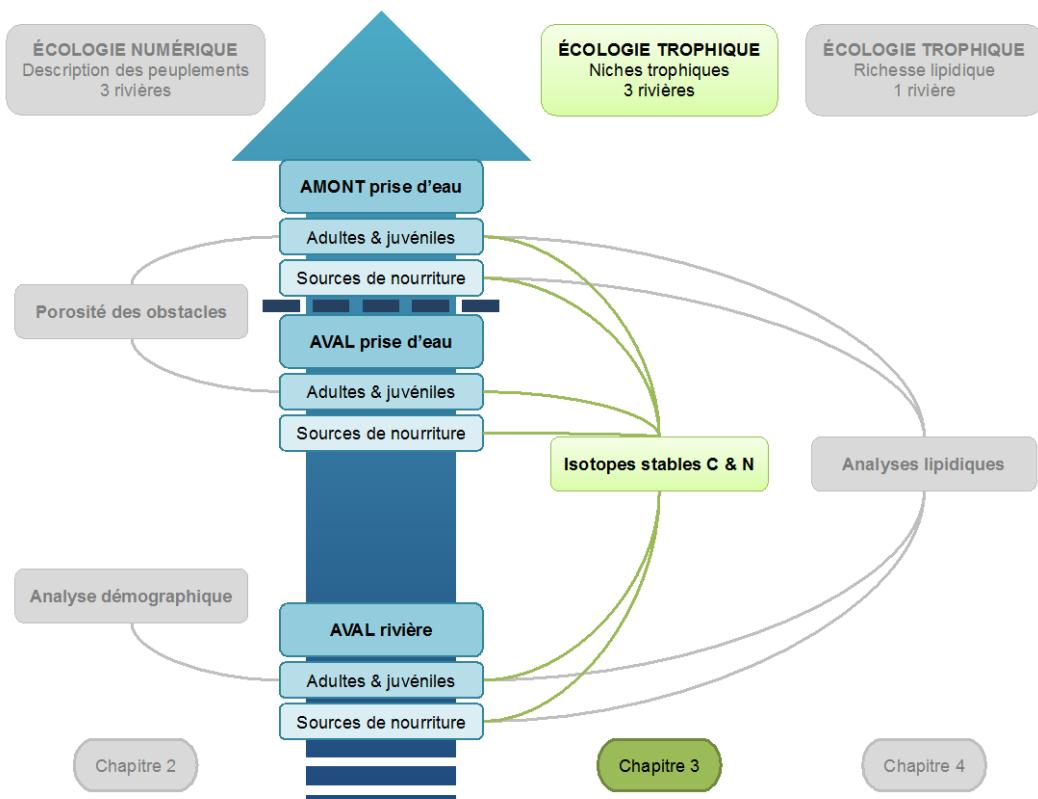


Figure 3.1 : Schéma des niveaux d'approche utilisés lors de la thèse. La flèche bleue représente le sens de migration des individus diadromes durant la montaison. En vert : compartiments utilisés pour les analyses isotopiques et présentés dans ce chapitre.

Attendus théoriques et méthodes utilisées

Cette étude d'écologie trophique est basée sur des analyses isotopiques dont l'intérêt est un apport d'informations quantitatives sur l'utilisation des ressources et sur l'habitat permettant de définir une niche isotopique, reflet de la niche écologique. Cette méthode est largement appliquée dans les écosystèmes aquatiques car elle enregistre le régime alimentaire d'une espèce et permet d'évaluer son écologie trophique (Layman *et al.* 2012, Fry & Davis 2015). Au total, 590 échantillons de sources de nourriture et d'animaux ont été traités selon un protocole standard consistant à sécher puis broyer les échantillons, les mettre en capsule et les analyser par spectrométrie de masse (l'ensemble du protocole est détaillé et illustré en Annexe 1). L'objectif de la première approche est de déterminer la similarité des compositions isotopiques entre communautés et groupes fonctionnels en aval et amont direct de la prise d'eau. L'analyse des données a été faite à partir du modèle SIBER (stable isotopes bayesian ellipses in R, v. 2.1.3, Jackson *et al* 2011) sous l'environnement R (version R 3.5.1 R Development Core Team, 2008). L'hypothèse à examiner est la mise en évidence de niches isotopiques plus grandes à l'amont qu'à l'aval, indiquant une plus grande diversité des sources de carbone associée à une diversité d'habitat supérieure, le débit étant réduit à l'aval de l'obstacle suite au prélèvement d'eau. La seconde approche est analytiquement similaire à la précédente avec les données issues des stations aval des rivières. L'hypothèse sous-jacente est la réalisation d'un « état initial » des niches isotopiques des communautés et groupes fonctionnels à l'entrée des systèmes permettant de discuter certaines différences de compositions isotopiques des stations en amont.

I. Damming shifts trophic niches of diadromous fauna in Caribbean rivers

Soumis à Biotropica – Juin 2019

Frotté Lou^{1*}, Michel Loïc², Lepoint Gilles³, Cordonnier Sébastien¹, Bezault Etienne¹ and Monti Dominique¹

¹ Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université des Antilles, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, CNRS, IRD; Université des Antilles, Laboratoire de Biologie marine, 97110 Pointe-a-Pitre, Guadeloupe, France

² Ifremer, Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, Plouzane, France

³ Laboratory of Oceanology, MARE center, UR FOCUS, University of Liege, 15 allée du 6 août, B-4000 Liege, Belgium

Résumé : Les rivières tropicales des petites îles volcaniques constituent la principale source de prélèvement d'eau pour la population humaine. Dans ces rivières, la macrofaune indigène est principalement amphidrome et doit atteindre les zones amont afin de se disperser et de limiter la compétition en termes d'habitat et de nourriture. Cette étude a pour but de décrire l'écologie trophique de ces espèces en lien avec la présence de petits barrages associée au captage d'eau. (1) Les barrages ont-ils un impact sur les niches trophiques des communautés aval et amont ? (2) Les différents groupes fonctionnels sont-ils affectés de la même manière par la présence d'un obstacle ? L'analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) a mis en évidence des réponses trophiques distinctes selon les rivières étudiées. Les métriques SIBER ont révélé des déplacements de niche trophique dans l'espace isotopique entre l'aval et l'amont direct d'un obstacle pour un même groupe fonctionnel. Cependant, l'impact des obstacles sur la

niche trophique est complexe et également lié aux caractéristiques de la rivière ainsi qu'à l'abondance et aux espèces qui s'y sont établies.

Abstract: Tropical streams in small volcanic islands are the main source of water abstraction for the human population. In these rivers, the native macrofauna is mainly amphidromous and need to reach upstream areas to disperse and minimize competition for habitat and food. Rivers are the place where their growth and reproduction take place. This study aimed to describe the species trophic ecology with relation to low-head dams and water abstraction. (1) Do water intakes impact trophic niches in downstream and upstream communities? (2) Are the different functional groups affected in the same way by the presence of a water intake? Stable isotopes analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) highlighted distinctive trophic answers depending on the rivers studied. SIBER metrics revealed that trophic niche shifts occurred in the isotopic space between the direct downstream and upstream reaches for a same functional group. However, the impact of water intakes on the trophic niche width is complex and also related to the river characteristics and to the abundance and species that settled in the river.

Key words: amphidromous species; Gobiidae; Guadeloupe; Palaemonidae; SIBER; stable isotopes; tropical stream; West Indies.

I.1 Introduction

In the context of freshwater resource limitation due to marked dry seasons, these rivers are essential for the production of drinking water for the human population, as well as for the supply of freshwater for agriculture. The tap water production is achieved by direct river water intake, therefore continuously extracting a fraction of the above-ground water. In mid to high elevations, *i.e.* the main location of the freshwater catchments in rivers, animal diversity

is moderate. Communities notably include Atyidae and Palaemonidae shrimps and Gobiidae fishes, with crustaceans dominant group. Water abstraction is likely to impact their ecology through multiple processes. First, water abstraction implies a decrease in downstream water resources, which could lead to a decrease in habitats available to aquatic organisms, with a possible loss of their diversity (Pringle 1997, Freeman *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003, Cooney & Kwak 2013). Water flow reduction by water intakes also alter downstream communities through localised crowding effects resulting from habitat contraction (Covich *et al.* 2003). This reduced distributions of species changes the population structure and leads to changes in trophic structure and ecosystem function (Mazumder *et al.* 2016). Second, the concrete structures built for water intake also represent significant physical obstacles that could strongly affect ecological continuity (March *et al.* 2003, Greathouse *et al.* 2006, Jenkins *et al.* 2010, Cooney & Kwak 2013). During their juvenile migration to their upstream habitats, these species must cross all the obstacles located in the riverbeds. Third, the allochthonous matter (*i.e.* dead tree leaves, fruits, etc.) is likely to be retained upstream of the water intake, decreasing the diversity of downstream food sources. In these rivers, the autochthonous production of organic matter is low compared to temperate rivers and represented quite exclusively by a very adherent epilithic biofilm growing on stones (Monti *et al.* 2018). Damming, through the creation of lentic habitats, could affect both autochthonous production and allochthonous material retention. These impact on the relative contribution of autochthonous and allochthonous material to animal diet have been already observed (Coat *et al.* 2009, Lau *et al.* 2009, Kupilas *et al.* 2016).

The Basse-Terre part of the Guadeloupe (FWI) have many perennial rivers that support native fish and shrimp species. Despite moderate specific diversity, trophic diversity found in these rivers is relatively high, with species relying on both autochthonous and/or allochthonous

food sources (Coat *et al.* 2009). Some of these species have been shown able to shift their diet (or their feeding mode) according to local conditions (*i.e.* water regime, food source abundance, etc.) (Coat *et al.* 2009, Lefrançois *et al.* 2011) and therefore possibly in response to water abstraction. For example, the Atyidae are suspension feeders adapted to the fast water flows with two pairs of legs modified to collect drifting particulate matter, but they can also be epilithic biofilm brushers when the current is weak (Pringle & Blake 1994, Covich *et al.* 1999, Freeman *et al.* 2003). In these rivers, the most abundant fishes are the Sicydiinae, a sub-family from Gobiidae, which are epilithic biofilm grazers and the components of this biofilm are also known to be impacted by local hydrodynamics (Biggs & Close 1989). In Guadeloupe, the freshwater Palaemonidae species in Guadeloupe, mostly belong to the genus *Macrobrachium*, which are territorial detritus feeders and opportunistic predators (Covich *et al.* 1999, Dudgeon 1999). These species do not share exactly the same sub-habitat and, when encountered together, do not display exactly the same diet: the larger species act generally more as opportunistic carnivores than the smaller one (Dudgeon 1999, Xu *et al.* 2008, Coat *et al.* 2009). The presence of various biofilm and detritus feeder species in the same area raises the question of the resource segregation and the overlap of their trophic niches (Bearhop *et al.* 2004). These have been shown notably affected by the resource availability and the water flow regime (Fièvet *et al.* 2001a), which are likely to be influenced by damming. All these elements show that the question of the impact of water intakes on the trophic niches of the organisms living in these rivers really arises.

Moreover, the impacts of these obstacles located on riverbeds could be magnified, due to the specific life cycles of native fish and shrimp species. All are amphidromous, the adults remain in freshwater, but their larvae migrate to the sea after hatching (Myers 1949, McDowall 1997). After several weeks in saline waters, the postlarvae re-enter the freshwater ecosystems

through the rivermouths (Keith 2003, McDowall 2010, Watanabe *et al.* 2013). Their growth and reproduction occur in the river, but it is important that they can disperse along the river and reach upstream areas to limit predation and competition for food and habitat. Any obstacle could slow down or stop their upstream migration. The effects of damming on food webs are poorly known in tropical and Caribbean rivers. In the context where the impacts of these water intakes are currently assessed at national level (French Biodiversity Agency, information protocol on ecological continuity), it is urgent to assess their potential influence on the dependence of species regarding the relative contribution of autochthonous *vs.* allochthonous material.

In our study, we used three perennial rivers of the Basse-Terre Island (Guadeloupe) as model systems and we aimed to answer two complementary questions. First, we tested whether water intake would influence trophic niches sizes and/or cause trophic niches shifts in diadromous fish and shrimps. We hypothesized that the higher water availability upstream from the water intakes lead to greater diversity of habitat and food, resulting in wider trophic niches. Second, we aimed to assess whether damming could have different effects on different functional groups, each functional group being associated with autochthonous or allochthonous food sources. We hypothesized that herbivores and omnivores will be more affected than suspension feeders because the latter feeds on two types of food sources, drifting particulate matter and biofilm, biofilm being strictly dependent on where it grows while drifting particulate matter has homogeneous carbon and nitrogen isotopic composition on either side of the water intake (Frotté comm. pers.). To tackle these questions, we used stable isotopes analyses, which are extensively applied in aquatic ecosystems as powerful methods to assess trophic ecology of animals (Layman *et al.* 2012) thanks to their ability to record time-integrated and assimilated diets (Fry & Davis 2015). The use of carbon and

nitrogen isotopic composition of individuals is very pertinent in the Caribbean rivers because they highlight the ecosystem functioning by characterizing the flow of consumable matter between the different species or compartments (Covich *et al.* 1999, Coat *et al.* 2009). Overall, through the use of these integrative tools, we aimed to highlight how anthropogenic impacts may alter food webs associated to perennial Caribbean rivers.

I.2 Materials and Methods

I.2.1 Study sites

The study took place in three rivers of the volcanic part of the Guadeloupe Island: Grand Carbet river, Pérou river and Moreau river (Fig. 3.2). These rivers were located in the same windward side hydrographic region and all have a major concrete structure built for water intake in their riverbed. These three water intakes differed by their nature and obstacle effect (Fig. 1.3). Moreau featured an unusual very low construction (0.1 m height at low water level) located on an open sky riverbed, with large planar concrete consolidations downstream. The upstream water retention created was the shallowest and the narrowest of the three rivers. Pérou's water intake had medium height (4 m height at low water level), while Grand Carbet's was the highest concrete construction (5 m height at low water level). Both latter water intakes were surrounded by highly natural and vegetated banks and generated an upstream water retention of a similar depth, but wider for Grand Carbet. For each river, two stations were selected: one directly downstream of the water intake and one located directly upstream of the construction (dots in Fig. 3.2).

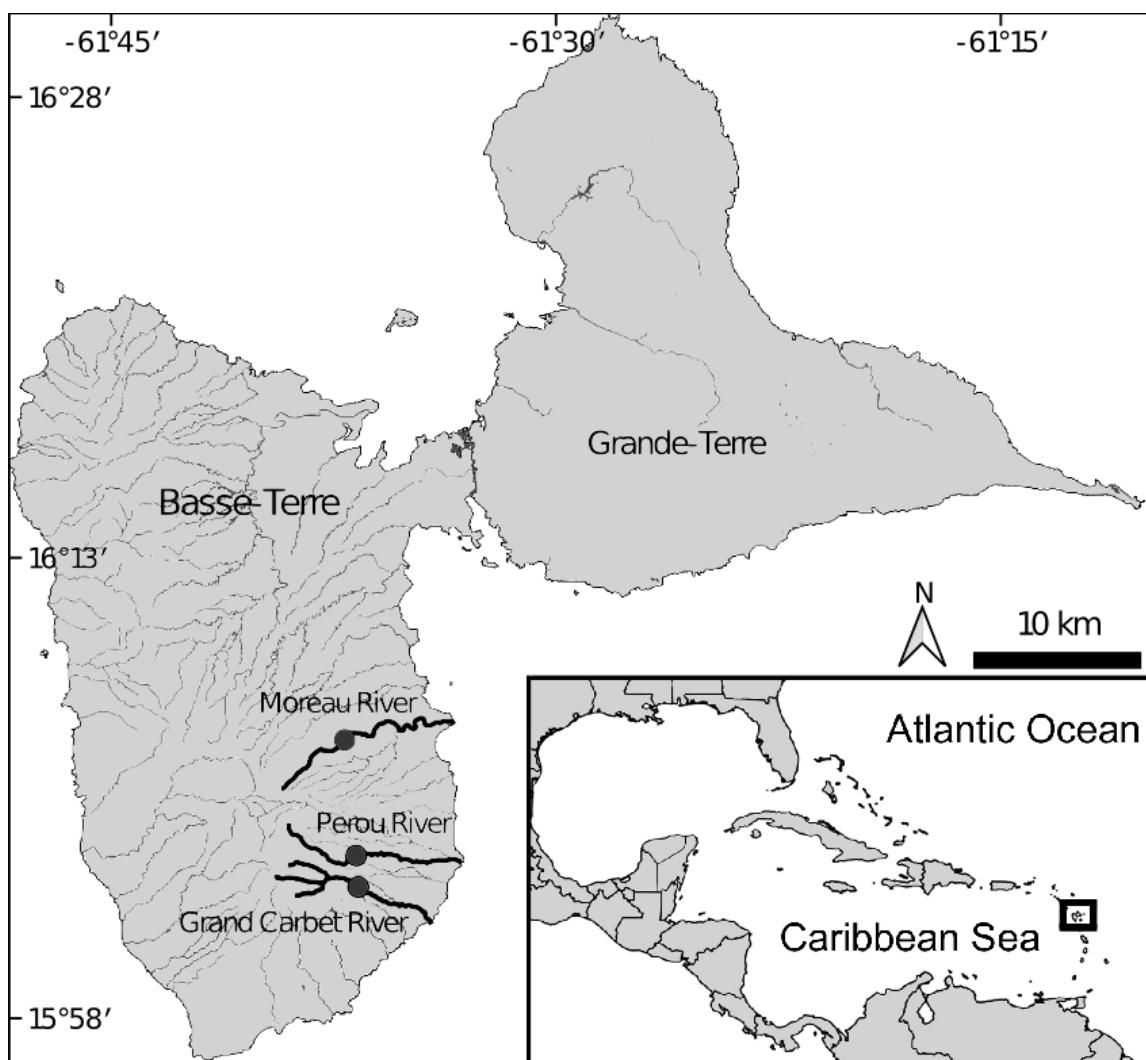


Figure 3.2: Map of Guadeloupe with the sampled rivers (bold line) and their water intake locations (dots).

I.2.2 Sample collection

Specimens of fish and crustaceans were collected by electrofishing (Deka 3000 electrofisher, Deka-Gerätebau, Germany) from February to May 2017 (Table 3.1). Stations directly upstream and downstream of obstacles were sampled at one-week interval for Pérou, two-weeks interval for Moreau and three-weeks interval for Grand Carbet. For each species, adults and juveniles were separated. Sampled food sources included items previously determined as contributing to fish and crustacean diet in the rivers of Guadeloupe (Coat *et al.* 2009), *i.e.* epilithic biofilm ($n=6$ samples per sampling site), fresh and decomposed leaf litter ($n=6$

samples per sampling site), and drifting particulate organic matter (POM, n=2 samples per sampling site). The epilithic biofilm was scraped from stones from rapid and slow habitats, fresh and decomposed leaf litter was picked up by hand in the river, and the drifting POM was caught with a plankton net (64 µm mesh size) located in the main stream of the river flow during 2h. The biofilm and the drifting POM were filtered through GF/F Whatman glass fiber filter (0.7 µm porosity). All samples were frozen at -80°C pending species identification and preparation for isotopic analyses.

I.2.3 Ethics

The capture of the juveniles and the adults of fish and crustacean was done directly on the field, using non-chemical anesthesia. The main advantages of electroanesthesia over chemical anesthetics include faster induction and recovery times (Ackerman *et al.* 2005). Electroanesthesia was done with direct current (DC) because alternating current is known for long to be the most damaging wave form to fish (Lamarque 1990, Walker *et al.* 1994). The device was equipped with a 12-V DC shocking circular anode covered with a net, powered by a motorcycle battery. The shock was set on the minimum output voltage and a time of 15 to 30 seconds. The very low water conductivity of the rivers combined with these parameters of intensity of the electric field and duration of the shock caused only anodotaxis, a few seconds transient electronarcosis and no electrotetany. The animals were identified and counted in a minute and released immediatly in the river directly downstream the sampling point, with no withdrawal time. At this moment, few of them were set aside for isotopic analyses and sacrificed by immediate freezing on a liquid nitrogen bed to maintain their chemical characteristics.

I.2.4 Preparation and isotopic analyses

Pieces of muscle tissue without bones, skin or scales (for fishes) or shell (for shrimp) were dissected from lateral (for fishes) or caudal muscle (for shrimp). For the smallest shrimp specimens, abdomens were analyzed in whole after shell removal. All animal and vegetal samples were oven-dried at 50°C for at least 48h, then grounded into a homogeneous fine powder with either mortar and pestle or, in the case of leaf samples, a mixer mill (MM 301, Retsch GmBH, Haan, Germany). Carbon and nitrogen stable isotopes ratios were measured with an isotope ratio mass spectrometer (IsoPrime100, Isoprime, UK) coupled in continuous flow to an elemental analyzer (vario MICRO cube, Elementar, Germany) for combustion and automated analysis. Stable isotope ratios were expressed in δ notation according to Coplen (2011), in ‰ and relative to the international references Vienna Pee Dee Belemnite (for carbon) and Atmospheric Air (for nitrogen). IAEA (International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria) certified reference materials sucrose (IAEA-C-6; $\delta^{13}\text{C} = -10.8 \pm 0.5\text{\textperthousand}$; mean \pm SD) and ammonium sulphate (IAEA-N-1; $\delta^{15}\text{N} = 0.4 \pm 0.2\text{\textperthousand}$; mean \pm SD) were used as primary analytical standards. Glycine (Merck, Darmstadt, Germany; $\delta^{13}\text{C} = -47.5 \pm 0.3\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N} = 2.25 \pm 0.3\text{\textperthousand}$; means \pm SD) was used as secondary analytical standard. Standard deviations on multi-batch replicate measurements of secondary and internal lab standards (amphipod crustacean muscle) interspersed with samples (one replicate of each standard every 15 analyses) were 0.3‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.2‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (protocol detailed in appendix 1).

I.2.5 Data analysis

Stable isotopes data were explored according to two approaches: community scale and functional (*i.e.* trophic) group scale. For the community scale, isotopic niches were built using group (*i.e.* species and/or ontogenetic stages) means as input data. In other words, each data point was the mean of all individuals measurements performed in a single species'

River	Water intake	Gobiidae	Atyidae	Palaemonidae	Xiphocarididae	Functional groups					
		Spl	Spu	SspJ	Ain / AinJ	Mpo	Ppo	Mfa / MfaJ	Mhe / MheJ	Xel	Herbivores / Suspension & herbivores-benthic detritus feeders / Omnivores
Grand Carbet	Upstream	41 (7)	77 (6)	33 (18)	149 (6) / 56 (6)	1852 (9)	0 (0)	7 (4) / 4 (2)	15 (4) / 3 (3)	5 (5)	151 (31) / 2057 (24) / 29 (13)
	Downstream	31 (5)	42 (4)	87 (12)	254 (7) / 183 (6)	2124 (6)	0 (0)	9 (3) / 2 (6)	39 (4) / 6 (3)	25 (3)	160 (21) / 2561 (19) / 56 (18)
	Upstream	53 (2)	351 (5)	20 (6)	285 (6) / 169 (5)	543 (6)	8 (1)	10 (3) / 4 (2)	48 (5) / 6 (2)	4 (2)	424 (13) / 997 (18) / 68 (12)
	Downstream	121 (3)	151 (3)	33 (10)	303 (5) / 120 (6)	710 (6)	33 (3)	19 (3) / 5 (3)	105 (5) / 13 (3)	16 (3)	305 (16) / 1133 (20) / 142 (14)
Pérou	Upstream	6 (2)	11 (6)	5 (2)	26 (6) / 7 (3)	977 (6)	0 (0)	7 (3) / 0 (0)	6 (3) / 0 (0)	1 (0)	22 (10) / 1010 (16) / 15 (6)
	Downstream	19 (4)	114 (6)	30 (6)	5 (3) / 16 (3)	590 (6)	0 (0)	6 (3) / 2 (2)	4 (1) / 3 (3)	0 (0)	163 (16) / 611 (12) / 15 (9)
Moreau	Upstream										
	Downstream										

Table 3.1: Numbers of individuals fished and analyzed (number in brackets) by species and ontogenetic stages for the three water intakes (Sicydinnae: *Sicydium plumieri* (*Spl*), *S. punctatum* (*Spu*) and *Sicydium* spp juveniles (*SppJ*); Atyidae: *Atya innocous adults* (*Ain*) and *juveniles* (*AinJ*), *Micratya poeyi* (*Mpo*) and *Potimirim potimirim* (*Ppo*); Palaemonidae: *Macrobrachium faustum* *adults* (*Mfa*) and *juveniles* (*MfaJ*) and *M. heterochirus* *adults* (*Mhe*) and *juveniles* (*MheJ*); Xiphocarididae: *Xiphocaris elongata* (*Xel*)).

ontogenetic stage. For the functional groups approach, isotopic niches were built using individual measurement as input data, separately for each trophic functional group that was part of the same taxonomic family: herbivores (Gobiidae), suspension feeders and herbivores/benthic detritus feeders (Atyidae), omnivores (Palaemonidae) (Table 3.1). In each river, isotopic niches were computed for upstream and downstream stations.

At both scales (communities and functional groups), the Stable Isotope Bayesian Ellipses in R (SIBER; Jackson *et al.* 2011) package (v. 2.1.3) was used in R 3.5.1 (R Development Core Team 2008) to generate bivariate standard ellipses (SEs). SEs are bivariate equivalents of standard deviation. They contain only the ‘typical’ members of a population (but do not encompass outlier individuals in isotopic space). For this reason, they have been termed ‘core isotopic niches’, as their

area (standard ellipse area, SEA) can be used as a proxy of resources most commonly used by the population (Layman & Allgeier 2012). We used SIBER's default values for SEA (40% of information in the ellipse). SEAs were computed using two descriptors. First, they were estimated using a frequentist approach using a correction for small sample size (SEA_C ; Jackson *et al.* 2011). SEA_C is a robust approach when comparing small and/or unbalanced samples. Second, areas of the ellipses associated to each community / functional group were also estimated using Bayesian modelling (SEA_B ; 2×10^4 iterations), and direct pairwise comparisons of SEA_B were performed. Model solutions were presented using credibility intervals of probability density function distributions. Pairwise comparisons were considered meaningful when probability of difference (*i.e.* number of model solutions where a given solution was found) exceeded 95%. Isotopic niche shifts between upstream and downstream stations were assessed by testing whether the position of the centroids of each community / functional group in the bidimensional isotopic space was different on each side of the water intake, using the hypothesis-testing framework developed by Turner *et al.* (2010). Moreover, as a proxy of similarity between isotopic compositions of assemblages on each side of the water intakes, overlap between ellipses associated with the same groups upstream and downstream were computed and expressed as relative proportions of the total isotopic niche areas (*i.e.* cumulative standard ellipse areas for both groups).

Furthermore, at the community scale only, several niche descriptors based on convex hulls (so-called "Layman metrics", Layman *et al.* 2007a) were computed using SIBER 2.1.3 in R 3.5.1. They included 1) the total area of the convex hull (TA), an estimator of the total isotopic niche width that can be used as a proxy for all resources used by the population (as opposed to SEA); 2) the $\delta^{13}\text{C}$ range (CR), proxy for the diversity of basal resources (producers/organic matter pools) supporting the assemblage; 3) the $\delta^{15}\text{N}$ range (NR), typically

used as an indicator of food chain length; 4) the mean distance to centroid (CD), proxy for the degree of separation of species' niches among the assemblage; and 5) the mean nearest neighbor distance (MNND) and 6) the standard deviation of the nearest neighbor distance (SDNND), which represent the regularity of species' niches distribution in the isotopic space occupied by each community. This complementary set of metrics was used to efficiently grasp various aspects of isotopic diversity among the studied communities. For each metric, Bayesian estimates were produced and pairwise comparisons were performed, following the same procedure as depicted above for standard ellipse areas.

I.3 Results

I.3.1 Specific diversity

Eight species, with two ontogenetic stages (adults and juveniles) for the most abundant, were caught in the three rivers (Table 3.1). Several individuals were used for analyses of their isotopic composition in carbon and nitrogen (number in brackets, Table 3.1). These species represent the majority of the freshwater macrofauna diversity of Guadeloupe. Fish are represented by Gobiidae *Sicydium plumieri* (Bloch 1786) and *Sicydium punctatum* Perugia 1896, both of which graze on epilithic biofilms. Crustaceans are represented by three families: Atyidae with *Atya innocous* (Herbst 1792), *Micratya poeyi* (Guérin-Méneville, 1855) and *Potimirim potimirim* (Mueller 1881), all three of which are suspensivores and herbivores/detritus feeders; Palaemonidae with *Macrobrachium faustinum* (de Saussure 1857) and *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann 1836), both of which are omnivorous shrimps; and Xiphocarididae with *Xiphocaris elongata* (Guérin-Méneville, 1855) which is an herbivore/detritus feeder. The functional group corresponding to the Xiphocarididae was not taken into account because only few individuals were on the upstream side of the Grand

Carbet river water intake. The Moreau river had the same specific diversity as the other two rivers, but with a much lower abundance for each taxon.

I.3.2 Communities comparison

Downstream and upstream communities were distributed in more or less distinct isotopic spaces depending on the considered river. The downstream communities of Pérou and Moreau water intakes occupied the same isotopic space, but differed from that of Grand Carbet (Fig. 3.3A, 3.3B, 3.3C). Conversely, the upstream communities of the three rivers occupied distinct isotopic spaces.

In Grand Carbet river, where the differences between downstream and upstream communities isospaces were the smallest, Euclidean distance between centroids of the two communities did not differ significantly from zero (distance = 0.83‰, P = 0.405) and a high overlap between standard ellipses associated to both communities (overlap = 48.46%; Fig. 3.3A) was present. Conversely, in Pérou river, centroids positions were significantly distinct (distance = 3.04‰, P = 0.001) with little overlap (overlap = 14.38%; Fig. 3.3B). Likewise, in Moreau river, downstream and upstream communities occupied different locations in bivariate isotopic space (distance = 2.89‰, P = 0.001) and presented almost no standard ellipse overlap (overlap = 4.20%; Fig. 3.3C).

Standard ellipses areas were similar for downstream and upstream communities in Grand Carbet and Moreau rivers (respective probabilities of difference: 52% and 61%) but on Pérou river, the standard ellipse was twice bigger for the upstream ($SEA_C = 10.40\%^2$) than for the downstream ($SEA_C = 4.91\%^2$) community (probability of difference: 97% - star in Fig. 3.4A).

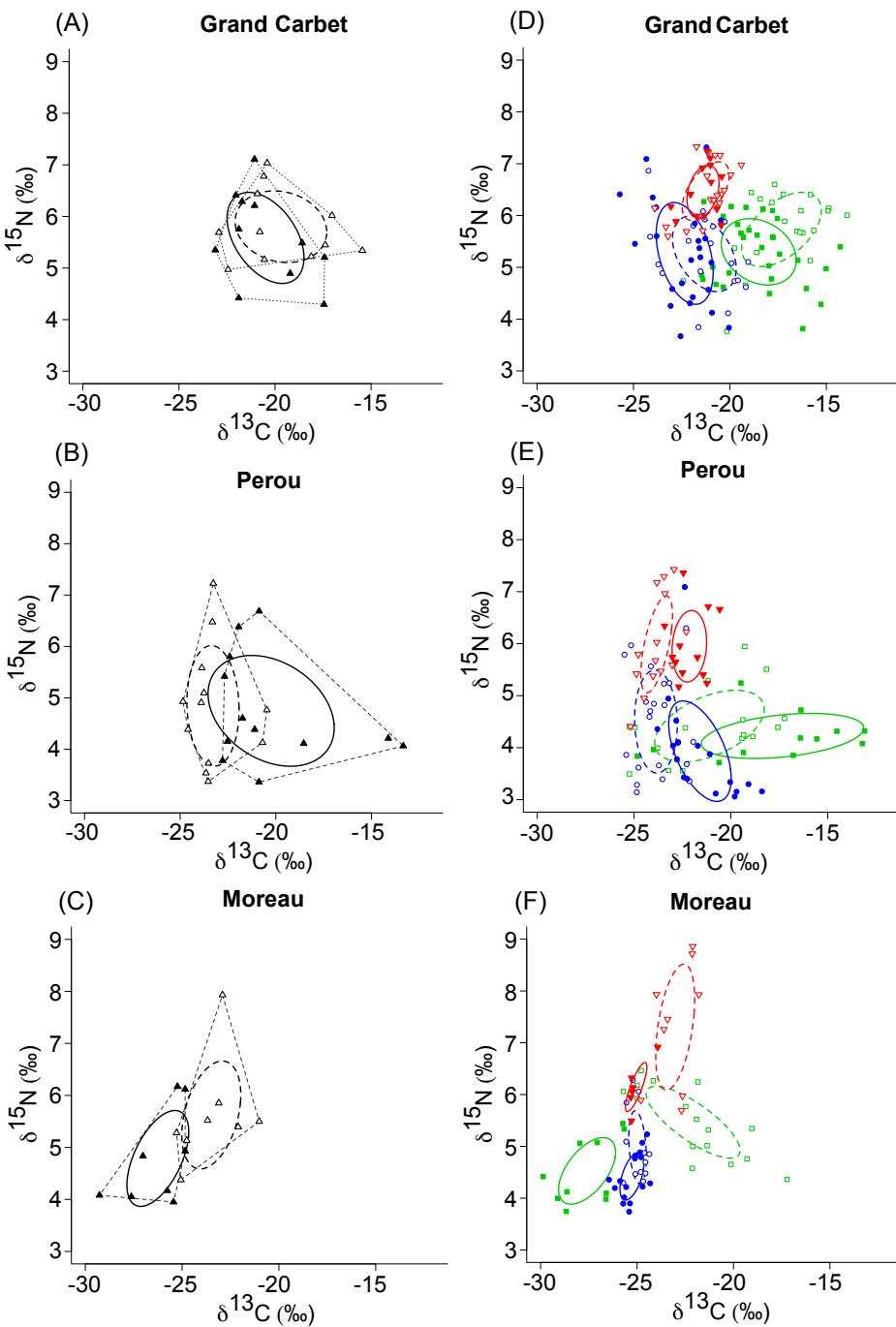


Figure 3.3: Ellipses of communities (A to C) and functional groups (D to F) from the downstream (dashed line) and the upstream (solid line) of the water intake and group hulls of communities (grey dotted line). For A to C: each point is the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ mean values of all individuals with same species and same ontogenetic stage from downstream (open symbols) and upstream (full symbols). For D to F: each point is the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of an individual colored by functional group herbivores (green square), suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (blue circle), omnivores (red invert triangle).

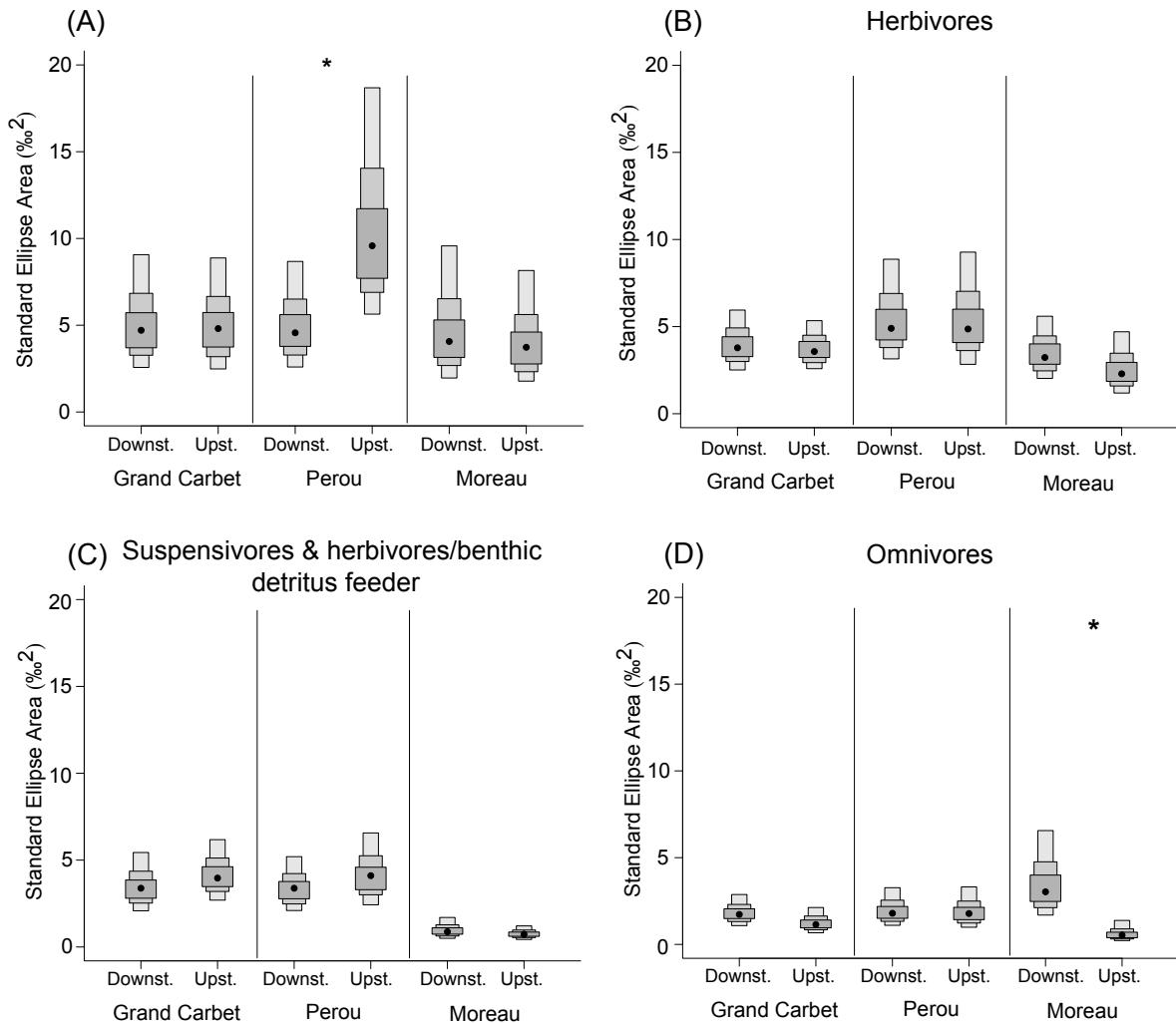


Figure 3.4: Standard ellipse areas for specific communities (A) and for each functional group (B to D) from downstream (Downst.) and upstream (Upst.) the water intake of the three rivers. The star indicates a probability of difference greater than 95 %.

In Pérou river, several Layman metrics were higher for upstream than downstream communities; probabilities of difference were 98% for TA, 100% for CD, 100% for CR and 99% for MNND (stars in Fig. 3.5). Others Layman metrics were similar between both communities; probabilities of difference were 77% for NR and 87% for SDNND. All Layman metrics were similar between both communities in Grand Carbet and Moreau rivers. Probabilities of difference in Grand Carbet river were 58% for NR, 74% for CR, 55% for TA, 89% for CD, 56% for MNND and 93% for SDNND. In Moreau river, probabilities of

difference were 76% for NR, 64% for CR, 79% for TA, 72% for CD, 77% for MNND and 52% for SDNND.

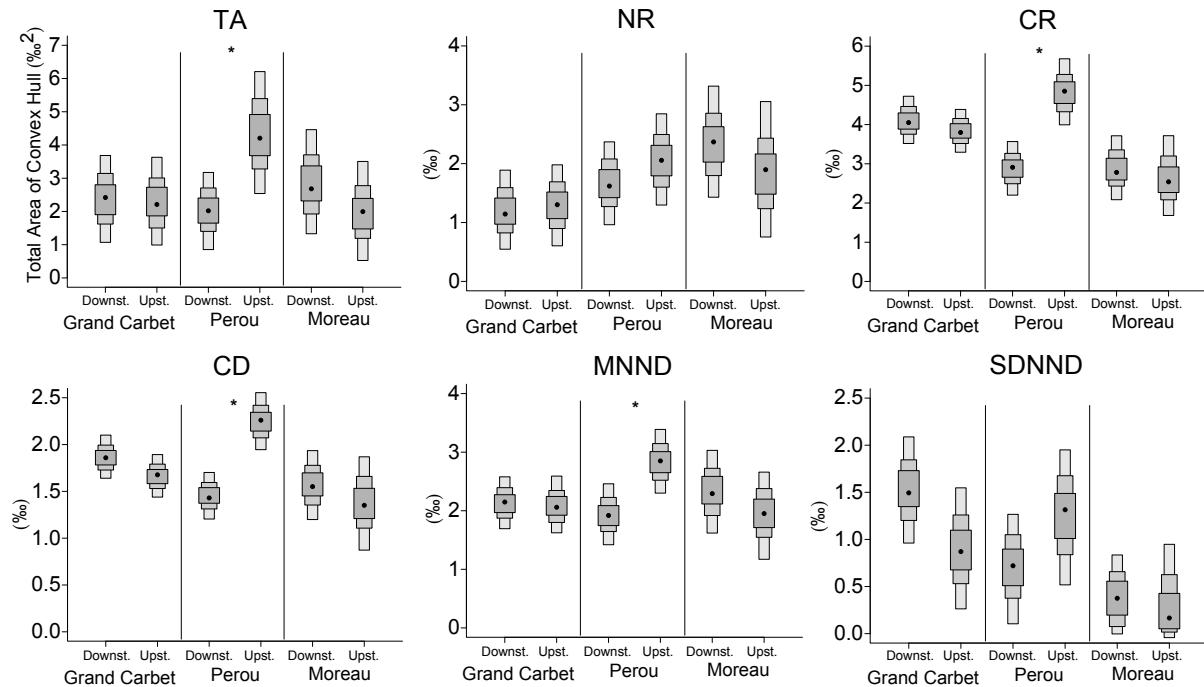


Figure 3.5: Layman metrics for communities (individual grouped by family) from downstream (Downst.) and upstream (Upst.) the three water intakes. The stars indicate a probability of difference greater than 95 %.

I.3.3 Functional groups comparison

Standard ellipses were similar in shape between downstream and upstream communities for a same functional group and a same river (Fig. 3.3D, 3.3E, 3.3F). In Pérou and Moreau rivers, herbivores ellipses were rather horizontal while the ellipses of the other groups were more vertical. In Grand Carbet river, partial overlap between upstream and downstream specimens was present for all functional groups, with varying extent (30,32% for herbivores; 37,02% for suspension feeders and herbivores/benthic detritus feeders; 67,16% for omnivores). Ellipses' centroids showed a small significant shift for herbivores (distance = 1.26‰, P = 0.02) and for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (distance = 1.02‰, P = 0.03), but not

for omnivores (distance = 0.14‰, P = 0.88). In Pérou river, ellipses slightly overlapped for herbivores (overlap = 12,49%) and for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (overlap = 4,50%), but did not overlap for omnivores. Ellipses' centroids showed a large, significant shift between downstream and upstream for all three functional groups (herbivores: distance = 3.78‰, P = 0.001; suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders: distance = 2.34‰, P = 0.001; omnivores: distance = 1.69‰, P = 0.001). In Moreau river, ellipses overlapped only for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (overlap = 20,93%). Ellipses' centroids showed a highly significant shift between downstream and upstream for herbivores (distance = 5.58‰, P = 0.001), for omnivores (distance = 2.33‰, P = 0.002), and for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (distance = 0.63‰, P = 0.009).

Model estimations suggested that standard ellipses areas (Fig. 3.4B, 3.4C, 3.4D) were similar for downstream and upstream functional groups in Grand Carbet river (probabilities of difference: 60% for herbivores, 72% for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders and 84% for omnivores) and Pérou river (probabilities of difference: 51% for herbivores, 74% for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders and 52% for omnivores). In Moreau river, standard ellipse areas were lower upstream ($SEA_C = 0.58\%^2$) than downstream ($SEA_C = 3.86\%^2$) for omnivores (probability of difference: 100% - star in Fig. 3.4D) but similar for herbivores and suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders (probabilities of difference: 78% for herbivores, 75% for suspensivores and herbivores/benthic detritus feeders).

I.4 Discussion

In the three water intakes, the same species were present downstream and upstream despite the different structure and environment, but their abundance varied, and their ecological answer were sometimes strongly divergent. In Grand Carbet river, there was no significant difference between the downstream and upstream isotopic space at the community level (Fig. 3.3A): occupied isotopic spaces had similar size and highly overlap (Fig. 3.4A, 3.3A). Conversely, in Pérou river, the upstream community isotopic space was significantly shifting towards less negative carbon values ($\Delta\delta^{13}\text{C} = +3.0\text{\textperthousand}$; Fig. 3.3B) and was twice as wide as downstream (Fig. 3.4A). In Moreau river, the isotopic niche width was similar between upstream and downstream communities (Fig. 3.4A) but the isotopic space of upstream community shifted significantly towards more negative $\delta^{13}\text{C}$ and lower $\delta^{15}\text{N}$ values ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -2.8\text{\textperthousand}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.8\text{\textperthousand}$; Fig. 3.3C).

These results indicated that damming influenced ecological functioning of tropical rivers, but also that these effects seemed variable and complex. The effects were probably not only related to damming itself, but also to local river characteristics. The banks of the Pérou and Grand Carbet water intakes were made up of an important vegetal cover and the grid for water extraction occupied less than a third of the width of the river. Conversely, the Moreau water intake had a reduced riparian forest that increases habitat homogenization and decreases resource diversity and the grid occupied two thirds of the river's width that severely limited the possible crossing paths during floods. Moreau river had the lowest animal population density and MacKenzie (2008) observed that riparian forest removal impacted algal community structure shifting from diatoms to filamentous algae, could affect the quantity and quality of available food and the stream fauna. The originality of the ecological situation in Moreau river with similar Layman metrics for both communities but a strong shift of the

isotopic space indicated that the energy flow integrated into the downstream food web came from similar diversity basal resources with different isotopic compositions from those of the upstream (suggested by $\Delta\delta^{13}\text{C}$; Fig. 3.3C and TA, CR; Fig. 3.5). The trophic level of top predators in the downstream community was lower than the one in the upstream community but this had no effect on the food chain length that remained similar (suggested by $\Delta\delta^{15}\text{N}$; Fig. 3.3C and NR; Fig. 3.5). Moreover, the distribution of species' trophic niche presented the same evenness in different isotopic spaces (suggested by CD, MNND and SDNNND; Fig. 3.5).

In the two water intakes located in more natural and vegetated banks, we observed two distinct trophic answers to damming. In Pérou river, the larger upstream isotopic space revealed that more resources are used and a higher diversity of basal resources supported the upstream community (suggested by SEA; Fig. 3.4A and TA, CR; Fig. 3.5) but the food chain length remained the same. The upstream community included species with more differentiated trophic niche in the isotopic space (suggested by CD and MNND; Fig. 3.5). In Grand Carbet river, the similar Layman metrics (Fig. 3.5) and the lack of shift between downstream and upstream communities (Fig. 3.3A) indicated that both communities were supported by the same producers and organic matter pools creating a similar food chain length and the same distribution of species' trophic niche in the isotopic space. Finally, at the community level, water intake could influence the size of the trophic niche, as on the Pérou river. The upstream food web integrated energy flow pathways from prey with more diverse isotopic compositions than downstream (Layman, Quattrochi, *et al.* 2007). Water intake could also generate a shift in the isotopic space, as on the Pérou and Moreau rivers. However, the high degree of omnivory and trophic redundancy could soften these effects, as in Grand Carbet river (Ceneviva-Bastos *et al.* 2017).

Among the three rivers, herbivores (green square symbols and ellipses in Fig. 3.3) represented primary consumers of the studied food web. In the three rivers, similar upstream and downstream SEA indicated similar diversity on basal resources supporting communities on both parts of the water intakes (Fig. 3.4B). However, herbivores had distinct $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between upstream and downstream location in two different ways for carbon (Carbet: $\Delta\delta^{13}\text{C} = -1.2\text{\textperthousand}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.4\text{\textperthousand}$ and Moreau: $\Delta\delta^{13}\text{C} = -5.5\text{\textperthousand}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.9\text{\textperthousand}$; Pérou: $\Delta\delta^{13}\text{C} = +3.8\text{\textperthousand}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.2\text{\textperthousand}$; Fig. 3.3). This could be explained by change in the isotopic composition of biofilm growing in the different location related to biofilm composition change but also in photosynthetic rate change as this rate may be affected by water regime change and shading (MacKenzie 2008). The biofilm growing downstream and upstream was made from a mix of green algae, cyanobacteria and mainly diatoms in different proportion entangled in the biofilm matrix. The taxonomic richness and the number of these components varied with altitude (Lefrançois *et al.* 2014). Our herbivore, the goby *Sicydium punctatum*, was specialized in epilithic biofilm consumption with a very unique gardening behavior (Barbeyron *et al.* 2017). It is likely that they did not shift to other food sources (*i.e.* from biofilm to detritus or to a predatory diet) according to downstream or upstream location but that the composition (both isotopic and specific) of the biofilm they ate is changed. In the three rivers, the water intakes influenced the biofilm isotopic composition and therefore herbivore's trophic niche in the isotopic space, but not the herbivore's trophic niche size.

The suspensivore/herbivore-detritus feeder functional group also contained primary consumer of the studied food web and had a $\delta^{15}\text{N}$ range similar to those of herbivorous (blue circle symbols and ellipses in Fig. 3.3). They had similar SEA on both parts of the water intake, indicating similar diversity of basal resources used (Fig. 3.4C). This group did not show significant ellipse shift in Grand Carbet river, the least ellipse shift in Moreau river ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -$

0.3‰ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.6\text{‰}$) and the highest one in Pérou river ($\Delta\delta^{13}\text{C} = +2.2\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.6\text{‰}$). We hypothesized that the drifting particulate matter was relatively similar on both sides of the water intake and the feeding habits observed in Atyidae were to filter mainly in a fast environment and to brush mainly in a slow environment. Therefore, in Grand Carbet and Moreau rivers, drifting particulate matter consumption dampedened the difference in isotopic compositions induced by biofilm consumption. The greater difference in Pérou river was related to those of the different biofilms (Pérou fast area biofilm: $\Delta\delta^{13}\text{C} = -1.2\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1.0\text{‰}$; Pérou slow area biofilm: $\Delta\delta^{13}\text{C} = +3.1\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1.3\text{‰}$). This result could illustrate the higher difference of biofilm isotopic compositions on both sides of the water intake and a more frequent brushing of the biofilm than filtering of the drifting matter on the Pérou river than the other two (overlap occurred between herbivores and suspensivores ellipses in both communities on Pérou river; Fig. 3.3E). In this functional group, the effect of the water intake was similar to that on herbivores, but is reduced by their feeding on another resource not impacted.

In the three rivers, omnivores had the highest $\delta^{15}\text{N}$ values and intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values compared to the other two groups (red invert triangle symbols and ellipses in Fig. 3.3). Their niche widths significantly decreased from downstream to upstream in Moreau river (Fig. 3.4D) indicating lower diversity of resources used by the upstream community and a shorter food chain length upstream. In Pérou and Grand Carbet rivers, similar niche widths on both sides of the water intake are observed, indicating similar diversity basal resource and food chain length. Their ellipse shift was important for the omnivorous group but once again without any coherence between the two rivers where significant differences occurred (Moreau: $\Delta\delta^{13}\text{C} = -2.0\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1.2\text{‰}$; Pérou: $\Delta\delta^{13}\text{C} = +1.7\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.0\text{‰}$). In the absence of eels *Anguilla rostrata* (Le Sueur 1817), whose abundance has collapsed in the

West Indies over the past 30 years (Benchetrit & McCleave 2016) this suggests that these species are now the top predators at these altitudes (indicated by $\delta^{15}\text{N}$ values) and integrates energy flow pathways from preys with various isotopic compositions (indicated by $\delta^{13}\text{C}$). Shifts in omnivores ellipses between downstream and upstream the water intake were likely correlated to those of the other groups as well as to variation in animal abundance (and therefore prey availability). Layman *et al.* (2007b) linked the niche width collapse to habitat fragmentation and limited diversity of range available food sources, leading to a limitation in individual prey choices among omnivorous (Svanbäck *et al.* 2015). All individuals, in our study, from the same functional group fed on the same sources, resulting in a small niche variation (Bearhop *et al.* 2004, Layman, Quattrochi, *et al.* 2007). The narrowest niche width was upstream the water intake in Moreau river where the species abundance was the lowest (Table 3.1), which supported their results.

Water intakes induced trophic niche shift in most of the studied cases at community as functional group scales. Their impacts on the trophic niche size were more complex and highlighted the importance of the river characteristics. A broad spectrum of basal resources is the key factor to increase the resilience of the food web by trophic redundancy and improving the sustainability of the ecological roles of each species. Damming could alter the basal resource diversity (reaches downstream the water intakes had lower discharges and shallower water) but also alter the specific diversity and abundance by their physical impacts on species migration and on the diversity of habitats (Benstead *et al.* 1999, Fièvet *et al.* 2001b). Moreover, the abundance and diversity of species that settle in these habitats are also affected by the attraction of the rivermouth for the postlarvae at the time of their recruitment. Therefore, isotopic analyses allowed us to describe trophic niche shifts made by water intakes and modifications in trophic organization and functional group relationships. However, the

assessment of the impacts of water intake needs to be linked to the river-wide management to be more effective in improving the conservation of species and habitats.

Acknowledgments: We thank Antoine Espagnol, Anthony Perez and Soumaya El Arbaoui for their periodic assistance in field and laboratory work. Funding was provided for this project to D. Monti by the Agence Française pour la Biodiversité.

II. Modulation dans l'organisation de réseaux trophiques à l'aval de rivières en Guadeloupe

II.1 Introduction

La Basse-Terre de Guadeloupe est une petite île volcanique tropicale qui a une zone montagneuse naturelle en son centre et une concentration des activités anthropiques sur les zones de plaine et sur la côte, en périphérie. L'aval des rivières est donc un lieu soumis à de fortes pressions anthropiques, notamment celles dues aux pollutions d'origine agricole et urbaine. La plupart des rivières sont de petites tailles (une dizaine de kilomètres tout au plus) et dotée d'une forte pente à l'amont qui diminue progressivement vers l'aval. Les embouchures de ces rivières peuvent se regrouper en deux catégories : 1) les embouchures très réduites (moins de 500 m de long), les eaux y sont stratifiées avec l'eau douce située en surface et l'eau de mer au fond et sont souvent adjacentes à une zone urbaine ; 2) les embouchures avec une section aval plus longue (plus d'un kilomètre) qui serpente entre des zones agricoles puis des forêts marécageuses ou encore des mangroves. Dans les deux cas, ces rivières abritent une macrofaune majoritairement diadrome. Ces espèces ont un cycle de vie commun incluant un retour en eau douce pour leur métamorphose suite à une croissance larvaire en eau salée (Keith 2003, McDowall 2010, Watanabe *et al.* 2013). Cette métamorphose a lieu à l'embouchure d'une rivière, c'est une phase délicate où les individus vont pour la plupart passer d'une vie pélagique à une vie benthique et changer de mode de nutrition. Les sources de nourritures autochtones dans ces rivières sont limitées, elles sont presque exclusivement représentées par un biofilm épilithique qui se développe sur les roches (Lefrançois *et al.* 2011, Monti *et al.* 2018). Les sources allochtones proviennent principalement des feuilles des ripisylves qui composent une litière fraîche ou en

décomposition dans les zones lentes de la rivière (Coat *et al.* 2009, Lefrançois *et al.* 2011).

Les feuilles se retrouvent également fragmentées dans la matière organique dérivante.

L'objectif de ce segment d'étude est de comparer les niches trophiques des espèces dans l'aval des rivières. Pour traiter ces questions, nous utilisons les analyses d'isotopes stables qui fournissent des informations quantitatives sur l'utilisation des ressources et de l'habitat pour définir une niche écologique (Newsome *et al.* 2007). Ces méthodes sont largement utilisées dans les écosystèmes aquatiques car elles enregistrent les régimes alimentaires des espèces (Fry & Davis 2015) et sont puissantes pour évaluer l'écologie trophique des animaux (Layman *et al.* 2012). Ces outils nous permettent de mettre en évidence des différences dans le fonctionnement écologique des écosystèmes en liaison avec les ressources basales des réseaux trophiques.

II.2 Matériels et Méthodes

II.2.1 Sites d'étude

L'étude se déroule dans trois rivières de Guadeloupe situées sur la Basse-Terre, la partie montagneuse et volcanique de l'île. Ces rivières appartiennent à la même région hydrographique et leur embouchure se déverse au sud-est de la Basse-Terre (Fig. 3.6). Les trois rivières appartiennent à différentes catégories d'embouchure : l'embouchure de la rivière Pérou a la plus grande ouverture (environ 200 m) avec une profondeur réduite, le premier radier qui correspond à la station échantillonnée est située à 500 m de la mer (catégorie 1) ; l'embouchure de Grand Carbet a une ouverture petite (environ 50 m) et avec une zone profonde mais le premier radier est à 200 m de la mer (catégorie 1) ; l'embouchure de la rivière Moreau est située dans une forêt marécageuse, l'embouchure a une ouverture étroite (environ 25 m) et profonde mais la pente à l'aval de la rivière est faible et constitue une zone

saumâtre étendue (catégorie 2). Le premier radier est à 1,6 km de la mer (étoile dans la Fig. 3.6 et photos des stations Fig. 1.3). Les stations étudiées lors de la section précédente (Chap. 3.I) sont indiquées par des points, pour information (Fig. 3.6).

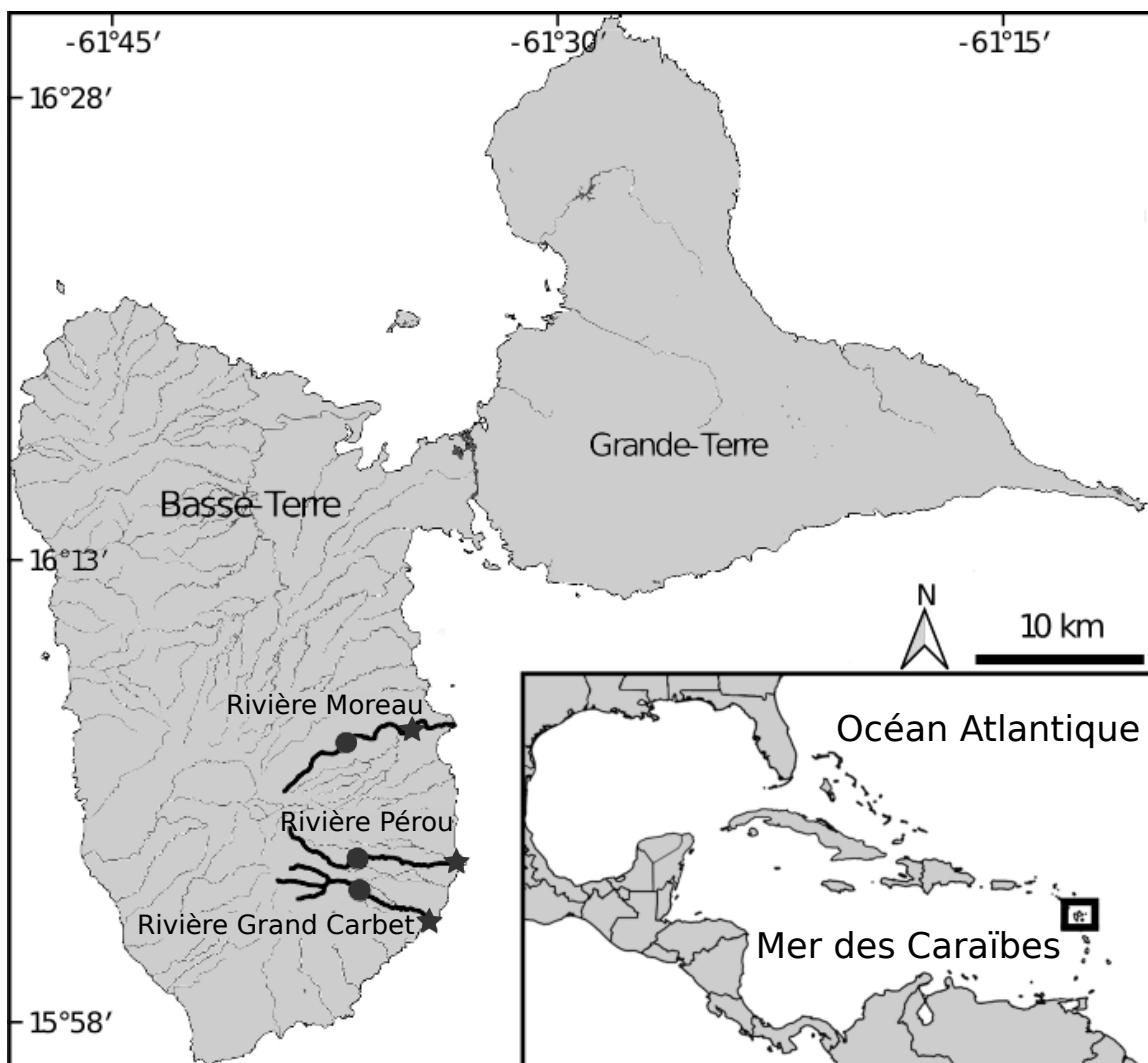


Figure 3.6 : Carte de Guadeloupe avec les rivières échantillonnées (ligne en gras) et la localisation des stations aval étudiées (étoile) et celles au niveau des prises d'eau (point).

II.2.2 Collecte des échantillons et analyses isotopiques

Les spécimens de poissons et crustacés sont collectés par pêche électrique (Deka 3000 electrofisher, Deka-Gerätebau, Germany) entre Février et Juin 2017 (Tab. 1) ainsi que la collecte des sources de nourriture réalisées. Le biofilm épilithique a été brossé sur des roches

de milieu rapide et de milieu lent ($n = 2*3$ échantillons, un échantillon correspond au biofilm issu du brossage de cinq roches), des feuilles fraîches et en décomposition ont été prélevées dans les zones de dépôt du lit de la rivière ($n = 2*3$ échantillons) et la matière organique en suspension a été piégée à l'aide de filet à planctons (mailles de 64 µm) posés dans la veine de courant principale de la rivière pendant 2h ($n = 2$ échantillons). Les échantillons de biofilm et de matière dérivante ont été fixés sur des filtres en fibre de verre GF/F Whatmann (porosité : 0,7 µm). Tous les échantillons ont été congelés à -80°C en attendant leur préparation pour les analyses isotopiques.

II.2.3 Préparations et analyses isotopiques

Les protocoles utilisés pour la préparation des échantillons ainsi que la méthodologie et les paramètres des analyses sont identiques à ceux appliqués aux échantillons des stations aval et amont des prises d'eau, détaillés dans la section précédente (Chap 3.I ; Annexe 1).

II.2.4 Analyses des données

Les données concernant les animaux ont été traitées selon deux approches : à l'échelle de la communauté et à l'échelle des groupes fonctionnels ou trophiques. Pour l'étude des communautés, les niches isotopiques sont construites à partir des moyennes calculées pour chaque groupe rassemblant les individus d'une même espèce et d'un même stade ontogénique. Pour l'étude des groupes fonctionnels, les niches isotopiques sont construites séparément à partir des valeurs isotopiques des individus regroupés par groupes fonctionnels : les herbivores, les filtreurs & herbivore-détritivores, les crevettes omnivores-prédatrices et les poissons omnivores-prédateurs (Tab. 3.2).

										Groupes fonctionnels			
										Herbivores / Filtrateurs - herbivores détritivores /	Omnivores crevettes / Omnivores poissons		
Sicydiinae	Eleotridae	Mugilidae	Atyidae	Xiphocarididae	Palaemonidae								
Spl	Spu	SpuJ	Epe	Amo	Ain / AinJ	Asc / AscJ	Mpo	Xel	Mfa / MfaJ	Mhe / MheJ	Mcr		
Grand Carpet	72 (8)	73 (4)	252 (14)	23 (3)	0 (0)	0 (0) / 6 (6)	83 (3) / 50 (2)	1243 (3)	7 (2)	76 (3) / 289 (3)	25 (6) / 28 (6)	4 (3)	0 (0)
Pérou	10 (4)	0 (0)	49 (3)	19 (7)	51 (1)	0 (0) / 0 (0)	68 (3) / 13 (3)	151 (5)	524 (3)	62 (4) / 280 (6)	11 (0) / 13 (1)	2 (1)	14 (0)
Moreau	35 (3)	136 (6)	6 (9)	2 (2)	1 (1)	0 (0) / 0 (0)	12 (3) / 2 (0)	735 (6)	78 (2)	102 (6) / 286 (6)	0 (0) / 0 (0)	1 (0)	2 (1)

Table 3.2 : Nombre d'individus pêchés et analysés (nombre entre parenthèses) par espèce et stade ontogéniques pour les trois stations aval. (Gobiidae : Sicydiinae : *Sicydium plumieri* (*Spl*), *Sicydium punctatum* (*Spu*) et *Sicydium* spp juvéniles (*SpuJ*) ; Eleotridae : *Eleotris perniger* (*Epe*) ; Mugilidae : *Agonostomus monticola* (*Amo*) ; Atyidae : *Atya innocous* adultes (*Ain*) et juvéniles (*AinJ*), *Atya scabra* adultes (*Asc*) et juvéniles (*AscJ*) et *Micratya poeyi* (*Mpo*) ; Xiphocarididae : *Xiphocaris elongata* (*Xel*) ; Palaemonidae : *Macrobrachium faustum* adultes (*Mfa*) et juvéniles (*MfaJ*), *Macrobrachium heterochirus* adultes (*Mhe*) et juvéniles (*MheJ*), *Macrobrachium crenulatum* (*Mcr*) et *Macrobrachium acanthurus* (*Mca*)).

Pour chaque station, les études ont été menées aux deux échelles en utilisant le module SIBER (SIBER, v. 2.1.3 ; Jackson et al. 2011) fonctionnant sous environnement R 3.5.1 (R Development Core Team 2008) qui génèrent des ellipses bayesiennes standard bivariées (SEs) équivalents d'écart-types. Leur aire (aire de l'ellipse standard, SEA) est utilisée comme indicateur des ressources les plus communément utilisées par la population (Layman & Allgeier 2012). Elles ont été estimées par une approche robuste de probabilités fréquentistes avec une correction appliquée pour les échantillons de petite taille (SEA_C ; Jackson et al. 2011) et des comparaisons directes par paires ont été effectuées.

Pour déterminer la similarité des compositions isotopiques entre communautés ou groupes fonctionnels, un recouvrement entre ellipses a été calculé et exprimé en proportion relative du total des aires des niches isotopiques (les aires d'ellipse standard cumulative pour les deux groupes).

Les données concernant les sources de nourriture ne répondant pas aux prérequis du modèle utilisé sur les animaux, ces données ont été décrites dans un espace isotopique bidimensionnel $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ pour mettre en évidence graphiquement les similarités et disparités des sources de nourriture entre rivières.

II.3 Résultats

II.3.1 Comparaison des sources de nourriture

Les données concernant les sources collectées en amont et utilisées dans la section précédente (Chap. 3.I) sont présentées, pour comparaison (Fig. 3.7). Les sources des trois rivières se distribuent dans un espace isotopique plus ou moins large en fonction de la rivière. La tendance générale observée est un déplacement vers des valeurs plus négatives en carbone et en azote en remontant le gradient altitudinal. Les différences les plus marquées sont observées entre l'embouchure et les stations situées au niveau de la prise d'eau pour le biofilm de milieu lent (BL) sur les rivières Pérou et Moreau (BL : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -3,5\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1,9\text{\textperthousand}$ et BR : $\Delta\delta^{13}\text{C} = +0,3\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1,0\text{\textperthousand}$ de l'embouchure à l'amont PE ; symboles verts Fig. 3.7a pour la rivière Pérou ; BL : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -8,1\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -2,4\text{\textperthousand}$ et BR : $\Delta\delta^{13}\text{C} = +4,5\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -3,2\text{\textperthousand}$ de l'embouchure à l'amont PE ; symboles oranges Fig. 3.7a pour la rivière Moreau). Les compositions isotopiques des biofilms de milieux lent et rapide (BR) apparaissent par contre regroupées sur la rivière du Grand Carbet. Leurs compositions isotopiques présentent un faible déplacement entre l'aval et l'amont (BL : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -2,2\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = +1,7\text{\textperthousand}$ et BR : $\Delta\delta^{13}\text{C} = +0,6\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0,6\text{\textperthousand}$ de l'embouchure à l'amont de la PE ; symboles bleus Fig. 3.7a). Dans les stations des trois rivières, les compositions isotopiques des feuilles fraîches (FF) se distinguent et sont dans une gamme de valeur $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives et $\delta^{15}\text{N}$ plus positives que celles des feuilles en décomposition (FT). Sur la rivière du Grand Carbet, les FF et FT de l'embouchure et de l'aval PE se distribuent dans un espace isotopique similaire,

celles de l'amont PE sont les plus appauvries en azote (FF : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -0,3\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -3,2\text{\textperthousand}$ et FT : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -1,8\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -3,0\text{\textperthousand}$ de l'aval PE à l'amont PE ; symboles bleus Fig. 3.7b). Sur la rivière Pérou, les compositions isotopiques des FF et FT sont plus proches entre l'aval PE et l'amont PE qu'avec l'embouchure (FF : $\Delta\delta^{13}\text{C} = +0,3\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -4,2\text{\textperthousand}$ et FT : $\Delta\delta^{13}\text{C} = +1,2\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -3,2\text{\textperthousand}$ de l'embouchure à l'aval PE ; symboles verts Fig. 3.7b). A l'inverse, sur la rivière Moreau, il n'y a pas de tendance générale qui ressorte entre les différentes stations (symboles orange Fig. 3.7b).

Sur la rivière du Grand Carbet, la matière dérivante a été prélevée sur les trois stations, sa composition isotopique similaire entre l'aval et l'amont PE valide le choix de ne faire qu'un prélèvement à l'échelle de la prise d'eau. Sur les trois rivières, la composition isotopique de la matière dérivante présente le même déplacement dans l'espace isotopique, vers des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ plus négatives de l'embouchure vers l'amont (Grand Carbet : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -2,8\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1,9\text{\textperthousand}$; Pérou : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -2,9\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -1,9\text{\textperthousand}$; Moreau : $\Delta\delta^{13}\text{C} = -4,6\text{\textperthousand}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = -21\text{\textperthousand}$ de l'embouchure à l'amont PE ; respectivement symboles bleus, verts et oranges Fig. 3.7c). L'examen de ces compositions isotopiques montre une bonne discrimination des sources entre matière allochtone et autochtone (feuille et biofilm, respectivement) et un recouvrement partiel entre litière et matière dérivante.

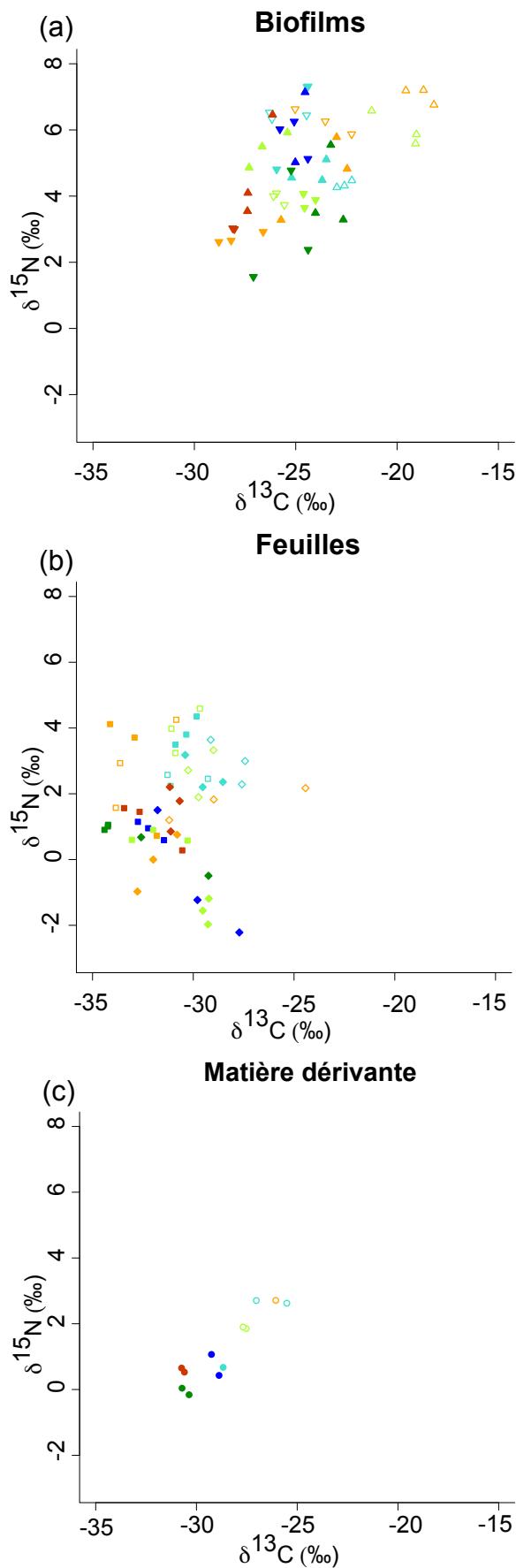


Figure 3.7 : Biplots des sources de nourriture des rivières Grand Carbet (bleu), Pérou (vert) et Moreau (orange). Symboles ouverts = station aval ; symboles pleins clairs = station aval prise d'eau ; symboles pleins foncés = station amont prise d'eau. Les biofilms de milieu lent (triangle pointe en haut), biofilms de milieu rapide (triangle pointe en bas), feuilles fraîches (losange), feuilles décomposées (carré) et matière dérivante (rond).

II.3.2 Richesse spécifique

La richesse spécifique en aval regroupe douze espèces de poissons et crustacés, avec deux stades ontogéniques (adultes et juvéniles) pour les espèces les plus abondantes (Tab. 3.2). Un certain nombre d'individus ont été utilisés pour analyser leur composition isotopique en carbone et en azote (nombres entre parenthèses, Tab. 3.2). Ces espèces représentent la majorité de la diversité de la macrofaune des rivières de Guadeloupe. Les poissons sont représentés par quatre espèces issus de trois familles : les Gobiidae *Sicydium plumieri* et *Sicydium punctatum*, benthiques herbivores ; la famille des Eleotridae est représentée par *Eleotris perniger*, benthique prédateur ; et celle des Mugilidae est représentée par *Agonostomus monticola*, omnivore opportuniste. Les crustacés, quant à eux, sont représentés par trois familles regroupant huit espèces : Les Atyidae *Atya innocous*, *Atya scabra* et *Micratya poeyi*, filtreuses et détritivores herbivores ; la famille des Xiphocarididae représentée par l'espèce *Xiphocaris elongata*, détritivore de litière végétale ; et celle des Palaemonidae représentée par *Macrobrachium faustum*, *Macrobrachium heterochirus*, *Macrobrachium crenulatum* et *Macrobrachium acanthurus*, tous omnivores opportunistes, détritivores et prédateurs. La station aval de Grand Carbet accueille la plus grande abondance toutes espèces confondues, la densité y est la plus forte pour les Sicydiinae, les Eleotridae et les Atyidae. Les stations aval de Pérou et Moreau présentent une abondance totale similaire mais les espèces dominantes y sont différentes : la rivière Pérou présente la plus faible abondance de Sicydiinae mais les plus fortes abondances de Mugilidae et Xiphocarididae, tandis que la rivière Moreau a une abondance intermédiaire en Sicydiinae et la plus faible en *Atya spp.*

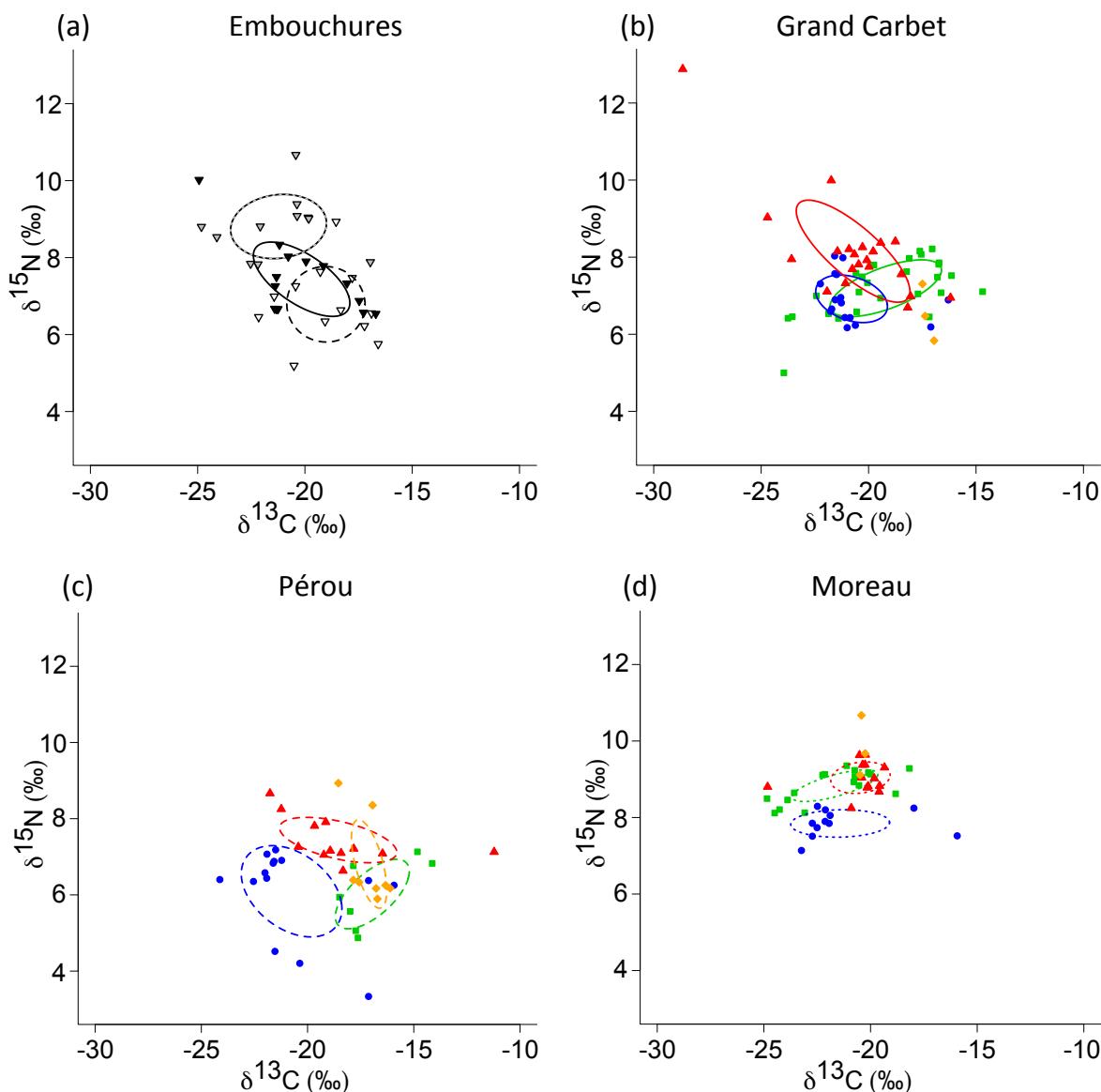


Figure 3.8 : Ellipses des trois communautés entières (a) et des groupes fonctionnels (b à d) par rivière. Pour a : chaque point est la valeur moyenne $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de tous les individus appartenant à la même espèce et au même stade ontogénique sur les rivières Grand Carbet (triangle noir et ligne pleine), Pérou (triangle blanc et ligne tiret) et Moreau (triangle gris et ligne pointillée). Pour b à d : chaque point représente les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ d'un individu coloré selon le groupe fonctionnel, herbivore (carré vert), filtreur et détritivore (rond bleu), omnivore (triangle rouge) et poisson prédateur (losange orange).

II.3.3 Comparaison des communautés

Les communautés aval des rivières Moreau et Pérou se distribuent dans deux espaces isotopiques distincts (Fig. 3.8a), il n'y a pas de recouvrement de l'aire de leur ellipse

standard : la communauté de la rivière Moreau s'organise sur les plus fortes valeurs $\delta^{15}\text{N}$ et les plus faibles valeurs $\delta^{13}\text{C}$, à l'inverse de celle de la rivière Pérou qui est décalée vers les plus faibles valeurs $\delta^{15}\text{N}$ et les plus fortes valeurs $\delta^{13}\text{C}$. La communauté de l'aval de la rivière du Grand Carbet présente une composition isotopique intermédiaire mais plus proche de celle de la rivière Pérou (recouvrement avec Moreau = 8,1 % ; recouvrement avec Pérou = 33,4 %). Ces trois communautés ont une ellipse standard de surface comparable (Grand Carbet : SEAc = 5,5 ‰² ; Pérou : SEAc = 6,1 ‰² ; Moreau : 6,3 ‰² ; Fig. 3.9a).

II.3.4 Comparaison des groupes fonctionnels

Pour chaque rivière, la distribution des ellipses standards (SE) des groupes fonctionnels sont différentes mais se forment autour d'un patron commun (Fig. 3.8b, c, d). Les omnivores occupent les valeurs azotées les plus fortes et les poissons, les valeurs carbonées les plus faibles. Sur les rivières Grand Carbet et Pérou, il n'y a pas de tendance générale qui ressorte de la forme et de l'orientation des ellipses. L'ellipse des herbivores est partiellement recouverte avec celles des filtreurs (recouvrement = 32,3 %) et des crevettes omnivores (recouvrement = 17,8 %) (Fig. 3.8b). Sur la rivière Moreau, les ellipses ont par contre toutes une orientation horizontale concentrées sur les plus hautes valeurs azotées, les variations s'opèrent essentiellement sur l'axe carboné.

L'analyse comparative des SEA des différents groupes fonctionnels entre les trois rivières confirme l'originalité de la rivière Moreau, avec une contraction de l'ellipse standard des herbivores ($\text{SEA}_{\text{C}} = 1,9 \text{ ‰}^2$) et de celle des crevettes omnivores ($\text{SEA}_{\text{C}} = 1,9 \text{ ‰}^2$) significativement plus faibles que celles des mêmes groupes sur les rivières Grand Carbet (probabilité de différence : 99,9 % pour les herbivores et 100 % pour les crevettes omnivores ; étoile Fig. 3.9d) et Pérou (probabilité de différence : 96,5 % pour les herbivores et 98,9 %

pour les crevettes omnivores ; étoile Fig. 3.9d). Sur la rivière Pérou, on observe une dilatation de la SEA des filtreurs ($SEA_C = 8,7 \text{ \%o}^2$) qui est significativement plus grande que celle des rivières Grand Carbet (probabilité de différence = 99,6 %) et Moreau (probabilité de différence = 99,8 %), qui ne sont pas significativement différente l'une de l'autre (Fig. 3.9c).

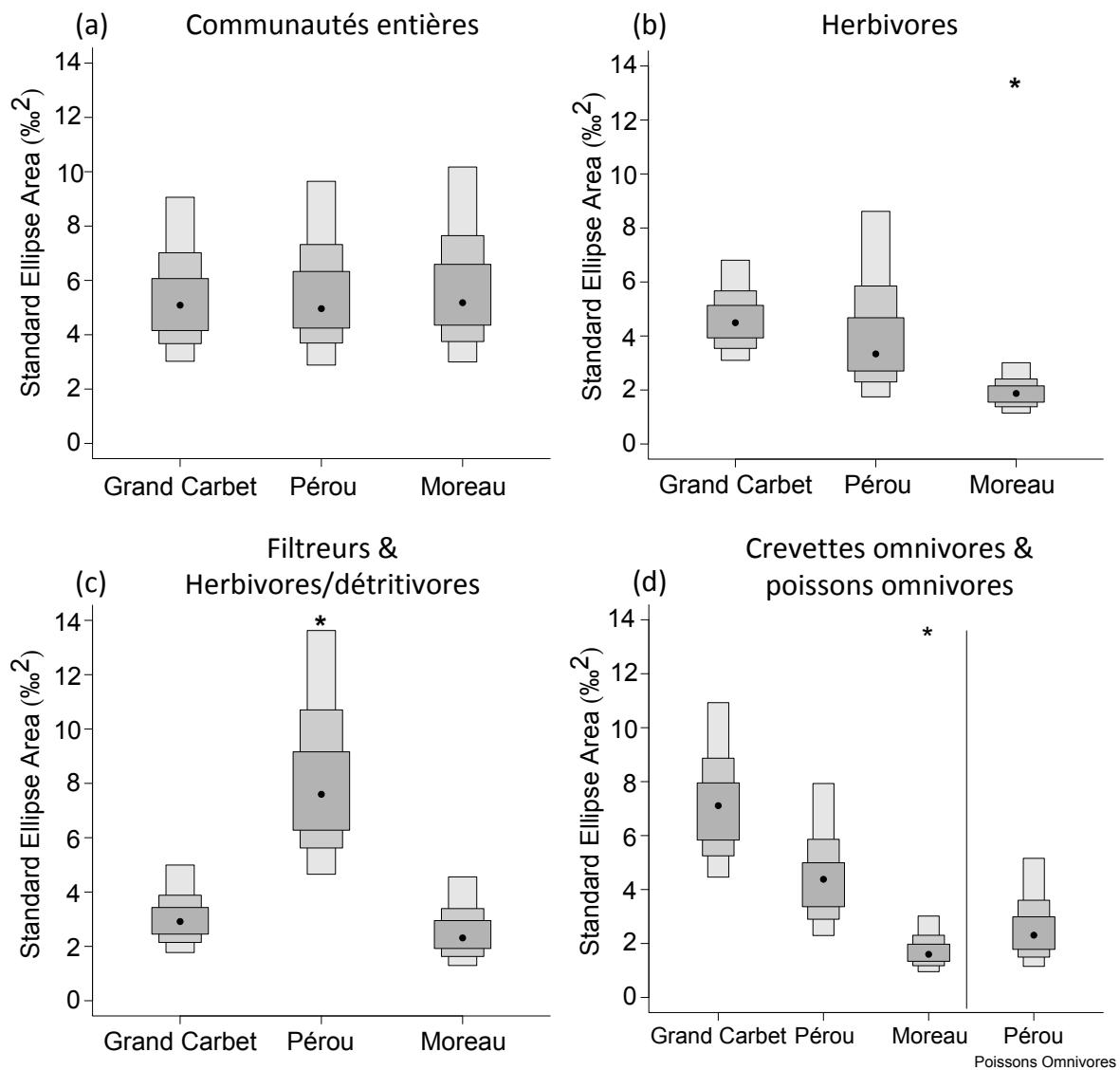


Figure 3.9 : Aires des ellipses standard pour les communautés spécifiques (a) et pour chaque groupe fonctionnel (b à d) des trois rivières. L'étoile indique une probabilité de différence supérieure à 95 %.

II.4 Discussion

Dans les trois rivières étudiées, les mêmes sources de nourriture ont été collectées sur trois stations distribuées selon un gradient altitudinal, depuis l'aval jusqu'à l'amont de l'ouvrage majeur construit sur la rivière. Les feuilles et la matière dérivante présentent une tendance similaire le long des trois rivières, on observe un déplacement vers un appauvrissement du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ avec l'augmentation de l'altitude et de la distance à la mer reflétant à la fois le gradient naturel d'influence terrestre (diminution du carbone) et une meilleure qualité des milieux (diminution de l'azote). Parmi les sources, le biofilm de milieux lent et rapide présente une tendance similaire sur les rivières Pérou ($\Delta\delta^{13}\text{C}=-1,6\text{\textperthousand}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}=-1,5\text{\textperthousand}$ entre l'embouchure et l'amont) et Moreau ($\Delta\delta^{13}\text{C}=-6,3\text{\textperthousand}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}=-2,8\text{\textperthousand}$ entre l'embouchure et l'amont). Par contre sur la rivière du Grand Carbet, l'espace isotopique occupé par les biofilms varie peu avec le gradient altitudinal ($\Delta\delta^{13}\text{C}=-0,8\text{\textperthousand}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}=+0,5\text{\textperthousand}$ entre l'embouchure et l'amont). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ moyennes du biofilm se dispersent entre -19‰ et -28‰ selon les stations et les rivières, ce qui est cohérent avec la bibliographie (-21‰ dans une rivière de Guadeloupe, Coat *et al.* 2009 ; ou -22‰ à -27‰ le long du continuum d'une rivière à Porto Rico, March & Pringle 2003). Les valeurs azotées ($\delta^{15}\text{N}$) moyennes se situent entre 3 ‰ et 7 ‰, avec les plus fortes valeurs correspondant à l'aval des rivières reflétant l'influence du changement des milieux et de l'anthropisation. Ces valeurs sont cohérentes avec celles de Ribot *et al.* (2012) qui ont rapporté des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de biofilm augmentant de l'amont vers l'aval soumis à des effluents d'une station d'épuration.

Dans les trois rivières, les mêmes familles animales ont été collectées, dans un contexte de richesse spécifique et d'abondances différentes mais avec une diversité de sources de carbone identique. Seules les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient fortement. La rivière Moreau a la communauté d'espèces avec les plus hauts niveaux trophiques pourtant les prédateurs n'y ont pas une place

prépondérante par rapport aux communautés des rivières Pérou et Grand Carbet. Ces divergences de niveau trophique sont donc à mettre en relation avec les compositions isotopiques des sources, et notamment du biofilm épilithique, qui a des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées sur la rivière Moreau. Les facteurs tels que les pollutions agricoles ou anthropiques induisent un enrichissement azoté des algues (Corbisier *et al.* 2006, Coat *et al.* 2009, Mazumder *et al.* 2015). Dans cette rivière, l'augmentation des niveaux azotés pour toutes les espèces s'accompagne d'une contraction des ellipses standard, pouvant se traduire par une moins bonne utilisation des ressources.

III. Conclusions des analyses isotopiques

La comparaison des communautés et des groupes fonctionnels des trois rivières étudiées souligne l'influence des caractéristiques locales sur la structure générale des réseaux trophiques. Les espèces des rivières de Guadeloupe, majoritairement amphidromes, doivent effectuer leur recrutement dans une embouchure pour ensuite entamer leur montaison et recoloniser jusqu'aux milieux d'altitude. L'embouchure de la rivière est donc le lieu clé où se déroule la métamorphose de tous ces individus, leur nourrissage, mais est également celui qui concentre les différentes pollutions du bassin versant. Les analyses réalisées dans le cadre de cette thèse mettent en évidence des disparités dans la structure du réseau trophique qui, malgré sa simplicité, apparaît réactive, ainsi que sur les flux de matière soutenant la biodiversité. L'analyse des compositions isotopiques des sources de nourriture, notamment des biofilms, met en avant l'intérêt de l'utilisation des isotopes stables pour interpréter les différences observées sur l'ensemble du réseau trophique. Les pollutions anthropiques impactant les embouchures sont visibles à travers un enrichissement azoté des biofilms qui se répercute ensuite sur celui des espèces herbivores et sur l'ensemble de la communauté. Ces pollutions pourraient être une explication à la moindre abondance des différentes espèces sur la rivière Moreau, comme supposée par Jenkins *et al.* (2010) les cours d'eau dégradés perturbent les paramètres chimiques propices au déplacement des espèces amphidromes.

La comparaison de ces résultats entre les trois rivières indique que la rivière du Grand Carbet est la plus homogène sur son cours présentant une diversité stable de sources carbonées et des impacts anthropiques limités sur ses habitats (pollution limitée à l'aval et environnement naturel au niveau de la prise d'eau). La prise d'eau ne semble pas impacter l'organisation trophique des communautés de cette rivière. La rivière Pérou présente une diversité des

sources carbonées qui augmente à l'amont de la prise d'eau, cette plus large gamme de nourriture améliore la durabilité du rôle écologique de chaque espèce et augmente la résilience du système. Les réseaux trophiques des habitats d'aval (aval de prise d'eau ou aval lointain) sont dégradés par la pollution ou par la réduction de la ressource en eau par rapport à ceux de l'amont : la prise d'eau a donc des effets sur l'organisation trophique dans cette rivière malgré son environnement naturel comme sur la rivière du Grand Carbet. La rivière Moreau, quant à elle, présente les plus faibles abondances par espèces, les plus petites SEA des groupes fonctionnels et leurs plus grands déplacements dans l'espace isotopique. Ces résultats mettent en évidence une rivière dont les habitats sont dégradés de l'aval à l'amont. La prise d'eau de cette rivière malgré sa hauteur de chute très faible (0,1m) impacte fortement l'organisation trophique de l'écosystème.

IV. Références du Chapitre 3

- ACKERMAN, P. A., J. D. MORGAN, and G. K. IWAMA. 2005. Anesthetics. In CCAC Guidelines on: the care and use of fish in research, teaching and testing. Supplement to the Canadian Council on Animal Care Guidelines. 94p.
- BARBEYRON, C., E. LEFRANÇOIS, D. MONTI, P. KEITH, and C. LORD. 2017. Gardening behaviour of *Sicydium punctatum* (Gobioidei: Sicydiinae): in vitro experiments in the context of chlordcone pollution in Guadeloupe Island rivers. *Cybium* 41: 85–92.
- BEARHOP, S., C. E. ADAMS, S. WALDRON, R. A. FULLER, and H. MACLEOD. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73: 1007–1012.
- BENCHETRIT, J., and J. D. McCLEAVE. 2016. Current and historical distribution of the American eel *Anguilla rostrata* in the countries and territories of the Wider Caribbean. *ICES J. Mar. Sci.* 73: 122–134.
- BENSTEAD, J. P., J. G. MARCH, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecol. Appl.* 9: 656–668.
- BIGGS, B. J. F., and M. E. CLOSE. 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshw. Biol.* 22: 209–231.
- CENEVIVA-BASTOS, M., C. G. MONTAÑA, C. M. SCHALK, P. B. CAMARGO, and L. CASATTI. 2017. Responses of aquatic food webs to the addition of structural complexity and basal resource diversity in degraded neotropical streams. *Austral Ecol.* 42: 908–919.
- COAT, S., D. MONTI, C. BOUCHON, and G. LEPOINT. 2009. Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshw. Biol.* 54: 1028–1041.
- COONEY, P. B., and T. J. KWAK. 2013. Spatial extent and dynamics of dam impacts on tropical island freshwater fish assemblages. *Bioscience* 63: 176–190.
- COPLEN, T. B. 2011. Guidelines and recommended terms for expression of stable-isotope-ratio and gas-ratio measurement results. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25: 2538–2560.
- CORBISIER, T. N., L. S. H. SOARES, M. A. V. PETTI, E. Y. MUTO, M. H. C. SILVA, J. MCCLELLAND, and I. VALIELA. 2006. Use of isotopic signatures to assess the food web in a tropical shallow marine ecosystem of Southeastern Brazil. *Aquat. Ecol.* 40: 381–390.

- COVICH, A. P., T. A. CROWL, and F. N. SCATENA. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshw. Biol.* 48: 1199–1206.
- COVICH, A. P., M. A. PALMER, and T. A. CROWL. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *Bioscience* 49: 119–127.
- DUDGEON, D. 1999. Tropical asian streams: zoobenthos, ecology and conservation Hong Kong. John Wiley & Sons, Ltd. 844p.
- FIÈVET, E., S. DOLEDEC, and P. LIM. 2001a. Distribution of migratory fishes and shrimps along multivariate gradients in tropical island streams. *J. Fish Biol.* 59: 390–402.
- FIÈVET, E., L. TITO DE MORAIS, A. TITO DE MORAIS, D. MONTI, and H. TACHET. 2001b. Impacts of an irrigation and hydroelectric scheme in a stream with a high rate of diadromy (Guadeloupe, Lesser Antilles): Can downstream alterations affect upstream faunal assemblages? *Arch. fur Hydrobiol.* 151: 405–425.
- FREEMAN, M. C., C. M. PRINGLE, E. A. GREATHOUSE, and B. J. FREEMAN. 2003. Ecosystem-level consequences of migratory faunal depletion caused by dams. *Am. Fish. Soc. Symp.* 35: 255–266.
- FRY, B., and J. DAVIS. 2015. Rescaling stable isotope data for standardized evaluations of food webs and species niches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 528: 7–17.
- GREATHOUSE, E. A., C. M. PRINGLE, and J. G. HOLMQUIST. 2006. Conservation and management of migratory fauna: dams in tropical streams of Puerto Rico. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 16: 695–712.
- JACKSON, A. L., R. INGER, A. C. PARRELL, and S. BEARHOP. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80: 595–602.
- JENKINS, A. P., S. D. JUPITER, I. QAUQUA, and J. ATHERTON. 2010. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20: 224–238.
- KEITH, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J. Fish Biol.* 63: 831–847.
- KUPILAS, B., N. FRIBERG, B. G. MCKIE, M. A. JOCHMANN, A. W. LORENZ, and D. HERING. 2016. River restoration and the trophic structure of benthic invertebrate communities across 16 European restoration projects. *Hydrobiologia* 769: 105–120.
- LAMARQUE, P. 1990. Electrophysiology of fish in electric fields. In developments in electric

- fishing. pp. 4–33, ed. I. G. Cowx, Oxford: Fishing News Books.
- LAU, D. C. P., K. M. Y. LEUNG, and D. DUDGEON. 2009. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 426–439.
- LAYMAN, C. A., and J. E. ALLGEIER. 2012. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: A case study of the invasive lionfish in the Bahamas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 448: 131–141.
- LAYMAN, C. A., M. S. ARAUJO, R. BOUCEK, C. M. HAMMERSCHLAG-PEYER, E. HARRISON, Z. R. JUD, P. MATICH, A. E. ROSENBLATT, J. J. VAUDO, L. A. YEAGER, D. M. POST, and S. BEARHOP. 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* 87: 545–562.
- LAYMAN, C. A., D. A. ARRINGTON, C. G. MONTAÑA, and D. M. POST. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure ? *Ecology* 88: 42–48.
- LAYMAN, C. A., J. P. QUATTROCHI, C. M. PEYER, and J. E. ALLGEIER. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol. Lett.* 10: 937–944.
- LEFRANÇOIS, E., S. COAT, G. LEPOINT, N. VACHIÉRY, O. GROS, and D. MONTI. 2011. Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands. *Fish. Manag. Ecol.* 18: 211–220.
- LEFRANÇOIS, E., D. MONTI, C. LORD, J.-M. MORTILLARO, P. J. LOPEZ, and P. KEITH. 2014. Indicateurs diatomiques multi-espèces dans les Antilles : Une illustration en Guadeloupe sur des peuplements épilithiques consommés par des poissons. In 33ème Colloque de l'Association des Diatomistes de Langue Française. Clermont-Ferrand, France, 7-10 October 2014.
- MACKENZIE, R. A. 2008. Impacts of riparian forest removal on Palauan streams. *Biotropica* 40: 666–675.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE, and F. N. SCATENA. 2003. Damming tropical island streams: Problems, solutions, and alternatives. *Bioscience* 53: 1069.
- MARCH, J. G., and C. M. PRINGLE. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica* 35: 84–93.
- MAZUMDER, D., N. SAINTILAN, B. ALDERSON, and S. HOLLINS. 2015. Inputs of anthropogenic nitrogen influence isotopic composition and trophic structure in SE Australian

- estuaries. Mar. Pollut. Bull. 100: 217–223.
- MAZUMDER, D., R. J. WILLIAMS, L. WEN, N. SAINTILAN, and C. T. WALSH. 2016. Impoundment constraint of fish niche diversity in a temperate Australian river. Hydrobiologia 771: 195–206.
- MCDOWALL, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. Rev. Fish Biol. Fish. 7: 443–462.
- MCDOWALL, R. M. 2010. Why be amphidromous: Expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? Rev. Fish Biol. Fish. 20: 87–100.
- MONTI, D., E. LEFRANÇOIS, C. LORD, J.-M. MORTILLARO, P. J. LOPEZ, and P. KEITH. 2018. Selectivity on epilithic diatom consumption for two tropical sympatric gobies : *Sicydium punctatum* Perugia, 1986 and *Sicydium plumieri* (Bloch, 1786). Cybium 3: 1–9.
- MYERS, G. S. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allien terms for migratory fishes. Copeia 2: 89–97.
- NEWSOME, S. D., C. RIO, MARTINEZ DEL, S. BEARHOP, and D. L. PHILLIPS. 2007. A niche for isotope ecology. Front. Ecol. Environ. 5: 429–436.
- PRINGLE, C. M. 1997. Exploring how disturbance is transmitted upstream: Going against the flow. J. North Am. Benthol. Soc. 16: 425–438.
- PRINGLE, C. M., and G. A. BLAKE. 1994. Quantitative effects of atyid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: Use of electricity for experimental exclusion. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1443–1450.
- RIBOT, M., E. MARTÍ, D. VON SCHILLER, F. SABATER, H. DAIMS, and T. J. BATTIN. 2012. Nitrogen processing and the role of epilithic biofilms downstream of a wastewater treatment plant. Freshw. Sci. 31: 1057–1069.
- SMITH, G. C., A. P. COVICH, and A. M. D. BRASHER. 2003. An ecological perspective on the biodiversity of tropical island streams. Bioscience 53: 1048–1051.
- SVANBÄCK, R., M. QUEVEDO, J. OLSSON, and P. EKLÖV. 2015. Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. Oecologia 178: 103–114.
- TURNER, T. F., M. L. COLLYER, and T. J. KRABBENHOFT. 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. Ecology 91: 2227–2233.
- WALKER, M. K., E. A. YANKE, and W. H. GINGERICH. 1994. Use of electronarcosis to

- immobilize juvenile and adult northern pike. *Progress. Fish-Culturist* 56: 237–243.
- WATANABE, S., M. IIDA, C. LORD, P. KEITH, and K. TSUKAMOTO. 2013. Tropical and temperate freshwater amphilidromy: A comparison between life history characteristics of Sicydiinae, ayu, sculpins and galaxiids. *Rev. Fish Biol. Fish.* 24: 1–14.
- XU, J., M. ZHANG, and P. XIE. 2008. Stable isotope changes in freshwater shrimps (*Exopalaemon modestus* and *Macrobrachium nipponensis*): Trophic pattern implications. *Hydrobiologia* 605: 45–54.

CHAPITRE 4 : LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DES SOURCES DE NOURRITURE : FACTEUR CLÉ DE LA MONTAISON DES AMPHIDROMES

Ce chapitre présente les résultats des analyses lipidiques menées sur la rivière du Grand Carbet. Les données traitées concernent les différentes espèces pêchées ainsi que les sources de nourriture collectées sur la station située en aval, proche de l'embouchure, et sur la station située en amont direct de la prise d'eau (Fig. 4.1). Les analyses ont été menées selon deux segments de réflexion, le premier compare les compositions lipidiques de trois espèces de crustacés prédateurs opportunistes ou suspensivores et de leurs sources de nourriture entre l'aval et l'amont de la rivière : **I. Upstream migration of amphidromous species in a Caribbean river: potential importance of altitudinal difference of food quality.** Le second segment correspond à la même approche menée sur deux espèces de poissons sympatriques : **II. Un enrichissement en acides gras essentiels vers l'amont : le cas des Sicydiinae.**

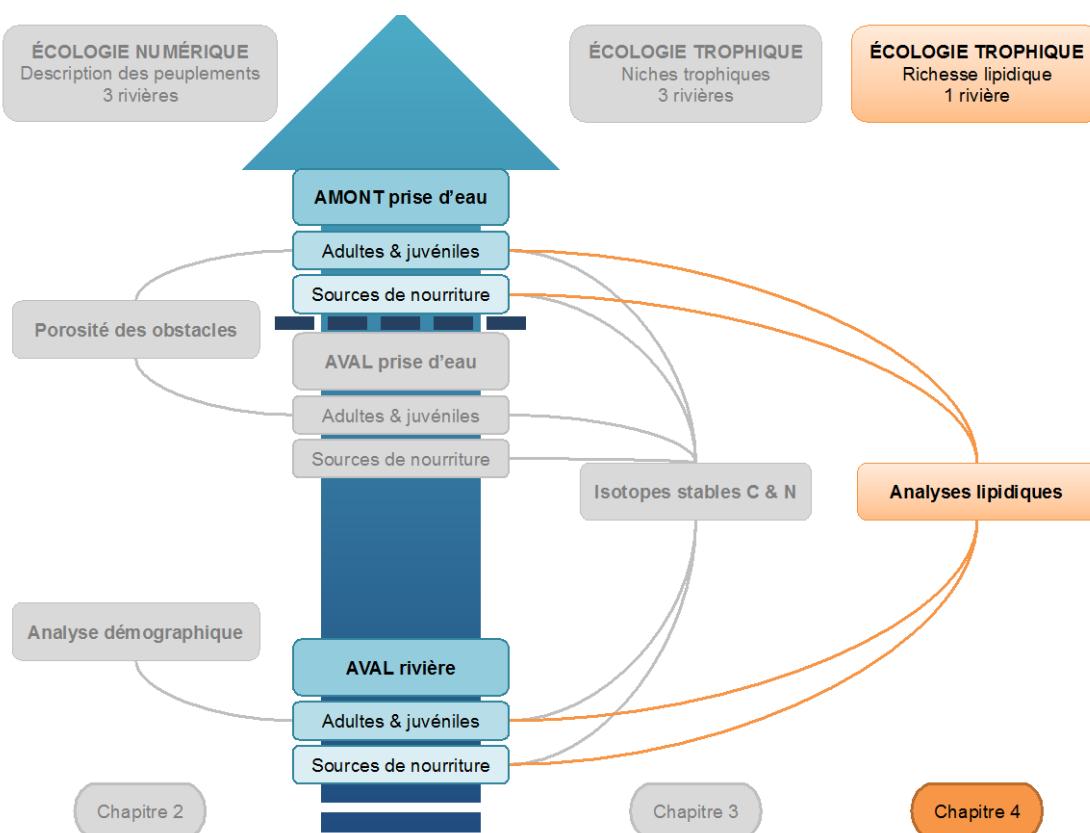


Figure 4.1 : Schéma des niveaux d'approche utilisés lors de la thèse. La flèche bleue représente le sens de migration des individus diadromes durant la montaison. En orange : compartiments utilisés pour les analyses lipidiques et présentés dans ce chapitre.

Attendus théoriques et méthodes utilisées

Cette seconde étude d'écologie trophique est basée sur les analyses lipidiques, c'est-à-dire l'étude des acides gras. L'étude des acides gras est intéressante car ce sont des biomarqueurs de la valeur nutritionnelle des sources de nourriture (Sargent *et al.* 1999, Wallis *et al.* 2002), ils permettent donc de mettre en évidence les flux de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques aquatiques. Les interprétations sont focalisées sur les acides gras fortement insaturés qui représentent la qualité nutritionnelle de la nourriture car ils sont impliqués dans de nombreux processus physiologiques et ne sont pas bio-synthétisés (Das *et al.* 2007), les animaux doivent donc les trouver dans leur nourriture. Au total, 100 échantillons ont été analysés (40 de nourriture et 60 d'animaux). Le protocole employé est un protocole standard pour les analyses lipidiques (Folch *et al.* 1957). Les échantillons ont été séchés et broyés, les lipides ont été extraits par un mélange de chloroforme/méthanol. Pour les animaux, les acides gras ont été séparés en 2 classes, puis ils ont été méthylés et injectés en chromatographie gazeuse pour les quantifier et les identifier. Au final, 160 chromatogrammes ont été traités (l'ensemble du protocole est détaillé et illustré en Annexe 2). L'objectif de cette étude est de mettre en évidence la subsidiarité aval-amont des flux d'énergie et de transfert de matière, à l'échelle des sources de nourriture, des crustacés et des poissons. L'hypothèse sous-jacente est l'existence d'un gradient altitudinal d'enrichissement en acides gras essentiels des sources de nourriture et des animaux vers l'amont, résultant d'une meilleure qualité du milieu dans les zones amont qu'à l'aval.

I. Upstream migration of amphidromous species in a Caribbean river: potential importance of altitudinal difference of food quality

Frotté Lou¹, Bec Alexandre², Hubas Cédric³, Perrière Fanny², Cordonnier Sébastien¹, Bezault Etienne¹ and Monti Dominique¹

¹ Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université des Antilles, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, CNRS, IRD; Université des Antilles, Laboratoire de Biologie marine, 97110 Pointe-a-Pitre, Guadeloupe, France

² LMGE, BP 10448, F-63000, Clermont université, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France

³ Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, CNRS, IRD, Université des Antilles; MNHN, Station marine de Concarneau, 29900 Concarneau, France

Résumé : Les rivières des Caraïbes sont peuplées par une macrofaune native principalement diadrome qui, après une vie larvaire en eau salée (en mangrove ou en mer), retourne en eau douce pour terminer sa croissance et se reproduire. Les facteurs qui influencent la migration de ces espèces de poissons et crustacés vers l'amont sont peu connus et la qualité nutritionnelle de la nourriture pourrait être une composante essentielle, parmi la densité d'espèces, la qualité de l'habitat ou la disponibilité en nourriture. L'analyse de la composition lipidique des sources de nourriture et de celle des consommateurs permet d'évaluer la qualité nutritionnelle de ces sources ainsi que l'assimilation de composés essentiels aux besoins physiologiques des animaux. L'objectif de la présente étude est donc de quantifier la qualité nutritionnelle des différentes sources alimentaires disponibles et leur assimilation par des crustacés de différents groupes fonctionnels, le long du cours d'une rivière Caribéenne

typique. Les résultats obtenus montrent l'existence d'un gradient altitudinal d'enrichissement en acide gras omega-3 à longue chaîne carbonée (acide eicosapentaenoïque ou EPA) dans différentes sources de nourriture, les biofilms d'amont et les matières dérivantes d'aval étant les plus riches. Ces gradients altitudinaux sont également retrouvés dans la composition lipidique des espèces qui s'en nourrissent. Parmi les espèces étudiées, les Atyidae, grâce à leur plasticité alimentaire, bénéficient d'un avantage écologique dans ces rivières soumises à de fortes variations hydrologiques et à de nombreuses perturbations anthropiques. Si la qualité nutritionnelle des sources alimentaires semble un facteur explicatif vraisemblable de la montaison des espèces diadromes, nos résultats soulignent l'importance du maintien de la continuité écologique le long des rivières pour le maintien de leur macrofaune.

Abstract: The Caribbean rivers are mainly inhabited by a native macrofauna with a diadromous life cycle, which after a larval phase in salt water (in mangroves or at sea), returns to fresh water to complete its growth and reproduce. The factors that influence the upstream migration of these fish or crustacean species are poorly known and the nutritional quality of food could be an essential component, among species density, habitat suitability or food availability. The analysis of lipid composition of food sources and consumers enables the nutritional quality of these sources to be assessed as well as the assimilation of compounds essential to the physiological needs of animals. The objective of the present study was to assess the nutritional quality of the different available food sources and their assimilation by crustacean consumers from different functional groups, along the drainage of a typical volcanic island river. The results obtained show the existence of an altitudinal gradient of enrichment in omega-3 long-chain carbonated fatty acid (eicosapentaenoic acid or EPA) in different food sources, with upstream biofilms and downstream drifting matters being the richest. These altitudinal gradients are also found in the lipid composition of the species

studied. The Atyidae, with their dietary plasticity, enjoy an ecological advantage in these rivers subject to strong hydrological variations and numerous anthropogenic disturbances. If nutritional quality of food source appears as a likely explanatory factor in the upstream migration of diadromous species, these elements overall underline the importance of conserving ecological continuity along the entire drainage of the rivers in order to maintain the settlement of macrofauna community.

Keywords: Essential fatty acids; tropical streams; Palaemonidae; Atyidae; biofilm; drifting matter; Caribbean Islands.

I.1 Introduction

The native freshwater macrofauna of small Caribbean islands is mainly diadromous and specifically amphidromous (Keith 2003, Lejeune *et al.* 2014, Tabouret *et al.* 2015). This corresponds to species that have to drift downstream after hatching, undergo marine larval dispersion, and after a metamorphosis in the rivermouths, migrate massively upstream to grow and reproduce (McDowall 2007). During their upstream migration, the juveniles settle at different altitudes along the river, for reasons still not completely understood, but including already proposed several potential factors as species density, habitat suitability, food availability and trophic resources (Keith 2003, Keith & Lord 2011).

Caribbean rivers are oligotrophic environments, characterized by highly hydrodynamic and shallow waters combined with marked dry and wet seasons. The autochthonous production of organic matter is low and mainly represented by an epilithic biofilm growing on wet stones (Monti *et al.* 2018), whereas a significant amount of allochthonous material coming mainly from the land (Clark *et al.* 2017), with woods, leaves and fruits from the riparian forest

(Heartsill-Scalley & Aide 2003), flows down the river. This allochthonous production can be deposited in lentic habitats as well as can be highly transferred and constitute important particulate organic drifting matter fluxes oriented to the lower parts of the river (Moyer *et al.* 2013). These elements (epilithic biofilm, leaf litter and drifting organic matter) constitute the major food sources for the benthic macrofauna (Coat *et al.* 2009, Lefrançois *et al.* 2011). This macrofauna is mostly dominated by which crustaceans represented by two families Palaemonidae and Atyidae. These two dominant families of the Caribbean rivers ecosystems have different diets: Palaemonidae are detritus feeder and opportunistic predators, with the epilithic biofilm being also a significant component of their diet (Covich *et al.* 1999, Dudgeon 1999, Coat *et al.* 2009); Atyidae are, in contrast, suspension feeders and exploit the drifting matter on fast stream flow as well as could switch to be epilithic biofilm brushers on low stream flow (Pringle & Blake 1994, Covich *et al.* 1999, Freeman *et al.* 2003).

The nutritional quality of food resources has been under-studied in Caribbean islands rivers and, given the restricted quantity of food in these hyperturbulent system (Burns & Walker 2000, Brito *et al.* 2006), this could be a significant driving force for upstream migration of species. The nutritional quality of food resources can be approached by the analysis of their lipid content, in particular by studying the composition of polyunsaturated fatty acids (PUFAs) which are crucial for their roles in inter-cellular communication or molecular transport during the growth and the development of fish and invertebrates (Sargent *et al.* 1999, Wallis *et al.* 2002). Aquaculture studies highlighted that eicosapentaenoic acid (EPA, 20:5ω3) is one of the essential PUFAs determining the growth and the survival of the postlarvae of tropical palaemonid *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) (D’Abramo & Sheen 1993, Tidwell *et al.* 1997, Cavalli *et al.* 1999, Das *et al.* 2007, Crab *et al.* 2010). In fact, most of the consumers are not able to biosynthesize EPA *de novo* in a sufficient

proportion to satisfy their physiological needs, so they depend on PUFAs present in their diets (Reigh & Stickney 1989, Das *et al.* 2007, Arts *et al.* 2009).

The objectives of this study were to assess the nutritional quality of the available food resources and its reflection in the lipid composition of the macrofauna in typical tropical volcanic island rivers. To achieve these objectives, we studied the fatty acid composition of the five major food sources in the river: the epilithic biofilm from slow (*i*) and highly (*ii*) dynamic habitats, fresh (*iii*) and decomposed (*iv*) leaf litter and drifting matter (*v*), and in three crustacean species representative of the macrofauna: two Palemonidae *Macrobrachium faustinum* (de Saussure 1857), *Macrobrachium heterochirus* (Wiegmann 1836) and one Atyidae *Atya innocous* (Herbst 1881). Additionally these analyses of lipid composition of both sources and macro-crustacean were conducted along the watershed, from far downstream, near the entrance of the river on the primary settlement area for these migratory diadromous species, to upstream, representing a naturally flowing environment in the most pristine possible situation.

I.2 Materials and Methods

I.2.1 Study sites

The study was conducted in the Grand Carbet river, which is typical of the rivers encountered in volcanic Caribbean islands, with a small mouth and a rapidly increasing slope that induces shallow waters and highly hydrodynamic streams (Fig 4.2). This river, located in the Basse-Terre Island of Guadeloupe, has one major concrete structure built for water abstraction in its riverbed. Two stations were chosen to compare the lipids compositions of food sources and organisms: one located downstream, on the first freshwater riffle zone, which concentrates anthropogenic disturbances reducing the river's flow and relict riparian forest with modified

habitats (star in Fig. 4.2) and one located upstream, above the water intake structure, which represents a preserved area typical of middle altitude aquatic habitats, with a preserved natural flow and a well developed natural riparian forest: this situation representing the most pristine possible environment (circle in Fig. 4.2).

I.2.2 Sampling

The three studied crustacean species were selected as being the ones both found along the entire continuum of the river and the most abundant. The species were collected by electrofishing (Deka 3000 electrofisher, Deka-Gerätebau, Germany) during the dry season from mid-March to early April 2017. After capture and direct identification, the animals specimens retained for analysis were sacrificed and directly placed in liquid nitrogen on the field, and therefore in the lab transferred into -80°C freezer before biometry and preparation for fatty acids analysis. For each species, three adults and three juveniles, with similar sizes for each ontogenetic stage (Table 4.2), were sampled. The five food sources were sampled at each site: epilithic biofilm, fresh and decomposed leaf litter and drifting particulate organic matter. The epilithic biofilm was scraped off stones from low and high current habitats, the litter of fresh and decomposed leaves was hand-picked from the river, and the drifting matter was caught by a plankton net (64µm mesh size) in the main current flow of the river during 2h (Table 4.1). The biofilm and the drifting matter were filtered through GF/F Whatman glass filters (0.7µm porosity). All food sources samples were kept on liquid nitrogen during the field campaign, then frozen at -80°C before preparation for fatty acids analysis.

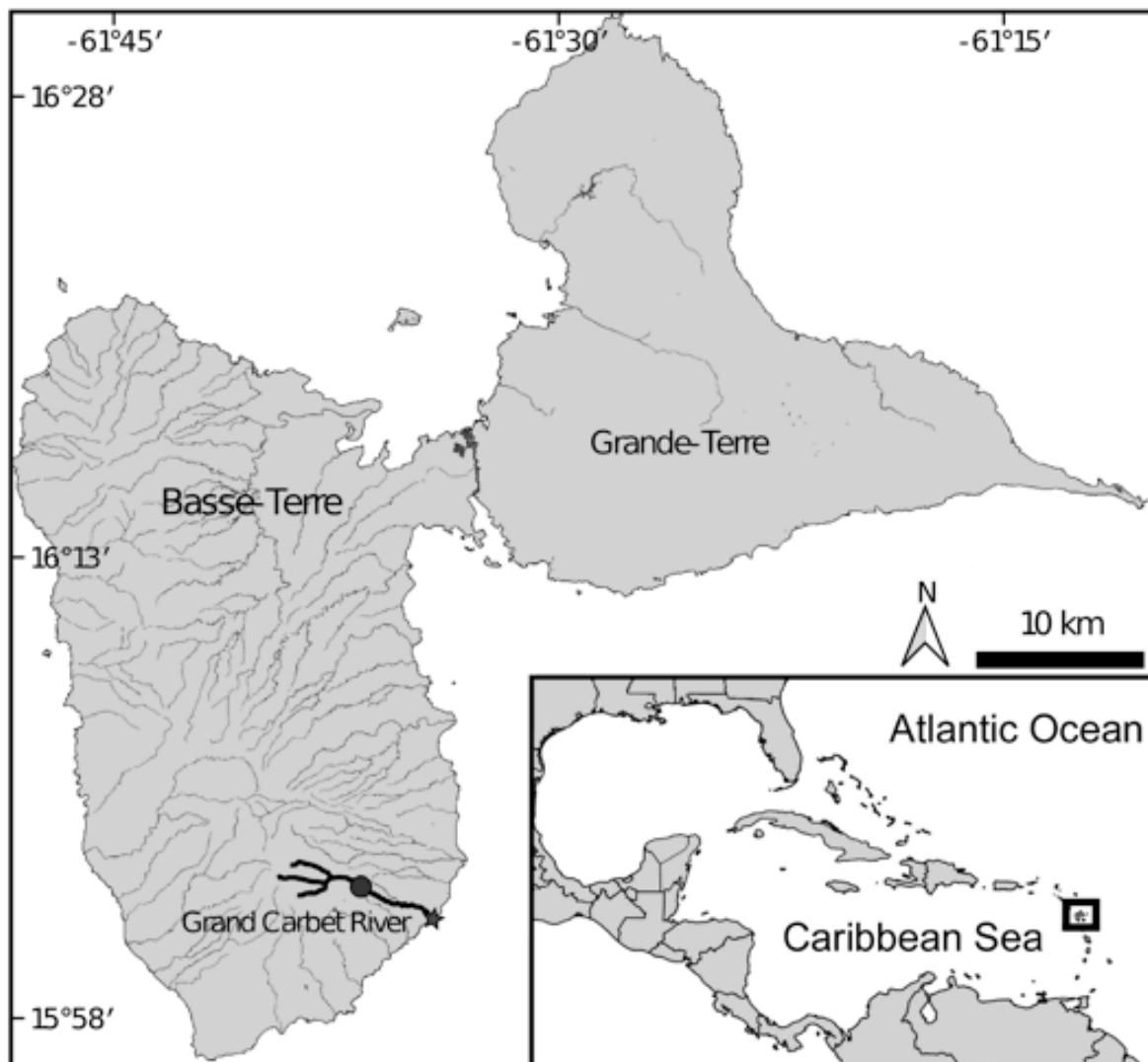


Figure 4.2: Map of Guadeloupe with the sampled river (bold line) and study sites, downstream (star) and upstream (dot) the river.

I.2.3 Ethics

The capture of the juveniles and the adults of crustaceans was done directly on the field, using non-chemical anesthesia. The main advantages of electroanesthesia over chemical anesthetics include faster induction and recovery times (Ackerman *et al.* 2005). Electroanesthesia was done with direct current (DC) because alternating current is known for long to be the most damaging wave form to fish (Lamarque 1990, Walker *et al.* 1994). The device was equipped

with a 12-V DC shocking circular anode covered with a net, powered by a motorcycle battery. The shock was set on the minimum output voltage and a time of 15 to 30 seconds. The very low water conductivity of the river combined with these parameters of intensity of the electric field and duration of the shock caused only anodotaxis, a few seconds transient electronarcosis and no electrotetany. The animals were identified and counted in a minute and released immediatly in the river directly downstream the sampling point, with no withdrawal time. At this moment, few of them were set aside for fatty acid analyses and sacrificed by immediate freezing on a liquid nitrogen bed to maintain the chemical characteristics of their lipid content.

I.2.4 Preparation and fatty acid analysis

Fatty acid (FA) analyses of food sources were performed on triplicate samples for each category of biofilm as well as leaf litter and duplicate samples for drifting matter (protocol detailed in appendix 2). FAs analyses of animals were performed on triplicate individual shrimp based on muscle samples. All samples were lyophilized and weighed before total lipid extraction using a chloroform/methanol mixture (2:1 v/v) following the method of Folch *et al.* (1957). Total lipids extracts from animal samples were splitted into neutral lipid (NL) and polar lipid (PL) with solid phase extraction column (Strata®-NH₂ 500mg, Phenomenex®) using the method of Kaluzny *et al.* (1985). Fatty acids of total lipids extracts from food sources and FAs of NL and PL extracts from animal samples were converted into fatty acid methyl esters (FAMEs) after the addition of non-methylated 13:0 and 23:0 as internal standards by acid catalysed trans-esterification according to a modified protocol of Christie (1982) (4% H₂SO₄ in methanol at 75°C for 2h). FAMEs analysis was carried out on a gas chromatograph (Agilent technologies™ 6850) equipped with a capillary column DB-WAX (J&W Scientific) and flame ionization detector (250°C, split injection; carrier gas: helium;

oven temperature rise from 150 to 250°C at 3°C.min⁻¹ with 15min hold). FAMEs were quantified using internal standards (13:0 and 23:0) and identified by comparing retention times with those obtained from standards (37 component FAME Mix and BAME Mix from Supelco® and other FAME from Larodan®). The identification of FAMEs was confirmed by analysis with a gas chromatograph mass spectrometer (Agilent technologies™ 6850 GC 5975B VL MSD).

The results were calculated on the composition of all detected FAs in percentage from FAs weight on the dry weight of the sample ($\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ DW) and from FAs weight on the weight of Carbon ($\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ C) for biofilm and drifting matter samples. These results are expressed in total FAs for sources and separated by lipid classes (NL and PL) for consumers.

I.2.5 Data analysis

We analyzed the lipid composition of food sources and consumers. The identification of FAs is carried out by comparison between chromatograms with known FAs mixtures (Annexe 2). The FA values are presented by family: saturated fatty acids (SAFAs), monounsaturated fatty acids (MUFAs), branched FA and polyunsaturated fatty acids (PUFAs); and the essential fatty acids (EFAs) are presented individually: linoleic acid (LA, 18:2ω6), linolenic acid (LNA, 18:3ω3), arachidonic acid (ARA, 20:4ω6), eicosapentaenoic acid (EPA, 20:5ω3) and docosahexaenoic acid (DHA, 22:6ω3). We focused on the EPA levels for altitudinal comparisons. Considering consumer organisms, analyses were conducted at the species and at separated ontogenetic stages levels, additionally analyses were also conducted at the functional group level, considering both Palaemonidae, *Macrobrachium faustum* and *Macrobrachium heterochirus* pooled, as detritus feeder and predator, and the Atyidae, *Atya innocous*, as suspension feeder. Mean and standard deviation were calculated for replicates

and significant differences were tested between sites and between ontogenetic stages using Student t-test. When hypotheses of variance homogeneity or data normality were not accepted, we used the Waerden non-parametric test. All tests were performed with packages ade4 (Dray & Dufour 2007) and vegan (Oksanen *et al.* 2019) with R 3.5.1 (R Development Core Team 2008).

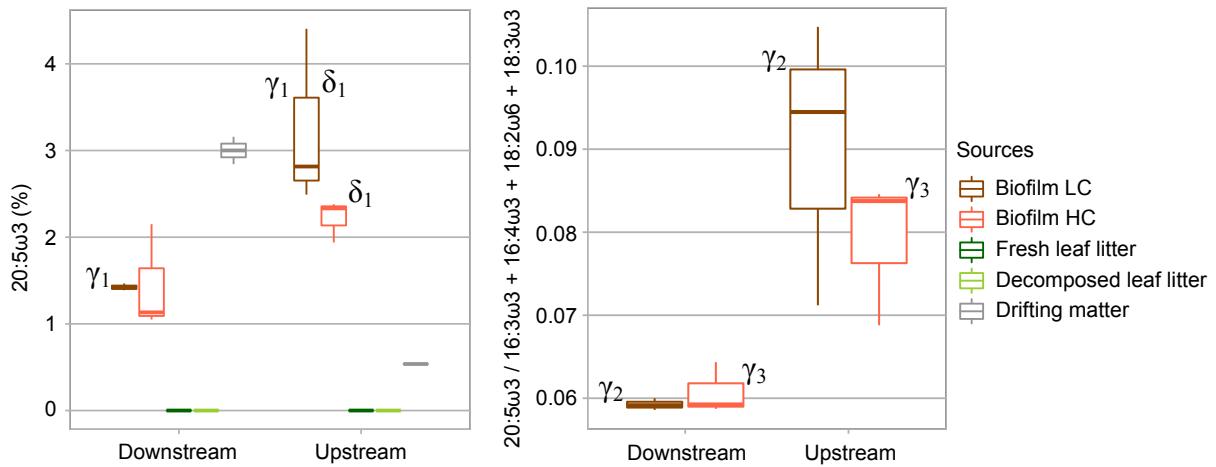


Figure 4.3: Percentage of 20:5ω3 and the ratio 20:5ω3 / (16:3ω3 + 16:4ω3 + 18:2ω6 + 18:3ω3) in food sources from downstream and upstream sites of Grand Carbet river. Biofilm LC: biofilm from low current habitat; Biofilm HC: biofilm from high current habitat. The symbols γ and δ indicate respectively a significant difference ($p < 0.05$) between downstream and upstream mean values for the same food source and a significant difference between biofilms LC and HC for the same station (Waerden test).

$\mu\text{g FA mg}^{-1}$ C or $\mu\text{g FA mg}^{-1}$ DW Fatty acid (%)	Biofilm LC			Biofilm HC			Fresh leaf litter			Decomposed leaf litter			Drifting matter		
	Downstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Downstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Downstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Downstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Downstream $n = 3$	Upstream $n = 3$	Downstream $n = 2$	Upstream $n = 2$	Upstream $n = 1$	
SFAFA	53.5 ± 0.9	56.7 ± 7.0	54.1 ± 2.4	55.6 ± 1.9	45.6 ± 1.7	54.1 ± 2.0	62.8 ± 1.7	65.9 ± 4.0	57.6 ± 0.6	57.6 ± 0.6	65.9 ± 4.0	57.6 ± 0.6	48.0		
MUFA	23.5 ± 1.5	24.1 ± 3.0	26.5 ± 1.2	26.9 ± 2.8	5.5 ± 0.6	9.6 ± 0.4	7.0 ± 0.6	8.5 ± 1.6	20.4 ± 2.0	20.4 ± 2.0	20.4 ± 2.0	20.4 ± 2.0	23.8		
PUFA	20.1 ± 1.3	16.4 ± 4.9	16.6 ± 3.1	13.5 ± 4.2	45.1 ± 1.0	32.5 ± 1.1	26.2 ± 1.2	21.7 ± 2.2	18.7 ± 2.0	18.7 ± 2.0	18.7 ± 2.0	18.7 ± 2.0	27.0		
Branched FA	2.9 ± 0.2	2.7 ± 0.3	2.9 ± 0.1	3.9 ± 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4 ± 0.6	1.1	
LA (18:2ω6)	4.9 ± 0.1	3.2 ± 0.5	4.8 ± 0.5	3.3 ± 0.7	11.9 ± 1.2	7.6 ± 0.2	8.7 ± 0.4	9.3 ± 1.1	7.8 ± 1.0	7.8 ± 1.0	7.8 ± 1.0	7.8 ± 1.0	23.0		
LNA (18:3ω3)	9.8 ± 0.9	5.1 ± 2.4	7.5 ± 1.8	4.3 ± 2.5	33.2 ± 0.2	24.9 ± 1.3	17.5 ± 1.1	12.4 ± 1.1	5.7 ± 0.5	5.7 ± 0.5	5.7 ± 0.5	5.7 ± 0.5	2.4		
ARA (20:4ω6)	0.7 ± 0.1	1.2 ± 0.3	0.5 ± 0.1	1.1 ± 0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2 ± 0.0	0.7	
EPA (20:5ω3)	1.4 ± 0.0	3.2 ± 1.0	1.4 ± 0.6	2.2 ± 0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	3.0 ± 0.2	0.5	
DHA (22:6ω3)	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.0 ± 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
EPA / (16:3ω3 + 16:4ω3 + LA + LNA)	0.1 ± 0.0	0.4 ± 0.2	0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Table 4.1 Fatty acid compositions (% of total fatty acid weight) in total lipids from food sources (mean ± SD). Biofilm LC: biofilm from low current habitat; Biofilm HC: biofilm from high current habitat. SFAFA: saturated fatty acids; MUFA: monoinsaturated fatty acids; PUFA: polyinsaturated fatty acids; LA: linoleic acid; LNA: linolenic acid; ARA: arachidonic acid; EPA: eicosapentaenoic acid; DHA: docosahexaenoic acid.

	<i>M. faustum</i> - Adult		<i>M. heterochirus</i> - Adult		<i>M. faustum</i> - Juvenile		<i>M. heterochirus</i> - Juvenile		<i>Atya innocous</i> - Juvenile	
	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream
Size (TL, mm)	n = 3	n = 2	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3
µg FA mg ⁻¹ DW	53.0 ± 7.5	53.5 ± 4.9	44.9 ± 8.1	56.3 ± 6.7	23.3 ± 3.5	28.3 ± 2.5	23.0 ± 5.8	31.7 ± 5.7	26.5 ± 5.8	28.3 ± 3.8
NEUTRAL LIPIDS										
Fatty acid (%)	3.8 ± 1.1	3.0 ± 0.1	6.6 ± 0.9	3.3 ± 1.8	7.4 ± 1.7	4.1 ± 0.9	7.7 ± 3.1	4.4 ± 1.3	3.6 ± 0.8	1.2 ± 0.1
SAFA	45.7 ± 3.6	43.9 ± 3.7	41.2 ± 3.6	43.7 ± 1.9	56.4 ± 4.2	51.1 ± 5.9	66.4 ± 3.2	47.0 ± 5.3	57.2 ± 2.9	55.1 ± 2.1
MUFA	25.6 ± 1.0	24.5 ± 0.9	24.8 ± 1.3	20.9 ± 3.4	15.3 ± 2.3	17.1 ± 2.3	12.8 ± 1.5	17.7 ± 3.2	15.0 ± 1.7	20.8 ± 1.1
PUFA	27.7 ± 2.9	30.7 ± 5.2	32.7 ± 4.1	33.5 ± 1.3	26.3 ± 2.3	30.4 ± 3.8	19.2 ± 1.7	33.9 ± 2.3	25.6 ± 1.2	19.4 ± 0.8
Branched FA	1.1 ± 0.2	0.9 ± 0.6	1.3 ± 0.4	1.9 ± 0.2	2.0 ± 0.4	1.4 ± 0.2	1.6 ± 0.1	1.3 ± 0.1	2.2 ± 0.2	4.7 ± 0.4
LA (18:2ω6)	11.5 ± 1.0	14.0 ± 6.2	7.3 ± 0.3	7.4 ± 1.5	6.5 ± 1.3	6.3 ± 3.4	4.3 ± 0.4	7.5 ± 1.4	5.3 ± 0.7	6.2 ± 0.4
LNA (18:3ω3)	3.5 ± 0.5	2.7 ± 0.5	7.2 ± 3.7	5.7 ± 3.3	5.2 ± 1.6	3.4 ± 1.4	2.3 ± 0.1	3.9 ± 0.1	2.8 ± 0.9	2.8 ± 0.7
ARA (20:4ω6)	0.2 ± 0.2	—	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1	—	0.1 ± 0.0	—	—
EPA (20:5ω3)	4.0 ± 0.8	5.6 ± 0.3	8.2 ± 1.5	8.9 ± 2.6	6.2 ± 0.5	9.8 ± 0.9	5.7 ± 0.8	10.5 ± 0.2	6.6 ± 0.1	3.1 ± 0.2
DHA (22:6ω3)	0.7 ± 0.4	0.7 ± 0.5	2.1 ± 0.5	0.9 ± 0.3	1.2 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.1 ± 0.4	2.5 ± 0.1	1.0 ± 0.1
POLAR LIPIDS										
µg FA mg ⁻¹ DW	18.2 ± 1.0	22.3 ± 0.5	18.2 ± 4.0	18.0 ± 3.3	22.2 ± 1.8	16.4 ± 2.0	17.7 ± 3.5	16.5 ± 1.0	13.1 ± 0.9	8.7 ± 0.9
Fatty acid (%)	33.8 ± 0.5	34.9 ± 1.2	33.8 ± 0.2	38.0 ± 3.2	35.0 ± 0.9	44.4 ± 3.9	36.5 ± 2.0	41.1 ± 1.2	40.7 ± 1.1	40.7 ± 1.1
SAFA	38.0 ± 6.4	24.4 ± 2.1	22.6 ± 0.3	23.9 ± 2.6	19.8 ± 2.0	22.4 ± 3.4	20.1 ± 1.5	17.9 ± 1.2	20.1 ± 2.1	19.0 ± 0.3
MUFA	37.1 ± 4.3	43.2 ± 1.1	40.6 ± 2.6	45.8 ± 2.0	38.8 ± 1.4	44.2 ± 2.4	37.0 ± 2.8	42.9 ± 0.7	39.2 ± 1.4	42.9 ± 0.5
PUFA	0.6 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0.5 ± 0.0	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.3	0.8 ± 0.1	0.5 ± 0.0	0.9 ± 0.0	1.1 ± 0.0
Branched FA	11.8 ± 0.7	13.4 ± 3.4	6.8 ± 1.4	8.0 ± 0.5	8.9 ± 1.1	8.2 ± 4.1	7.7 ± 0.8	9.6 ± 0.9	7.1 ± 0.3	8.5 ± 0.4
LA (18:2ω6)	3.2 ± 0.7	2.9 ± 0.6	4.5 ± 0.5	5.8 ± 2.1	6.0 ± 1.8	3.9 ± 0.9	3.2 ± 0.2	4.3 ± 0.6	2.7 ± 0.7	3.2 ± 0.3
LNA (18:3ω3)	9.4 ± 2.8	9.8 ± 1.8	8.1 ± 0.6	11.5 ± 2.2	7.4 ± 1.1	9.4 ± 0.7	8.1 ± 1.1	9.7 ± 1.4	8.6 ± 0.3	9.7 ± 1.5
ARA (20:4ω6)	8.2 ± 1.0	12.2 ± 0.7	13.7 ± 3.1	15.0 ± 2.0	10.7 ± 0.8	15.8 ± 2.5	11.2 ± 1.3	14.0 ± 0.7	12.7 ± 0.5	9.2 ± 0.0
EPA (20:5ω3)	1.2 ± 0.5	1.7 ± 1.2	3.6 ± 0.5	1.8 ± 0.4	2.4 ± 0.1	2.5 ± 0.9	3.1 ± 0.3	1.8 ± 0.7	6.5 ± 0.6	4.0 ± 0.2

Table 4.2: Fatty acid compositions (% of total fatty acid weight) in neutral and polar lipids of consumers from downstream and upstream sites of the Grand Carbet river (mean ± SD). SAFA: saturated fatty acids; MUFA: monoinsaturated fatty acids; PUFA: polyinsaturated fatty acids; LA: linoleic acid; LNA: linolenic acid; ARA: arachidonic acid; EPA: eicosapentaenoic acid; DHA: docosahexaenoic acid.

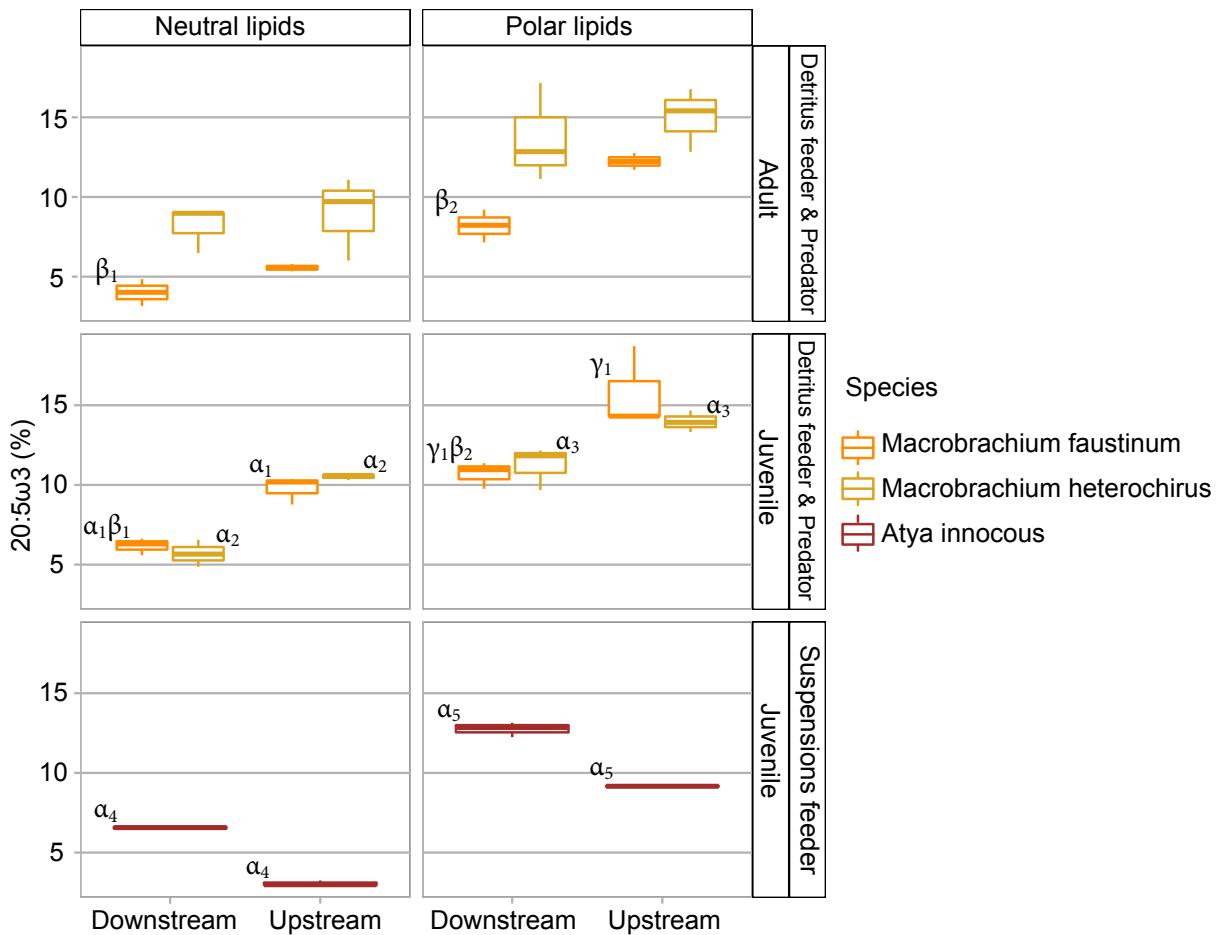


Figure 4.4: Percentage of 20:5 ω 3 (EPA) in both lipids class in the different species according to their functional group (i.e. from detritus feeders & predators and suspensions feeders) and ontogenetic stage, from downstream and upstream sites of Grand Carbet river. The symbols α and γ indicate a significant difference ($p<0.05$) between downstream and upstream mean values of 20:5 ω 3 from the same ontogenetic stage and species, the symbol β indicates a significant difference between adults and juveniles from the same station, respectively according to Student t-test (α and β) or Waerden test (γ).

I.3 Results

The leaf litter and the drifting matter samples had the highest levels of LA and LNA. At the opposite, the EPA was the dominant highly unsaturated (HUFAs) and was detected only in the epilithic biofilm and the drifting matter from both sites (Table 4.1, Fig. 4.3), and DHA were present in biofilms only at a very low level (0.2% of total FAs weight). Its trend between

both sites was opposite and revealed a significant increase upstream in biofilm originating from low current habitat ($p<0.05$), while the drifting matter decreased sharply upstream (no test possible due to too few samples). In this pristine station, the percent of EPA was higher in the biofilm samples from low current habitats than from high current habitats ($p<0.05$) and both biofilms types were similar in downstream site. The fatty acid ratio $20:5\omega 3 / (16:3\omega 3 + 16:4\omega 3 + 18:2\omega 6 + 18:3\omega 3)$ may reflect a diatom / chlorophyceae-cyanobacteria abundance ratio in our system (Table 4.1, Fig. 4.3). Here, this ratio had the highest value upstream and significantly decreased downstream for both biofilm types ($p<0.05$ for each type, LC or HC), each of them being similar in each station.

Three crustacean species were selected from two families, the Palaemonidae *Macrobrachium faustinum* and *Macrobrachium heterochirus*, which were pooled within the detritus feeder and predator functional group; and the Atyidae *Atya innocous*, which represents the suspension feeder functional group. For all individuals studied, EPA was the dominant HUFAs and was lower in neutral lipids (NL) than in polar lipids (PL) (Table 4.2, Fig. 4.4). The percent of EPA significantly increased upstream for juveniles of all species in both lipids classes (NL and PL, $p<0.05$ for all), while it was similar for adults of all species between sites. The percent of EPA were significantly higher for *M. faustinum* juveniles than adults in downstream site (NL and PL, $p<0.05$). The difference in the upstream site could not be tested because of the too small sample size. *M. heterochirus* presented similar percent of EPA between adults and juveniles for each site.

I.4 Discussion

I.4.1 Sources of essential fatty acids

Studies in aquaculture showed that arachidonic acid (ARA), eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA) were essential for the growth and survival of postlarvae and juveniles of *M. rosenbergii* (D'Abromo & Sheen 1993, Tidwell *et al.* 1997, Cavalli *et al.* 1999, Das *et al.* 2007, Crab *et al.* 2010). The ARA and EPA were present in biofilms and the drifting matter, and the DHA was present in biofilms, so the only food sources that can provide these essential fatty acids (EFAs) in this system are biofilms and the drifting matter. Previous studies have shown that the shrimp ability to elongate or desaturate the linolenic acid (LNA) to EPA is either absent or extremely limited (D'Abromo & Sheen 1993, Cavalli *et al.* 2001), so this nutritional richness of biofilm could be essential and be reflected in its widespread consumption by the macrofauna in the Caribbean rivers (March & Pringle 2003, Coat *et al.* 2009, Lefrançois *et al.* 2011). The finer comparison of other EFAs levels in the collected food sources revealed that linoleic acid (LA) and specially LNA had the highest levels in fresh and decomposed leaf litters. A study on aquatic hyphomycetes, the fungi that commonly grow on the leaf litter, showed that they do not have EPA but a large amounts of LA, which could explain the absence of EPA in fresh and decomposed leaf litters (Arce Funck *et al.* 2015). In the Caribbean rivers, the deposited litter is generally little exploited directly by the fish and crustacean species because only the crustacean *Xiphocaris elongata* (Guérin-Méneville 1855) has a mouth and appendages specialized in leaf cutting (March *et al.* 2001, March & Pringle 2003). The mechanical fragmentation of the leaf litter operated by the flow is therefore a mechanism of a really underestimated importance, since it allows the assimilation of already fragmented leaf litter, thus the entry of LA and LNA into the food chains. Adults of the species *M. faustum*, inhabiting highly depositional and low-current

environments (Monti & Gouézec 2006), are the most enriched in LA, which improves fertility and larval quality, and must absolutely be present in the diet because its *de novo* synthesis is null or very limited (Reigh & Stickney 1989, D'Abromo & Sheen 1993, Cavalli *et al.* 1999). The majority of the macrofauna encountered in the Caribbean rivers has been shown having a multi-source diet (March & Pringle 2003, Coat *et al.* 2009) and one hypothesis that can be proposed is that could be explained by the complementarity of the different single food sources in terms of essential fatty acid intake. Biofilms and drifting matter are therefore essential food sources, with the drifting matter providing terrestrial food enriched in LA and LNA for non-detritivorous species.

I.4.2 Eicosapentaenoic acid: a possible driving force for species upstream migration

The altitudinal comparison of the lipid composition of the biofilms revealed a downstream-upstream gradient of enrichment in eicosapentaenoic acid (EPA) in biofilm from low and high current habitats. A finer analysis of the proportions of fatty acids in the biofilms with the ratio $20:5\omega 3 / (16:3\omega 3 + 16:4\omega 3 + 18:2\omega 6 + 18:3\omega 3)$, increasing towards upstream, meant a higher abundance of diatoms linked to a lower abundance of chlorophyceae-cyanobacteria in upstream than downstream reaches. Other studies have also shown the prevalence of cyanobacteria downstream the rivers of Guadeloupe and of an enrichment in microalgae in high-elevated sites in Puerto Rico (March & Pringle 2003, Lefrançois *et al.* 2011). Recent *in vitro* experiments conducted on the Caribbean river epilithic biofilm of the Caribbean rivers have also shown clear changes in the diatoms composition of the biofilm in polluted conditions, such as encountered in the downstream stations (Barbeyron *et al.* 2017). Another *in vitro* experiments showed the importance of diatoms as source of EPA for consumers from temperate forested headwater streams (Crenier *et al.* 2017). Thus, diatoms, very rich in EPA, dominated the upstream biofilm, which could explain the altitudinal enrichment of the biofilm

of upstream stations in EPA. This altitudinal difference in biofilms was reflected in *Macrobrachium spp.* lipids, which were richer in EPA upstream than downstream. The *Macrobrachium spp.* feed on biofilms, leaf litter which is deprived of it, and preys such as juveniles of shrimp and fish that got EPA from biofilms; each of which constitutes one-third of their diet (based on an isotope mixing model conducted on samples from the same hydroecoregion and season, Coat *et al.* 2009). There is therefore an advantage to be in upstream habitats for species feeding on biofilm, and therefore to migrate upstream to benefit from biofilm richer in diatoms.

Conversely, we observed an inverse gradient of enrichment in EPA for the drifting matter, although our results needed to be discussed cautiously due to the very low sample size. The highest levels in EPA on the downstream drifting matter could be due to the leaching of rocks upstream by the current tearing diatoms from them. *Atya innocous*, which in addition to their ability to brush the biofilm can filter the drifting matter, had higher EPA levels downstream. This species has an important food consumption plasticity throughout hydrological seasons and habitats, filtering drifting matter in high current habitats and brushing biofilm from rocks in low current habitats (Coat *et al.* 2009, Monti & Legendre 2009), the reaches located downstream the river being generally colonized by more anthropized and/or lentic hydro-morphological facies. Their dietary plasticity, allowing them to switch from one food to another, is certainly an ecological advantage that contributes to the success of this species: the Atyidae represent the largest biomasses upstream in the rivers of Guadeloupe (Gillet 1983, Fièvet 1999b). Indeed, our results suggest that this could be an important ecological advantage in these oligotrophic systems that could optimize their dietary intake, and especially in EPA. Nutrient intakes of EPA seem to be a limiting factor in the studied systems for two reasons: (1) EPA concentrations in *Macrobrachium spp.* were very low compared to

those analyzed in palaemonid from aquaculture (Cavalli *et al.* 1999, 2001); (2) and the lower concentrations of EPA in neutral lipid than in polar lipid for juveniles of *Macrobrachium spp.* would suggest that EPA is a limiting factor.

I.4.3 The absolute necessity of maintaining an ecological continuity

Essential fatty acids for species development are present in different food sources, LA and LNA are mainly in leaf litter and drifting organic matter, while arachidonic acid, EPA and docosahexaenoic acid (DHA) are present only in biofilm and drifting matter. Moreover, our results show an altitudinal gradient in EPA richness within different food sources, which are reflected in the lipid composition of the species that feed on them. These altitudinal differences in nutritional quality are certainly to be taken into account to explain the general upstream migration behavior of diadromous species constituting of the Caribbean Island river macrofauna. Due to this altitudinal gradient in nutritional quality, the ability for upstream migration of individual or species may increase their fitness, because essential fatty acids such as EPA and DHA are in particular involved in many physiological processes such as growth, reproduction and offspring quality. These arguments raise, first, the importance of the free movement of organisms along the river to reach habitats where EPA is the most accessible for them; and second, the fundamental importance to maintain sufficient hydrological fluxes to bring matter downstream. In case of a rupture of continuity, not all species will be impacted in the same way, depending on their mode of nutrition, those with high dietary plasticity being favored in environments subjected to strong environmental variations and anthropogenic impacts, while the survival of the more stenotypic species might be impacted. The elements underline also the importance of conserving upstream habitats in good ecological condition in order to preserve their nutritional quality to maximize the

success of upstream migration and the settlement of all species along the river continuum, which is the principle of upstream-downstream subsidiarity.

Acknowledgments: This work was supported by the Agence Française pour la Biodiversité funding to D. Monti. We thank Anthony Perez and Antoine Lespagnol for their periodic assistance in fieldwork.

II. Un enrichissement en acides gras essentiels vers l'amont : le cas des Sicydiinae

II.1 Introduction

Les Sicydiinae sont des espèces amphidromes, de même que la grande majorité de la macrofaune des rivières antillaises (Tabouret *et al.* 2011, Smith & Kwak 2014a). Dans les Antilles, ce sont les seules espèces de poissons qui ont la capacité de s'établir sur l'ensemble du continuum de la rivière grâce à leur remarquable aptitude pour le franchissement des obstacles à l'aide de leur ventouse pelvienne (Keith 2003). Ce sont aussi les espèces les plus abondantes des rivières antillaises, parmi les poissons. Ces organismes sont des consommateurs primaires et plus spécifiquement broutent le biofilm épilithique qui couvre les roches inondées (Gillet 1983, Coat *et al.* 2009). Elles sont aussi très territoriales sur de petites surfaces lorsqu'elles se nourrissent, avec un comportement « jardinier » très particulier (Barbeyron *et al.* 2017), mais plus grégaires lorsqu'elles se reposent dans des habitats à courant lent ou sous les rochers.

L'importance des acide gras polyinsaturés (AGPI) pour le développement de ces espèces n'a pas été démontré mais il l'a été pour les espèces aquatiques en général (Sargent *et al.* 1999, Wallis *et al.* 2002). Des analyses lipidiques menées chez des espèces appartenant à la famille des Gobiidae soulignent leurs besoins acides gras essentiels (AGE), notamment en acides eicosapentaenoïque (EPA) et docosahexaenoïque (DHA) pour le développement nerveux et visuel des post-larves et des juvéniles (Tocher 2010, Primo *et al.* 2017). Les objectifs de cette étude ont été d'évaluer la qualité nutritionnelle des sources de nourriture disponible et leur assimilation par les espèces lors de leur installation dans la rivière. A ces fins, nous avons utilisé les analyses lipidiques pour comparer les compositions en acides gras (AG) du biofilm et des deux Sicydiinae en aval en amont d'une rivière tropicale typique des Petites Antilles.

II.2 Matériels et méthodes

Les sites étudiés ainsi que les méthodes de collecte, de préparation des échantillons, d'analyse lipidique et d'analyse des données sont identiques à ceux présentés dans la partie précédente (Chapitre 4.I.2 ; Annexe 2).

Les échantillons étudiés appartiennent aux deux espèces de Sicydiinae présentes en Guadeloupe, *Sicydium plumieri* (Bloch 1786) et *Sicydium punctatum* Perugia 1896, trois adultes et trois juvéniles de chaque espèce provenant de chaque site échantillonné ont été analysés (Table 4.3). Les biofilms de milieu lent et rapide ont également été analysés, et les informations relatives aux biofilms ont été présentées dans la section précédente (Chapitre 4.I).

Table 4.3: Composition en acides gras (% du poids des acides gras totaux) des lipides neutres et polaires des Sicydiinae (adultes et juvéniles) dans les stations aval et amont de la rivière du Grand Carbet (moyenne ± écart-type). AGS: acides gras saturés; AGMI: acides gras monoinsaturés; AGPI: acides gras polyinsaturés; LA: acide linoléique; LNA: acide linolénique; ARA: acide arachidonique; EPA: acide eicosapentaenoïque; DHA: acide docosahexaenoïque.

Taille (TL, mm)	<i>S. plumieri</i> - Adulte		<i>S. punctatum</i> - Adulte		<i>S. plumieri</i> - Juvénile		<i>S. punctatum</i> - Juvénile	
	Aval	Amont	Aval	Amont	Aval	Amont	Aval	Amont
	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3
LIPIDES NEUTRES								
µg AG mg ⁻¹ PS	1.6 ± 0.6	1.7 ± 0.7	5.3 ± 0.8	7.0 ± 2.6	4.0 ± 0.7	5.4 ± 1.6	8.5 ± 1.1	6.2 ± 1.0
Acides gras (%)								
AGS	40.5 ± 2.5	45.5 ± 2.2	46.0 ± 1.7	42.8 ± 4.0	39.1 ± 2.7	47.5 ± 1.1	55.0 ± 9.8	60.0 ± 2.4
AGMI	16.1 ± 1.3	17.0 ± 2.4	11.2 ± 1.2	14.9 ± 3.7	15.0 ± 3.0	9.4 ± 1.3	8.1 ± 0.8	6.8 ± 0.6
AGPI	38.5 ± 3.7	32.9 ± 3.0	40.0 ± 1.5	39.3 ± 1.5	43.0 ± 4.0	38.3 ± 0.8	32.2 ± 10.4	30.0 ± 2.2
AG branchés	4.9 ± 0.2	4.6 ± 1.2	2.8 ± 0.6	3.0 ± 0.7	2.9 ± 0.9	4.8 ± 0.5	4.7 ± 0.8	3.2 ± 0.5
LA (18:2ω6)	3.3 ± 0.2	3.0 ± 0.7	5.0 ± 0.1	3.8 ± 0.3	3.2 ± 0.9	2.4 ± 0.3	3.8 ± 1.3	3.1 ± 0.6
LNA (18:3ω3)	5.7 ± 1.4	6.7 ± 2.3	11.3 ± 1.5	11.8 ± 1.2	6.3 ± 2.2	7.1 ± 0.6	7.1 ± 3.2	5.1 ± 1.4
ARA (20:4ω6)	2.8 ± 1.0	2.9 ± 1.0	1.8 ± 0.4	2.3 ± 0.7	1.1 ± 0.3	1.1 ± 0.1	1.7 ± 0.2	3.6 ± 0.6
EPA (20:5ω3)	3.0 ± 0.9	2.5 ± 1.5	1.4 ± 0.1	1.8 ± 1.2	1.2 ± 0.2	0.5 ± 0.0	1.3 ± 0.2	2.6 ± 0.6
DHA (22:6ω3)	1.3 ± 0.3	1.6 ± 0.6	1.0 ± 0.2	1.2 ± 0.8	1.4 ± 0.3	1.1 ± 0.3	3.8 ± 2.9	2.3 ± 0.6
LIPIDES POLAIRES								
µg AG mg ⁻¹ PS	7.7 ± 1.5	6.7 ± 0.5	11.6 ± 1.3	13.4 ± 2.0	10.1 ± 0.9	14.0 ± 1.9	13.8 ± 1.7	10.9 ± 1.5
Acides gras (%)								
AGS	39.0 ± 5.7	36.4 ± 2.5	35.6 ± 1.0	34.5 ± 2.0	30.5 ± 1.4	38.1 ± 1.0	44.5 ± 1.6	46.9 ± 4.5
AGMI	13.9 ± 1.3	13.7 ± 0.7	12.0 ± 0.8	13.5 ± 1.8	23.4 ± 2.1	13.9 ± 1.7	12.1 ± 0.5	11.6 ± 1.7
AGPI	46.3 ± 4.6	48.9 ± 3.6	52.1 ± 1.2	51.4 ± 1.5	45.6 ± 0.7	47.1 ± 1.6	43.1 ± 1.7	41.2 ± 3.0
AG branchés	0.8 ± 0.1	1.1 ± 0.4	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.0
LA (18:2ω6)	5.0 ± 0.1	4.3 ± 2.0	8.0 ± 0.2	6.2 ± 1.2	6.4 ± 0.8	6.6 ± 0.5	5.9 ± 0.5	5.6 ± 1.0
LNA (18:3ω3)	7.6 ± 0.7	6.0 ± 3.5	9.9 ± 0.5	9.4 ± 2.5	9.0 ± 1.8	13.6 ± 2.4	7.9 ± 2.0	6.6 ± 1.8
ARA (20:4ω6)	3.4 ± 1.0	6.7 ± 1.8	2.1 ± 0.7	5.8 ± 3.8	0.7 ± 0.1	1.8 ± 0.4	1.5 ± 0.7	4.9 ± 0.0
EPA (20:5ω3)	5.5 ± 1.6	6.2 ± 3.1	2.1 ± 0.3	3.9 ± 1.9	1.4 ± 0.4	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.8	3.9 ± 1.4
DHA (22:6ω3)	1.7 ± 0.5	2.9 ± 1.0	2.2 ± 0.1	3.0 ± 1.5	2.4 ± 0.9	2.4 ± 0.5	5.5 ± 2.8	5.0 ± 0.7

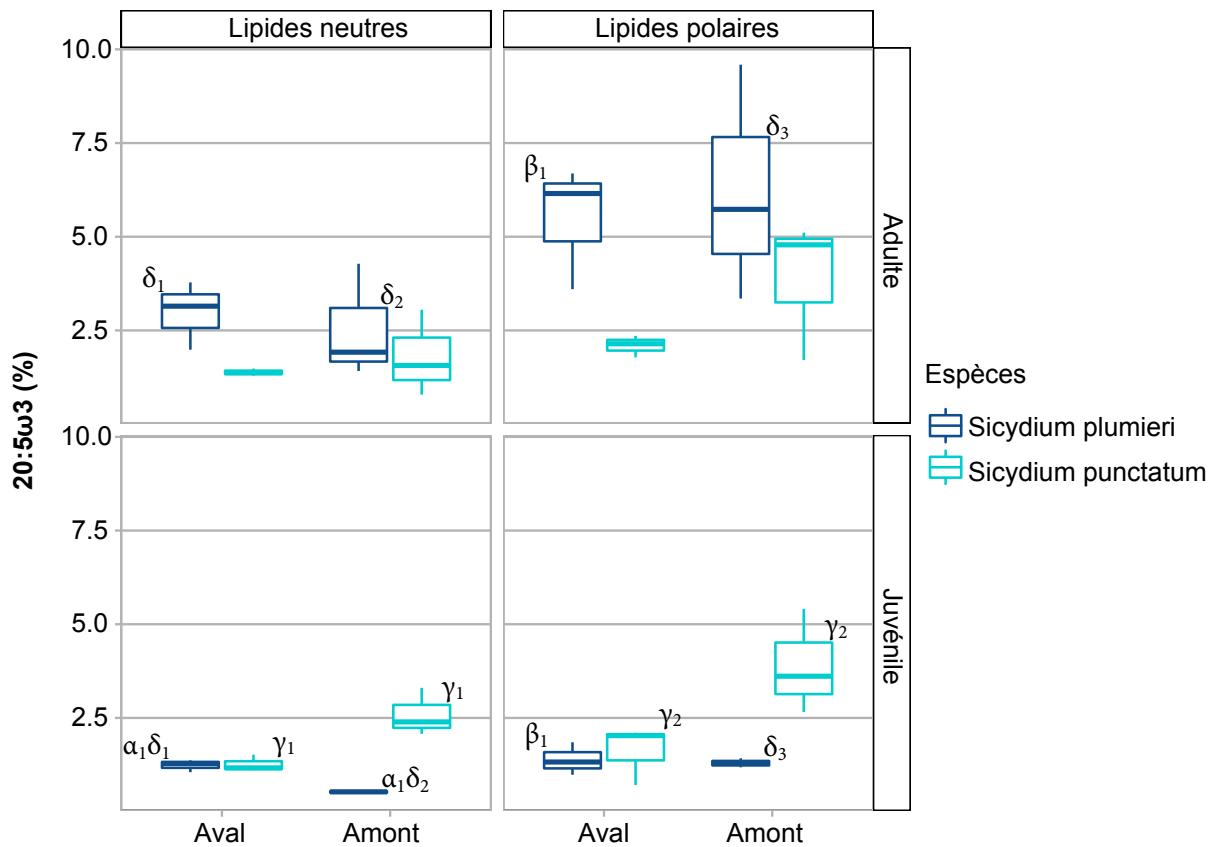


Figure 4.5: Pourcentage de 20:5 ω 3 (EPA) dans les deux classes lipidiques chez les Sicydiinae pour les stations aval et amont de la rivière du Grand Carbet. Les symboles α et γ indiquent une différence significative ($p < 0.05$) entre les valeurs moyennes de 20:5 ω 3 de l'aval et l'amont pour un même stade ontogénique et une même espèce, les symboles β et δ indiquent une différence significative entre les adultes et les juvéniles d'une même, selon le test t de Student (α et β) ou le test de Waerden (γ et δ) respectivement.

II.3 Résultats et discussion

L'analyse de la composition lipidique des deux espèces de Sicydiinae met en évidence une teneur en acide eicosapentaenoïque (EPA) similaire chez les juvéniles à l'aval, à leur retour en rivière, confirmant une origine commune des post-larves de ces deux espèces. Les post-larves de Sicydiinae sont en effet carnivores au cours de leur dispersion marine puis recrutent

en rivière, se métamorphosent et deviennent herbivores (Schoenfuss *et al.* 1997, Keith *et al.* 2008).

Le gradient altitudinal de concentration en EPA observé dans les biofilms (Chapitre 4.I) se reflète dans les lipides des juvéniles de *S. punctatum* qui sont significativement plus riches en EPA à l'amont qu'à l'aval ($p<0,05$; Table 4.3, Fig. 4.5). A l'inverse, la teneur en EPA diminue significativement chez les juvéniles de *S. plumieri* ($p<0,05$) au cours de la montaison. Cette différence pourrait être liée à des stratégies énergétiques différentes à l'effort, la physiologie à l'effort de ces deux poissons sympatriques est actuellement étudiée et montre des différences importantes en termes de gestion de l'effort (LeMoine *et al.* à paraître).

Ces réponses différentes entre les deux espèces pourraient aussi découler de leurs différences anatomiques qui impliquent des stratégies trophiques distinctes. *S. punctatum* a des dents tricuspides aux extrémités fragiles qui lui permettent de sélectionner des algues filamenteuses et une végétation molle, tandis que *S. plumieri* a de fortes dents unicuspides qui lui permettent de gratter les algues des rochers sans distinction (Watson 2000, Monti *et al.* 2018). De plus, il a été montré que *S. punctatum* a une préférence alimentaire pour certaines diatomées (Barbeyron *et al.* 2017, Monti *et al.* 2018) qui pourraient être plus riche en EPA et donc améliorer la qualité nutritionnelle de son régime alimentaire sélectif par rapport à *S. plumieri* qui est plus généraliste. La concentration en EPA significativement plus forte à l'aval et à l'amont chez les adultes par rapport aux juvéniles de *S. plumieri* ($p<0,05$) pourrait être associée à une meilleure capacité nutritionnelle dans les différents habitats avec des territoires d'alimentation plus étendus et une stratégie de broutage plus efficace chez les adultes (Monti *et al.* 2018). Chez *S. punctatum*, la concentration en EPA est similaire à l'amont entre adultes

et juvéniles, ce qui indique probablement des sources de nourriture communes et une capacité nutritionnelle similaire aux deux stades ontogéniques.

L'ensemble de ces résultats montre des réponses inverses pour ces deux espèces sympatriques et pourtant morphologiquement très voisines. Les abondances naturelles étant très largement supérieure pour *Sicydium punctatum* dans les rivières des Antilles, les conséquences en termes de fitness et d'avantage sélectif restent à explorer.

III. Conclusions des analyses lipidiques

L'analyse des compositions lipidiques des sources de nourriture et des animaux souligne l'intérêt des acides gras pour évaluer la qualité nutritionnelle de leur environnement. Le gradient altitudinal de l'enrichissement des sources de nourriture en acide eicosapentaenoïque (EPA) se reflète chez la plupart des espèces étudiées, composant l'essentiel de la macrofaune distribuée de l'embouchure aux zones amont des rivières caribéennes. Certaines espèces, telle que *Atya innocous* est écologiquement avantagée grâce à sa plasticité alimentaire qui lui permet de se nourrir sur différentes sources de nourriture (biofilms et matière dérivante pour les Atyidae). Cette espèce optimise ainsi son assimilation en acides gras essentiels. Les autres espèces, qui sont plus dépendantes d'une seule source, notamment le biofilm, doivent atteindre les zones amont pour bénéficier d'une meilleure richesse en acides gras essentiels et ainsi optimiser leur développement.

Aux vues de ces résultats, l'importance de la libre circulation des espèces sur tout le continuum de la rivière est encore sous-estimée dans son importance, particulièrement pour les rivières oligotrophes, et est primordiale pour optimiser la croissance et la reproduction des organismes qui y vivent. Le comportement de ces espèces migratrices qui reviennent en rivière après une phase larvaire marine et qui cherchent systématiquement à atteindre les habitats amont, en s'accumulant aux pieds des obstacles lorsque ceux-ci sont infranchissables, met en avant l'hypothèse d'une impérieuse nécessité d'ordre nutritionnel qui serait l'un des « moteurs » de leur montaison.

IV. Références du Chapitre 4

- ACKERMAN, P. A., J. D. MORGAN, and G. K. IWAMA. 2005. Anesthetics. In CCAC Guidelines on: the care and use of fish in research, teaching and testing. Supplement to the Canadian Council on Animal Care Guidelines. 94p.
- ARCE FUNCK, J., A. BEC, F. PERRIÈRE, V. FELTEN, and M. DANGER. 2015. Aquatic hyphomycetes: A potential source of polyunsaturated fatty acids in detritus-based stream food webs. *Fungal Ecol.* 13: 205–210.
- ARTS, M. T., M. T. BRETT, and M. J. KAINZ. 2009. Lipids in aquatic ecosystems. Springer Dordrecht Heidelberg, London New York. 377p.
- BARBEYRON, C., E. LEFRANÇOIS, D. MONTI, P. KEITH, and C. LORD. 2017. Gardening behaviour of *Sicydium punctatum* (Gobioidei: Sicydiinae): in vitro experiments in the context of chlordenecone pollution in Guadeloupe Island rivers. *Cybium* 41: 85–92.
- BRITO, E. F., T. P. MOULTON, M. L. DE SOUZA, and S. E. BUNN. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecol.* 31: 623–633.
- BURNS, A., and K. F. WALKER. 2000. Biofilms as food for decapods (Atyidae , Palaemonidae) in the River Murray, South Australia. *Hydrobiologia* 437: 83–90.
- CAVALLI, R. O., P. LAVENS, and P. SORGELOOS. 1999. Performance of *Macrobrachium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. *Aquaculture* 179: 387–402.
- CAVALLI, R. O., M. TAMTIN, P. LAVENS, and P. SORGELOOS. 2001. Variations in lipid classes and fatty acid content in tissues of wild *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) females during maturation. *Aquaculture* 193: 311–324.
- CHRISTIE, W. W. 1982. Lipid Analyses. Oxford, England; New York : Pergamon Press, second ed.
- CLARK, K. E., R. STALLARD, M. SCHOLL, A. F. PLANTE, S. F. MURPHY, G. GONZALEZ, and W. H. McDOWELL. 2017. Extreme storms drive riverine particulate organic matter export from tropical mountians of estern Puerto Rico.
- COAT, S., D. MONTI, C. BOUCHON, and G. LEPOINT. 2009. Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshw. Biol.* 54: 1028–1041.
- COVICH, A. P., M. A. PALMER, and T. A. CROWL. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *Bioscience* 49: 119–127.

- CRAB, R., B. CHIELENS, M. WILLE, P. BOSSIER, and W. VERSTRAETE. 2010. The effect of different carbon sources on the nutritional value of bioflocs, a feed for *Macrobrachium rosenbergii* postlarvae. *Aquac. Res.* 41: 559–567.
- CRENIER, C., J. ARCE-FUNCK, A. BEC, E. BILLOIR, F. PERRIÈRE, J. LEFLAIVE, F. GUÉROLD, V. FELTEN, and M. DANGER. 2017. Minor food sources can play a major role in secondary production in detritus-based ecosystems. *Freshw. Biol.* 62: 1155–1167.
- D'ABRAMO, L. R., and S. S. SHEEN. 1993. Polyunsaturated fatty acid nutrition in juvenile freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* 115: 63–86.
- DAS, S. K., V. K. TIWARI, G. VENKATESHWARLU, A. K. REDDY, J. PARHI, P. SHARMA, and J. K. CHETTRI. 2007. Growth, survival and fatty acid composition of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) post larvae fed HUFA-enriched *Moina micrura*. *Aquaculture* 269: 464–475.
- DRAY, S., and A. DUFOUR. 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22: 1–20.
- DUDGEON, D. 1999. Tropical asian streams: zoobenthos, ecology and conservation Hong Kong. John Wiley & Sons, Ltd. 844p.
- FIÈVET, E. 1999. Crevettes (Decapoda: Caridea) et poissons amphidromes des cours d'eau aménagés de Guadeloupe: Exemple de relation dynamique aval-amont. Université Claude Bernard - Lyon 1. 281p.
- FOLCH, J., M. LEES, and G. H. SLOANE STANLEY. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497–509.
- FREEMAN, M. C., C. M. PRINGLE, E. A. GREATHOUSE, and B. J. FREEMAN. 2003. Ecosystem-level consequences of migratory faunal depletion caused by dams. *Am. Fish. Soc. Symp.* 35: 255–266.
- GILLET, G. 1983. Les peuplements de poissons et de crevettes de la Guadeloupe : quelques données sur la biologie, la reproduction, la répartition des espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.* 16: 327–340.
- HEARTSILL-SCALLEY, T., and T. M. AIDE. 2003. Riparian vegetation and stream condition in a tropical agriculture-secondary forest mosaic. *Ecol. Appl.* 13: 225–234.
- KALUZNY, M. A., L. A. DUNCAN, M. V. MERRITT, and D. E. EPPS. 1985. Rapid separation of lipid classes in high yield and purity using bonded phase columns. *J. Lipid Res.* 26: 135–140.
- KEITH, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the

- Caribbean regions. *J. Fish Biol.* 63: 831–847.
- KEITH, P., T. B. HOAREAU, C. LORD, O. AH-YANE, G. GIMONNEAU, T. ROBINET, and P. VALADE. 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei : Gobiidae : Sicydiinae). *Mar. Freshw. Res.* 59: 876–889.
- KEITH, P., and C. LORD. 2011. Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life-cycle. In *The Biology of Gobies*. pp. 119–128, Patzner, R.A., Van Tassel, J.L., Kovacic, M. & Kapoor, B.G., eds. *The biology of gobies*. Enfield, New Hampshire: CRC Press, Science Publishers Inc.
- LAMARQUE, P. 1990. Electrophysiology of fish in electric fields. In *developments in electric fishing*. pp. 4–33, ed. I. G. Cowx, Oxford: Fishing News Books.
- LEFRANÇOIS, E., S. COAT, G. LEPOINT, N. VACHIÉRY, O. GROS, and D. MONTI. 2011. Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands. *Fish. Manag. Ecol.* 18: 211–220.
- LEJEUNE, L., H. TABOURET, L. TAILLEBOIS, D. MONTI, and P. KEITH. 2014. Larval traits of the Caribbean amphidromous goby *Sicydium punctatum* (Gobioidei: Sicydiinae) in Guadeloupe. *Ecol. Freshw. Fish* 33: 1–9.
- LEMOINE, C. M. R., F. BUSSON, C. LORD, M.-P. SCHIPPERS, L. MERVEILLE, P. KEITH, and D. MONTI. Ecophysiology of the climbing gobiids (Sicydiinae) in Guadeloupe. A paraître.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE, and M. W. RUEBEL. 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 470–478.
- MARCH, J. G., and C. M. PRINGLE. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica* 35: 84–93.
- MCDOWALL, R. M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish.* 8: 1–13.
- MONTI, D., and E. GOUÉZEC. 2006. Evaluation de préférences d'habitats d'espèces de Poissons et Crustacés d'eau douce en Guadeloupe. Données utilisables dans la démarche de débits minima biologiques aux Antilles. 151p.
- MONTI, D., E. LEFRANÇOIS, C. LORD, J.-M. MORTILLARO, P. J. LOPEZ, and P. KEITH. 2018. Selectivity on epilithic diatom consumption for two tropical sympatric gobies : *Sicydium punctatum* Perugia, 1986 and *Sicydium plumieri* (Bloch, 1786). *Cybium* 3: 1–9.
- MONTI, D., and P. LEGENDRE. 2009. Shifts between biotic and physical driving forces of

- species organization under natural disturbance regimes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66: 1282–1293.
- MOYER, R. P., J. E. BAUER, and A. G. GROTTOLI. 2013. Carbon isotope biogeochemistry of tropical small mountainous river, estuarine, and coastal systems of Puerto Rico. *Biogeochemistry* 112: 589–612.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. H. STEVENS, E. SZOECSEN, and H. WAGNER. 2019. *vegan: Community ecology package*.
- PRIMO, A. L., C. CORREIA, S. C. MARQUES, F. MARTINHO, S. LEANDRO, and M. PARDAL. 2017. Trophic links and nutritional condition of fish early life stages in a temperate estuary. *Mar. Environ. Res.* 133: 78–84.
- PRINGLE, C. M., and G. A. BLAKE. 1994. Quantitative effects of atyid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: Use of electricity for experimental exclusion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1443–1450.
- REIGH, R. C., and R. R. STICKNEY. 1989. Effects of purified dietary fatty acids on the fatty acid composition of freshwater shrimp, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* 77: 157–174.
- SARGENT, J., G. BELL, L. McEVOY, D. TOCHER, and A. ESTEVEZ. 1999. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture* 177: 191–199.
- SCHOENFUSS, H. L., T. A. BLANCHARD, and D. G. KUAMO'O. 1997. Metamorphosis in the cranium of postlarval *Sicyopterus stimpsoni*, an endemic hawaiian stream goby. *Micronesica* 30: 93–104.
- SMITH, W. E., and T. J. KWAK. 2014. A capture-recapture model of amphidromous fish dispersal. *J. Fish Biol.* 84: 897–912.
- TABOURET, H., C. LORD, G. BAREILLE, C. PÉCHEYRAN, D. MONTI, and P. KEITH. 2011. Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. *Aquat. Living Resour.* 24: 369–378.
- TABOURET, H., D. MONTI, J. MARTIN, S. BERAIL, C. PÉCHEYRAN, P. KEITH, and G. BAREILLE. 2015. Do *Sicydium punctatum* adults move in the Caribbean estuaries? New insights from strontium isotopes. *Life Environ.* 65: 85–89.
- TIDWELL, J. H., S. D. COYLE, C. D. WEBSTER, J. D. SEDLACEK, P. A. WESTON, W. L. KNIGHT, S. J. HILL, L. R. D'ABRAMO, W. H. DANIELS, and M. J. FULLER. 1997. Relative prawn production and benthic macroinvertebrate densities in unfed, organically fertilized, and

- fed pond systems. *Aquaculture* 149: 227–242.
- TOCHER, D. R. 2010. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. *Aquac. Res.* 41: 717–732.
- WALKER, M. K., E. A. YANKE, and W. H. GINGERICH. 1994. Use of electronarcosis to immobilize juvenile and adult northern pike. *Progress. Fish-Culturist* 56: 237–243.
- WALLIS, J. G., J. L. WATTS, and J. BROWSE. 2002. Polyunsaturated fatty acid synthesis: What will they think of next? *Trends Biochem. Sci.* 27: 467–473.
- WATSON, R. E. 2000. *Sicydium* from the Dominican Republic with description of a new species (Teleostei: Gobiidae). *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A* 608: 1–31.

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

I. Synthèse

Ce travail de recherche visait à évaluer l'impact de ruptures de continuité écologique sur l'écologie des espèces indigènes des rivières antillaises en se focalisant sur la phase de montaison et d'installation de ces migrants, tous diadromes amphidromes. L'objectif principal était de rechercher et quantifier ces impacts sur les juvéniles en migration et sur les adultes établis. Les outils mobilisés ont fait appel aux approches d'écologie numérique et trophique et ont été employés sur les obstacles physiques majeurs de trois rivières, complétés par l'étude de ces mêmes populations présentes à l'entrée des systèmes. Ce dernier élément a permis d'éclairer les interprétations des résultats obtenus à l'amont. Le couplage des résultats obtenus sur les structures démographiques des populations à ceux de leurs niches trophiques et à la qualité nutritionnelle des milieux à l'aval et l'amont direct d'un obstacle majeur, constitue l'apport principal de cette thèse.

I.1 L'embouchure, un lieu clé pour la résilience des populations amphidromes

Nos résultats ont montré des recrutements ponctuels, multi-spécifiques et synchrones sur une même hydro-écorégion, avec des amplitudes très différentes d'une rivière à une autre, même très proche. Les conditions régnant à l'aval de certaines rivières, telle que la rivière Moreau, se sont traduites par un affaiblissement de la structure démographique des populations *via* des recrutements plus faibles. Les raisons invoquées sont, partiellement, celles liées à l'altération de la qualité chimiques (Jenkins *et al.* 2010) : un enrichissement azoté du biofilm a été constaté qui s'est répercuté sur l'ensemble de la chaîne alimentaire ; la seconde raison tiendrait aux prélèvements d'eau opérés en amont qui réduisent l'amplitude des fluctuations naturelles de débit et modifient la connectivité rivière-mer qui sont des facteurs clés pour l'attrait des post-larves en mer (Fitzsimons *et al.* 1996, Lespagnol 2017). Ces éléments sont

encore renforcés par la structure même des embouchures aux eaux lentes, comme celle de la rivière Moreau. De plus, l'importance de la libération d'acides aminés libres dissous du biofilm dans le courant a été avancé comme un facteur stimulant le retour à son habitat d'origine chez les Salmonidae (Ishizawa *et al.* 2010). La conjonction de ces facteurs altère la qualité du recrutement qui influence directement la richesse spécifique et l'abondance des espèces qui s'établissent dans la rivière, jusqu'aux milieux d'altitude.

I.2 Une montaison motivée par la qualité nutritionnelle des sources de nourriture ?

L'installation de la faune diadrome amphidrome est déterminée par l'hétérogénéité physique des habitats disponibles, telles que le débit, le type de substrat, la profondeur ou l'abondance de la ripisylve (McRae *et al.* 2013). Les facteurs biotiques telle que la préation, la densité impliquant une concurrence intra et interspécifique pour l'habitat et la nourriture interviennent ensuite (Keith 2003, Keith & Lord 2011). Cette diversité physique des micro-habitats influence aussi directement la production de matière organique autochtone, majoritairement constituée de biofilm épilithique, qui est un élément essentiel et à la base des réseaux trophiques des rivières des Antilles. Ce biofilm, très variable spatialement est une matrice composée principalement de diatomées, de cholorophycées et de cyanobactéries dont les proportions relatives sont directement liées aux caractéristiques physiques du micro-habitat et aux perturbations environnementales et saisonnières (Majdi *et al.* 2011, Lefrançois *et al.* 2014). Nos résultats confirment la différence qualitative de ce compartiment producteur entre aval et amont et ont mis en évidence un enrichissement en acide eicosapentaenoïque du biofilm vers l'amont, lié à la prédominance des diatomées riches en cet acide gras essentiel. Les juvéniles en montaison sont en pleine croissance, donc très demandeurs d'acide eicosapentaenoïque pour leur développement, par conséquent l'enrichissement altitudinal du

biofilm en cet acide gras essentiel pourrait être un élément moteur, totalement sous-estimé, de leur montaison.

I.3 Le franchissement d'un obstacle n'est pas déterminé par sa hauteur

L'étude comparative du franchissement des trois obstacles retenus pour leur morphologie différente montre que la hauteur de chute d'eau d'un obstacle n'est pas le facteur majeur influençant les équilibres démographiques et trophiques des populations dans les rivières antillaises. L'ouvrage présentant la plus faible porosité, toutes espèces confondues, est celui de la rivière Moreau avec une hauteur de chute de 10 cm, tandis que la hauteur de chute des ouvrages des rivières Pérou et Grand Carbet sont de 4 m et 5 m, respectivement. Les facteurs qui ressortent comme impactant sur le franchissement d'un ouvrage sont ceux qui accompagnent l'obstacle et définissent son environnement. La bonne porosité biologique observée pour certaines espèces s'explique par un dispositif de franchissement constitué de blocs rocheux issus de la rivière simplement solidarisés par du ciment, permettant la création de zones rapides, en marge desquelles les espèces peuvent se déplacer, et de zones calmes, où les individus peuvent se reposer. Ce type de dispositif de franchissement est particulièrement adapté à ces rivières étant multi-spécifique et robuste lors d'événements climatiques majeurs. Il est résistant aux très fortes augmentations de débit et de transport de matériaux (blocs, troncs) lors des crues cycloniques. Ce type d'ouvrage facilite aussi le franchissement par des espèces aux moyens de locomotion très différents, la marche pour les crustacés et la nage associée à l'usage d'une ventouse pour les Gobiidae. Cependant, leur efficacité diffère lorsque les spécificités techniques d'accompagnement ne sont pas respectées et notamment la bonne gestion hydraulique du débit d'attrait. Celui-ci dépend de l'orientation précise du débit réservé sur la passe et est un des points-clé de l'efficacité de ce dispositif. Ce travail a montré que toutes les espèces n'avaient pas les mêmes facilités à franchir les obstacles et a fourni une

taille optimale au franchissement pour la majorité d'entre elles (20 mm pour *Sicydium spp.*, 18 mm pour *Atya spp.* et 14 mm pour *Micratya poeyi*) ainsi que l'identification de celles subissant plus sévèrement la rupture de continuité, comme la petite Atyidae *Micratya poeyi* et les Palaemonidae *Macrobrachium spp.*. En effet, le haut de la passe doit combiner un espace où la vitesse du courant est inférieure aux vitesses de déplacement des espèces et un substrat irrégulier permettant leur adhésion grâce à leur pattes pour les crustacés et grâce à leur ventouse pour les Gobiidae. La meilleure porosité de l'obstacle de la rivière Pérou peut être lié au respect de ces spécificités techniques ; la porosité intermédiaire sur la rivière Carbet s'explique par un débit d'attrait plus diffus et un aval de passe non immergé ; la porosité faible sur la rivière Moreau est due à un débit d'attrait diffus associé une simple plaque métallique recouvrant une petite partie de la grille d'extraction empêchant tout franchissement sauf lorsque l'ouvrage est noyé lors des crues.

I.4 Le contexte spatial de l'obstacle, point-clé de ses impacts trophiques

Nos analyses trophiques sur l'impact d'un obstacle mettent en évidence l'importance du contexte spatial autour de l'ouvrage et spécifiquement celui du bon état de la ripisylve. Les trois obstacles étudiés se différencient, en effet, par leur organisation trophique de part et d'autre de l'ouvrage. La rivière du Grand Carbet présente une diversité stable de sources carbonées sur son continuum amont-aval et la prise d'eau ne semble pas impacter l'organisation trophique des communautés. A l'inverse, la prise d'eau de la rivière Pérou, avec un environnement naturel similaire à celle du Grand Carbet, montre une nette diminution de la diversité des sources carbonées à l'aval de l'obstacle indiquant une plus faible gamme de sources de nourriture affectant l'organisation trophique, ce qui diminue par conséquent la durabilité du rôle écologique de chaque espèce et amenuise ainsi la résilience du système. La prise d'eau de la rivière Moreau est accompagnée d'une ripisylve absente ou dégradée sur le

tronçon, ce qui affecte fortement les habitats et la production autochtone de matière : les niches trophiques des groupes fonctionnels y sont les plus réduites et effectuent le plus grand déplacement dans l'espace isotopique entre amont et aval de la prise d'eau, indiquant une faible diversité des ressources basales. La redondance trophique et la durabilité des rôles écologiques de chaque espèce y sont alors fortement impactés.

I.5 La subsidiarité aval-amont dans les flux de matière

A la lumière de ces travaux, le maintien de débits suffisants apparaît fondamental pour amener la matière allochtone d'amont en aval dans les rivières des Antilles. Les zones amont des rivières, généralement incluses dans des zones forestières, bénéficient d'une forte entrée en matière allochtone, qui s'est révélée une source précieuse d'acides gras essentiels et de carbone. A l'inverse, les zones aval, situées dans des zones agricoles et urbaines, ont une ripisylve réduite voire absente et bénéficient de conditions hydrodynamiques affaiblies. Nos résultats mettent en évidence la richesse des litières végétales et de la matière dérivante en acides linoléique et linolénique, acides gras essentiels pour le développement des animaux aquatiques, et soulignent ainsi la dépendance des zones aval en matière allochtone provenant de l'amont. La préservation de débits permettant le transport de cette matière allochtone vers l'aval est primordiale pour soutenir la biodiversité et maintenir les caractéristiques des réseaux trophiques.

I.6 Les impacts des obstacles diffèrent en fonction des groupes fonctionnels

Les différentes espèces étudiées dans le cadre de ce travail appartiennent à trois groupes fonctionnels, les Gobiidae, herbivores et brouteurs de biofilm, les Atyidae, filtreurs-herbivores ou brosseurs de biofilm et les Palaemonidae, détritivores-prédateurs. Ces trois

groupes incluent la majorité des espèces présentes sur tout le continuum des rivières antillaises. Les résultats de ce travail ont montré que leur capacité de déplacement et de franchissement d'un obstacle était intimement liée à leurs caractéristiques morphologiques mais, plus encore, l'impact des interruptions de continuité s'est avéré dépendant de leur plasticité alimentaire.

Les Gobiidae, poissons munis d'une ventouse issue de la fusion de leurs nageoires pelviennes, présentent une bonne capacité de déplacement alternant la nage et la fixation à un substrat grâce à leur ventouse. Ils sont capables de franchir des obstacles de plusieurs dizaines de mètre (Schoenfuss *et al.* 1997, Fièvet & Le Guennec 1998) tant qu'une fine lame d'eau le recouvre. Les analyses isotopiques montrent que leur niche trophique ne change pas en taille, indiquant une même diversité de ressource carbonée utilisée de part et d'autre des obstacles, mais elle se déplace dans l'espace isotopique, indiquant un changement dans la composition isotopique du biofilm en fonction des milieux colonisés.

Les Atyidae sont les crevettes avec la meilleure capacité de déplacement parmi les crustacés des rivières antillaises. La forme hydrodynamique de leur corps associée aux griffes de leurs pattes marcheuses leur permettent de se maintenir dans de fort courant et d'escalader des obstacles (Fryer 1977, Fièvet 2000, Kikkert *et al.* 2009). L'étude de leur niche trophique de part et d'autre des obstacles révèle l'utilisation d'une même diversité de ressources carbonées, mais leur plasticité alimentaire, filtration de la matière dérivante et brossage du biofilm, limite le déplacement de leur niche dans l'espace isotopique, la matière dérivante étant similaire de part et d'autre des obstacles étudiés. Cette plasticité alimentaire permet aussi d'optimiser leurs apports en acides gras essentiels en fonction des caractéristiques du milieu et leur confère un

avantage trophique certain par rapport aux espèces se nourrissant que de biofilm qui doivent atteindre les zones amont pour y trouver davantage d'acides gras essentiels.

Les Palaemonidae sont des crevettes à pinces qui limitent leur capacité de déplacement dans les forts courant ou pour franchir les obstacles (Fièvet 2000). En l'absence de l'anguille américaine, les espèces du genre *Macrobrachium* représentent les prédateurs supérieurs de ces réseaux trophiques. La taille de leur niche trophique est donc dépendante de l'abondance des espèces constituant leur proies, elle est la plus faible à l'amont de l'obstacle sur la rivière Moreau, station présentant la plus faible abondance d'espèce. Le déplacement de leur niche dans l'espace isotopique est lié au déplacement des niches trophiques de leurs proies, les herbivores et les filtreurs-herbivores.

II. Perspectives

Plusieurs perspectives se dégagent de ce travail dont certains aspects restent encore à préciser, notamment la part respective de chaque variable environnementale d'accompagnement. Nos résultats sur les impacts trophiques des obstacles demanderaient à être complétés pour différencier avec plus de précision les modifications démographiques et trophiques dues à la présence de l'obstacle et au prélèvement d'eau, de celles liées au changement naturel des caractéristiques environnementales entre basse, moyenne et haute altitude. Ces études qui sont encore à mener nécessiteront la prise en compte de la variabilité temporelle à petit pas de temps de même que de gros moyens techniques permettant de les relier aux débits naturels ou soustraits. Le travail réalisé s'étant focalisé sur les impacts rencontrés lors de la montaison des espèces, la recherche d'impact sur la dévalaison larvaire qui est une phase-clé du cycle diadrome amphidrome et également impactée par la soustraction de débits mériterait d'être quantifiée dans les rivières des Antilles. L'analyse de l'éventuelle sélection génétique opérée

par les prises d'eau complèterait les résultats acquis ici sur la démographie et l'écologie trophique des espèces. Une moins bonne reproduction des espèces due à un accès limité aux zones amonts nutritionnellement plus riche pourrait en effet conduire à des effets sur la structure génétique des populations. Enfin, ces résultats appuient non seulement l'importance de la mise en place d'un indice de continuité écologique intégrant le contexte environnemental et local de l'ouvrage, en apportant de nouvelles connaissances sur l'écologie trophique des espèces amphidromes des Antilles ; mais préfigurent aussi l'intérêt particulier à maintenir la qualité environnementale des zones où se situent ces obstacles, à l'aide de mesures de gestion adaptées (zones sensibles, débits minima suffisants et respectés, préservation de la ripisylve...). Les résultats obtenus dans ce travail facilitent aussi la sélection d'espèces-index afin de mieux en configurer les mesures de gestion.

III. Références de la synthèse et des perspectives

- BELL, K. N. I., and J. A. BROWN. 1995. Active salinity choice and enhanced swimming endurance in 0 to 8-d-old larvae of diadromous gobies, including *Sicydium punctatum* (Pisces), in Dominica, West Indies. Mar. Biol. 121: 409–417.
- FIÈVET, E. 2000. Passage facilities for diadromous freshwater shrimps (Decapoda: Caridea) in the Bananier River, Guadeloupe, West Indies. Regul. Rivers Res. Manag. 16: 101–112.
- FIÈVET, E., and B. LE GUENNEC. 1998. Migration de masse de *sicydium spp.* (Gobiidae) dans les rivières de Guadeloupe: implications pour le schéma hydraulique des mini-centrales hydroélectriques « au fil de l'eau ». Cybium 22: 293–296.
- FITZSIMONS, J. M., R. T. NISHIMOTO, and W. S. DEVICK. 1996. Maintaining biodiversity in freshwater ecosystems on oceanic islands of the tropical pacific. Chinese Biodivers. 4: 23–27.
- FRYER, G. 1977. Studies on the functional morphology and ecology of the atyid prawns of Dominica. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 277: 57–128.
- ISHIZAWA, S., Y. YAMAMOTO, T. DENBOH, and H. UEDA. 2010. Release of dissolved free amino acids from biofilms in stream water. Fish. Sci. 76: 669–676.
- JENKINS, A. P., S. D. JUPITER, I. QAUQUA, and J. ATHERTON. 2010. The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji. Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 20: 224–238.
- KEITH, P. 2003. Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. J. Fish Biol. 63: 831–847.
- KEITH, P., and C. LORD. 2011. Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life-cycle. In The Biology of Gobies. pp. 119–128, Patzner, R.A., Van Tassel, J.L., Kovacic, M. & Kapoor, B.G., eds. The biology of gobies. Enfield, New Hampshire: CRC Press, Science Publishers Inc.
- KIKKERT, D. A., T. A. CROWL, and A. P. COVICH. 2009. Upstream migration of amphidromous shrimps in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues. J. North Am. Benthol. Soc. 28: 233–246.
- LEFRANÇOIS, E., D. MONTI, C. LORD, J.-M. MORTILLARO, P. J. LOPEZ, AND P. KEITH. 2014. Indicateurs diatomiques multi-espèces dans les Antilles : une illustration en Guadeloupe sur des peuplements épilithiques consommés par des poissons. 33^{ème} Colloque de

- l'ADLaF, 7-10 octobre 2014, Clermont-Ferrand, France.
- LESPAGNOL, A. 2017. Etude du retour à l'eau douce d'espèces diadromes antillaises. Université des Antilles, Master 2 Ecotrop. 51p.
- MAJDI, N., W. TRAUNSPURGER, S. BOYER, B. MIALET, M. TACKX, R. FERNANDEZ, S. GEHNER, L. TEN-HAGE, and E. BUFFAN-DUBAU. 2011. Response of biofilm-dwelling nematodes to habitat changes in the Garonne River, France: Influence of hydrodynamics and microalgal availability. *Hydrobiologia* 673: 229–244.
- MCRAE, M. G. 2007. The potential for source-sink population dynamics in Hawaii's amphidromous fishes. *Bish. Museum Bull. Cult. Environ. Stud.* 3: 87–98.
- MCRAE, M. G., L. B. MCRAE, and J. M. FITZSIMONS. 2013. Microhabitat use in an assemblage of native and introduced fishes in a Hawaiian stream. *Pacific Sci.* 67: 205–217.
- SCHOENFUSS, H. L., T. A. BLANCHARD, and D. G. KUAMO'O. 1997. Metamorphosis in the cranium of postlarval *Sicyopterus stimpsoni*, an endemic hawaiian stream goby. *Micronesica* 30: 93–104.

ANNEXES

I. Annexe 1 : Méthodologie réalisée pour les analyses isotopiques

Les analyses des échantillons ont été réalisées au laboratoire d’Océanologie, MARE Center de l’Université de Liège dans le cadre d’une collaboration avec Gilles Lepoint et d’un séjour d’un mois dans son laboratoire.

I.1 Préparation des échantillons

Les échantillons ont été séchés au minimum 48h à l’étuve à 50°C. Ils ont ensuite été broyés manuellement à l’aide d’un pilon et d’un mortier ou mécaniquement avec un broyeur vibrant (MM 301, Retsch GmbH, Haan, Allemagne) pour les échantillons de feuilles (Fig. A1.1). Ce broyage transforme l’échantillon en une poudre très fine ce qui permet de l’homogénéiser.



Figure A1.1 : Broyage des échantillons manuellement (gauche) ou mécaniquement (droite).

I.2 Mise en cupule et préparation des plaques pour l’analyse

Chaque échantillon est mis dans une cupule d’étain (Fig. A1.2) dans une quantité déterminée selon le type d’échantillon :

- animaux : $1,5 \pm 0,3$ mg ;
- feuilles : $3,5 \pm 0,3$ mg ;
- biofilms : $5 \pm 0,3$ mg
- matière dérivante : $2 \pm 0,3$ mg

Plusieurs standards élémentaires sont analysés simultanément aux échantillons ce qui permet de vérifier le bon déroulement de l'analyse. Le matériel de référence IAEA (International Atomic Energy Agency, Vienne, Autriche) utilisé est le sucre pour le carbone (IAEA-C-6 ; $\delta^{13}\text{C} = -10,8 \pm 0,5 \text{ ‰}$) et le sulfate d'ammonium pour l'azote (IAEA-N-1 ; $\delta^{15}\text{N} = +0,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$), qui sont analysés en début et fin d'analyse. La glycine (Merck, Darmstadt, Allemagne ; $\delta^{13}\text{C} = -47,5 \pm 0,3 \text{ ‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 2,25 \pm 0,3 \text{ ‰}$) est analysée tous les quinze échantillons pour surveiller une éventuelle dérive de la mesure ou un décalage des échantillons ($\delta^{13}\text{C} = 31,98 \text{ ‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 18,72 \text{ ‰}$). Une cuve composée d'un des échantillons sert de standard interne de laboratoire. Elle est analysée tous les quinze échantillons pour évaluer la variabilité de la mesure due à l'appareillage et à l'hétérogénéité de l'échantillon. La précision expérimentale calculée sur les analyses répétées de ces quatre standards est de 0,3‰ pour $\delta^{13}\text{C}$ et 0,2‰ pour $\delta^{15}\text{N}$.



Figure A1.2 : Mise en cupule des échantillons.

I.3 Analyse des échantillons par spectrométrie de masse

L'analyse de la composition en isotopes stables est réalisée par un analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse à ratio isotopique (EA-IRMS, Fig. A1.3). L'analyseur élémentaire (EA ; Vario MICRO cube, Elementar, Allemagne) rend l'échantillon gazeux par combustion et mesure le pourcentage de carbone et d'azote en poids sec de l'échantillon. Le spectromètre de masse à ratio isotopique (IRMS ; IsoPrime 100, Isoprime, Royaume-Unis) mesure le rapport d'abondance de deux isotopes stables d'un élément.



Figure A1.3 : Analyse des échantillons par EA-IRMS.

II. Annexe 2 : Méthodologie réalisée pour les analyses lipidiques

Les analyses des échantillons ont été réalisées au laboratoire Microorganismes : Génome et Environnement de l'Université de Clermont Auvergne dans le cadre d'une collaboration avec Alexandre Bec et d'un séjour de deux mois dans son laboratoire.

II.1 Extraction des lipides totaux

L'extraction est réalisée sur des échantillons de muscles pour les animaux et des sources de nourriture collectées (litière de feuilles fraîches ou en décomposition) ou filtrées sur filtre de verre Whatman GF/F (biofilm et matière dérivante). Tous les échantillons ont été lyophilisés (Fig. A2.1) et pesés (0,001 mg près).

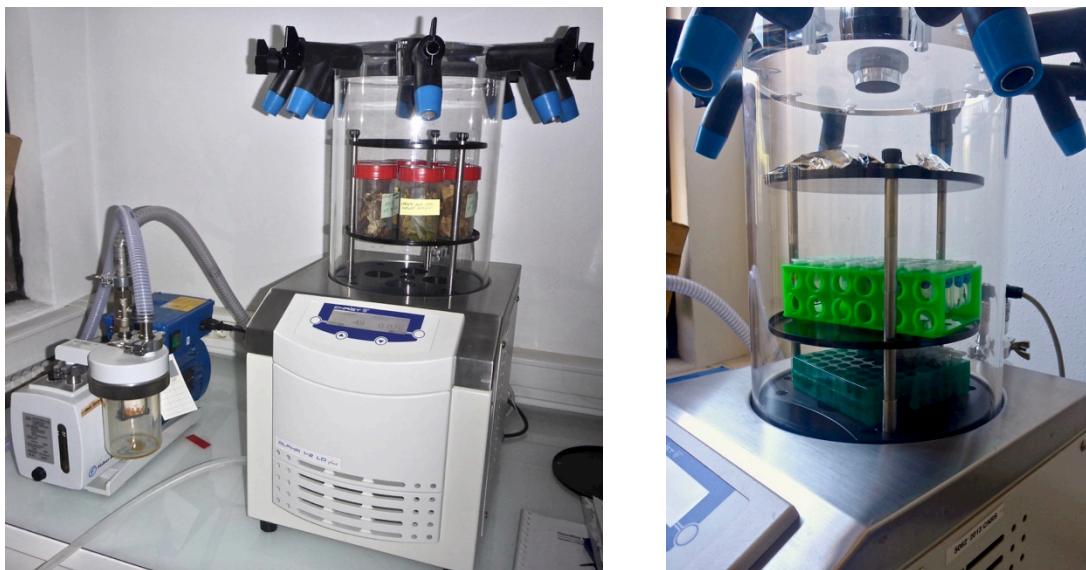


Figure A2.1 : Lyophilisation des feuilles (gauche), des muscles de crevettes et poissons (tubes dans les portoirs – droite) et des échantillons de biofilm et matière dérivante sur filtres dans l'aluminium (droite).

Le protocole d'extraction est basé sur la méthode de Folch *et al.* (1957) (Fig. A2.2). L'échantillon est broyé à l'aide d'un pilon puis par un mélange chloroforme / méthanol (2:1 v/v) qui rompt les liaisons protéines-lipides. Ces ruptures de liaisons sont optimisées par la

sonication et un passage au bain-marie. Le mélange est filtré pour extraire les débris d'échantillons de la phase lipidique. Les débris d'échantillon subissent une seconde extraction pour améliorer le rendement de l'extraction lipidique. La phase lipidique est purifiée par un lavage avec une solution de NaCl (0,9%), la phase organique contenant les lipides est gardée, la phase aqueuse est rincée avec du chloroforme pour récupérer les lipides restés suite au premier pipetage de la phase organique, cette nouvelle phase organique est pipetée et ajoutée à la précédente. Ces mêmes étapes sont répétées pour la seconde extraction. La phase organique est évaporée sous un flux d'azote. Les extraits secs de lipides des premières et secondes extractions sont repris dans du chloroforme, le tube est fermé sous azote puis conservé à -20°C.

II.2 Séparation des différentes classes de lipides par séparation sur phase solide

Cette étape a été réalisée uniquement sur les extraits lipidiques totaux issus des échantillons d'animaux afin de séparer les différentes classes de lipides, les lipides neutres (LN), les acides gras libres (groupés avec les LN) et les lipides polaires (LP). La séparation se réalise sur des micro-colonnes à phase stationnaire de type amino-propyle (Strata®-NH₂ 500mg, Phenomenex® ; Fig. A2.4). Le protocole employé est basé sur la méthode de Kaluzny *et al.* (1985) (Fig. A2.3). L'extrait lipidique total dissous dans du chloroforme est déposé sur une colonne pré-conditionnée à l'hexane. La fraction des LN est récupérée par élution avec du chloroforme / 2-propanol (2:1 v/v). Les acides gras libres sont ensuite élués avec du diéthyléther / acide acétique (98:2 v/v) et groupés dans le même tubes que les LN. La fraction des LP est éluée avec du méthanol. Les différentes fractions lipidiques sont évaporées sous flux d'azote (Fig. A2.4) puis reprises dans du chloroforme, les tubes sont fermés sous azote et conservés à -20°C.

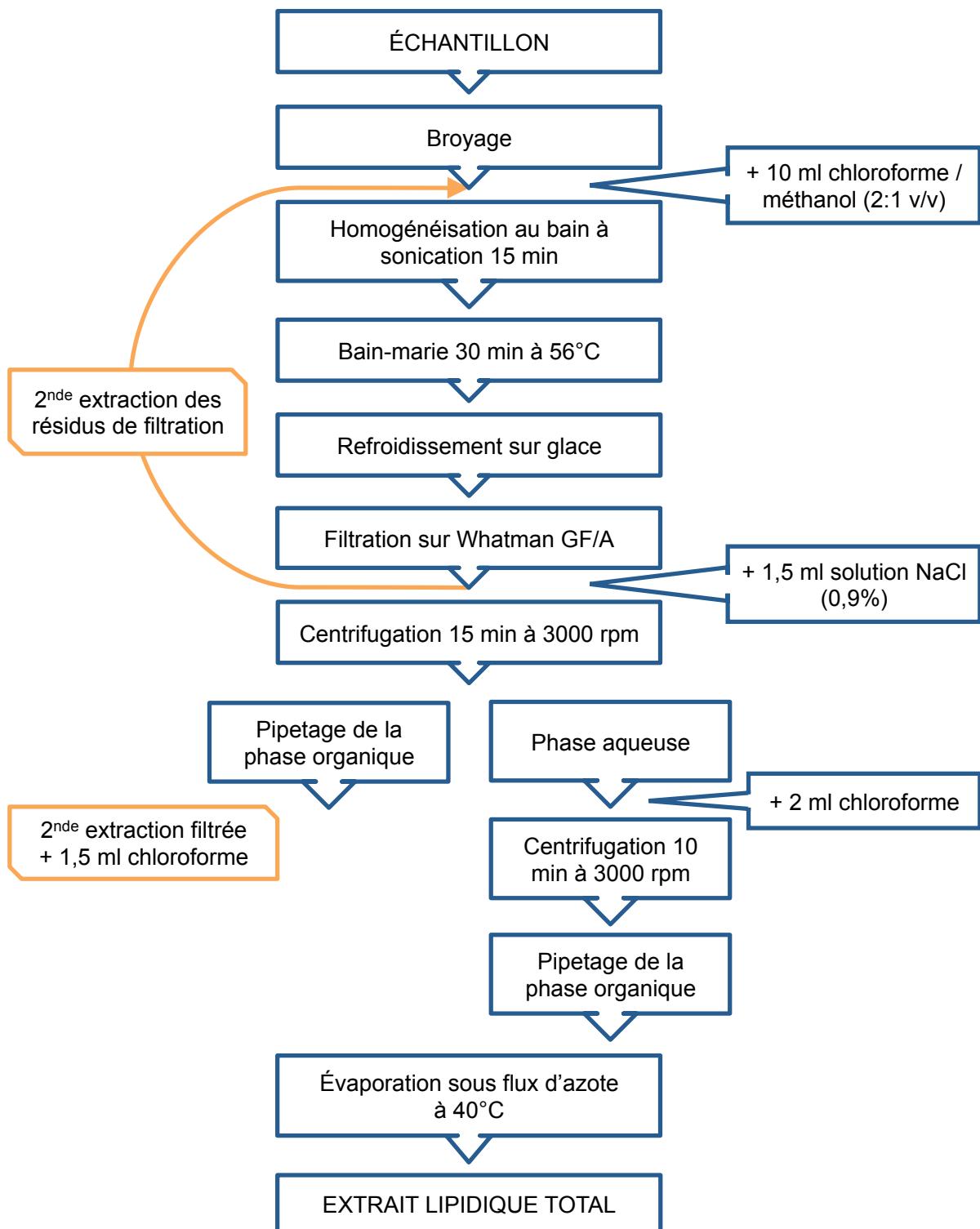


Figure A2.2 : Protocole d'extraction des lipides totaux

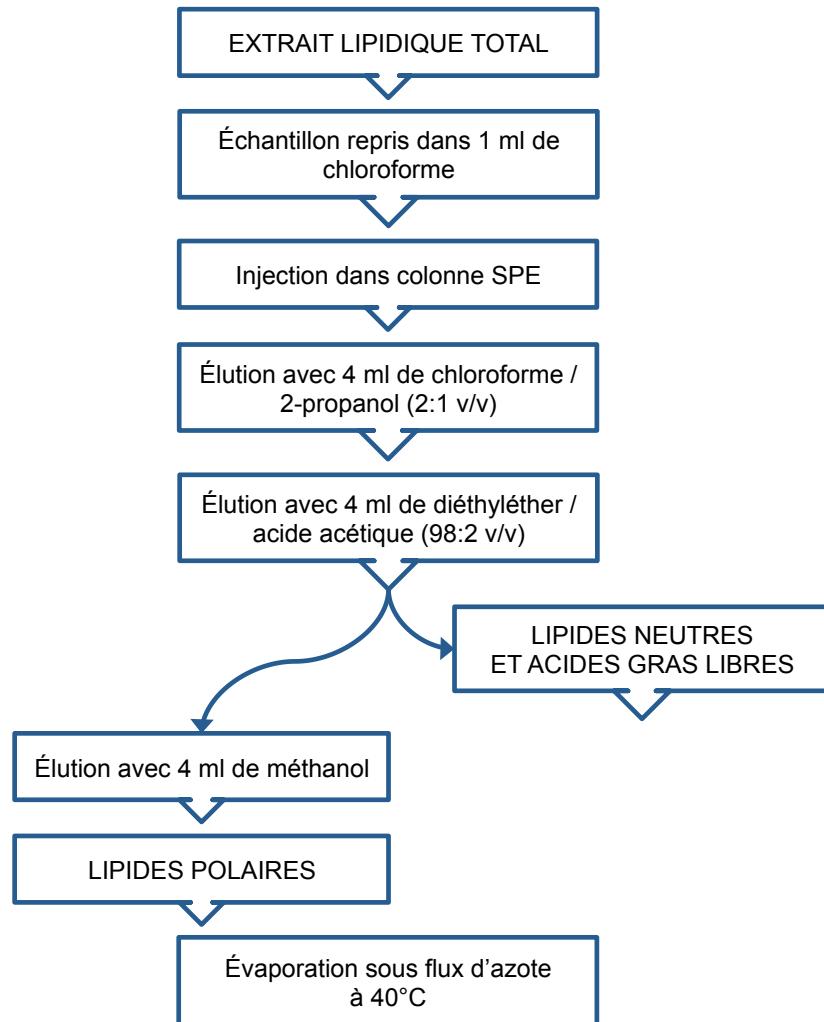


Figure A2.3 : Protocole de séparation des différentes classes de lipides

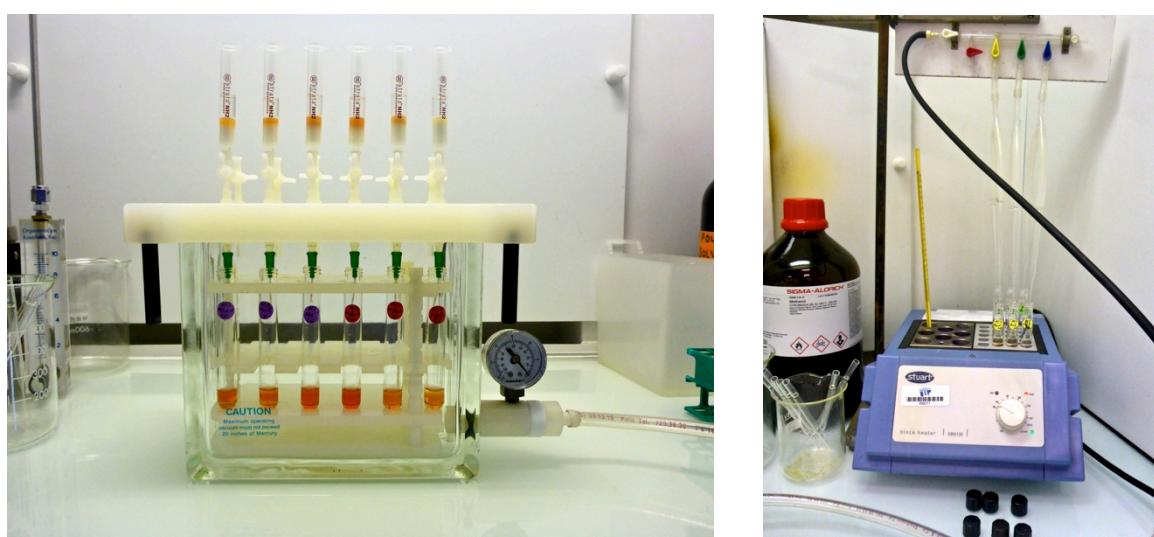


Figure A2.4 : Séparation des classes de lipides sur colonne à phase solide (gauche) et évaporation des échantillons sous azote (droite).

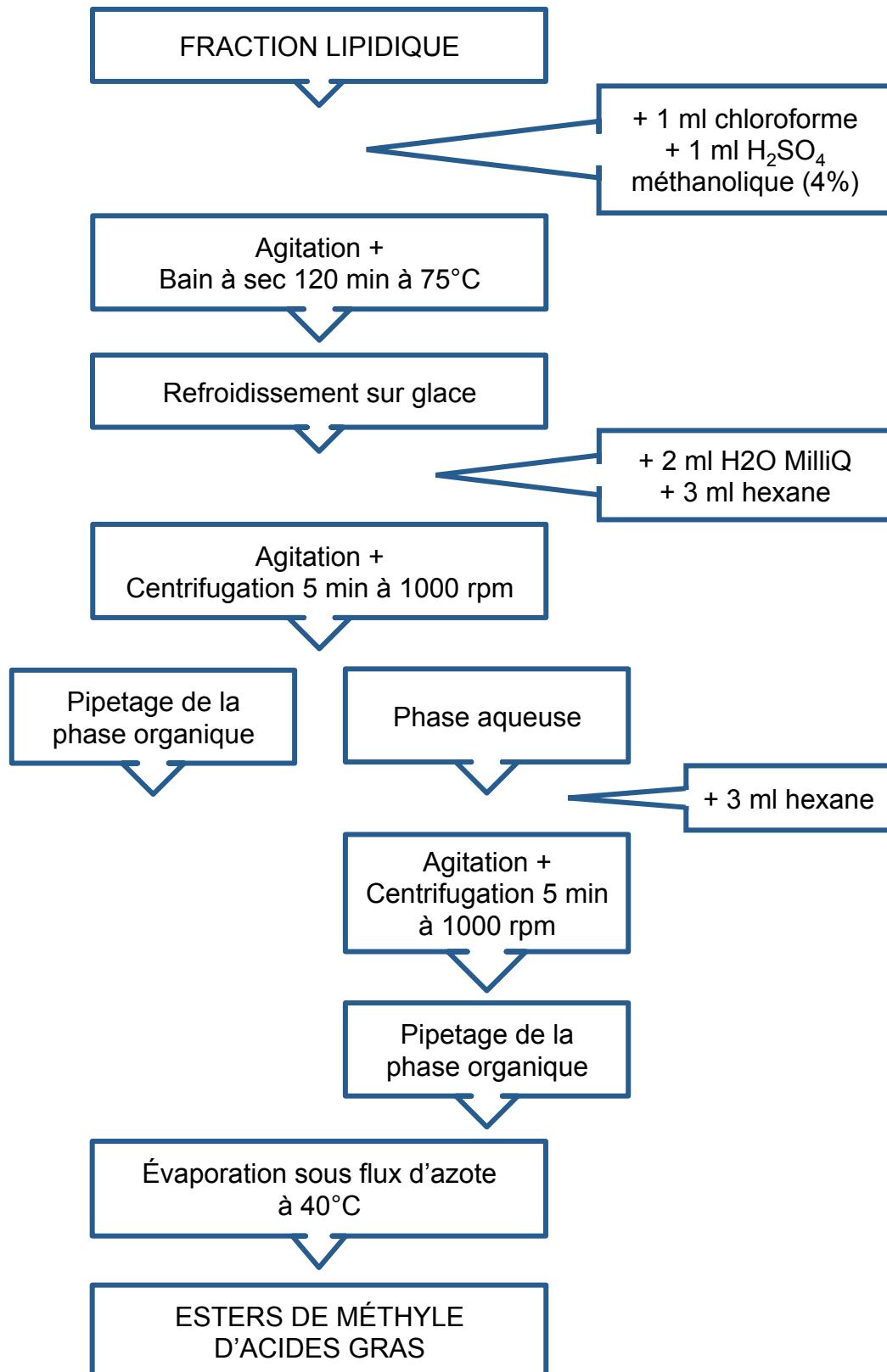


Figure A2.5 : Protocole de conversion des acides gras en esters méthyliques d'acides gras

II.3 Préparation des esters méthyliques d'acides gras

Pour quantifier et identifier les AG par chromatographie gazeuse (GC/FID), ils doivent être convertis en composés plus volatiles et moins polaires, les esters méthyliques d'acides gras (EMAG). Les fractions lipidiques de lipides totaux pour les sources et de LN et LP pour les animaux sont estérifiés selon un protocole adapté de Christie (1982) avec du H₂SO₄ méthanolique (4%) incubés dans un bain à sec à 75°C pendant 2 heures (Fig. A2.5). Les ajouts d'un mélange d'eau et d'hexane puis d'hexane suivi d'une agitation forte et d'une centrifugation permettent de séparer les EMAG des composés insaponifiables (stérols, hydrocarbures, pigments). Les phases organiques contenant les EMAG sont regroupées et évaporées sous flux d'azote, puis les extraits secs d'EMAG sont repris dans de l'hexane et conservés à -80°C.

II.4 Analyse des EMAG par chromatographie gazeuse

Les EMAG sont analysés par un chromatographe (Agilent technologies™ 6850) avec les conditions suivantes :

- Colonne capillaire : L = 30m, diamètre externe = 0,25mm, épaisseur du film = 0,25µm (DB-WAX, J&W Scientific)
- Injecteur : mode SPLIT 1/10
- DéTECTEUR à ionisation flamme
- Gaz vecteur : Hélium
- Température d'injection = 250°C, température de détection = 250°C
- Programme de température du four : de 150°C à 250°C à 3°C.min⁻¹ avec maintien pendant 15min

L'analyse quantitative est faite par l'intégration des pics via le logiciel Agilent Technologies Software. Les AG sont quantifiés à l'aide de deux étalons internes ajoutés en quantité connus aux fractions lipidiques avant la méthylation. Les étalons choisis sont des AG absents des échantillons mais qui se comportent de la même façon que les AG analysés, ce sont l'acide tridécanoïque (13:0) et l'acide tricosanoïque (23:0). L'analyse qualitative est réalisée par comparaison avec des chromatogrammes de mélanges d'AG connus (37 composés FAME Mix et BAME Mix de Supelco® et autre FAME de Larodan®) régulièrement injectés dans la colonne entre les échantillons pour quantifier la dérive des mesures dans le temps (exemple de chromatogramme Fig. A2.6). L'identification des EMAG a été confirmée via l'analyse par un spectromètre de masse en chromatographie gazeuse (Agilent technologies™ 6850 GC 5975B VL MSD).

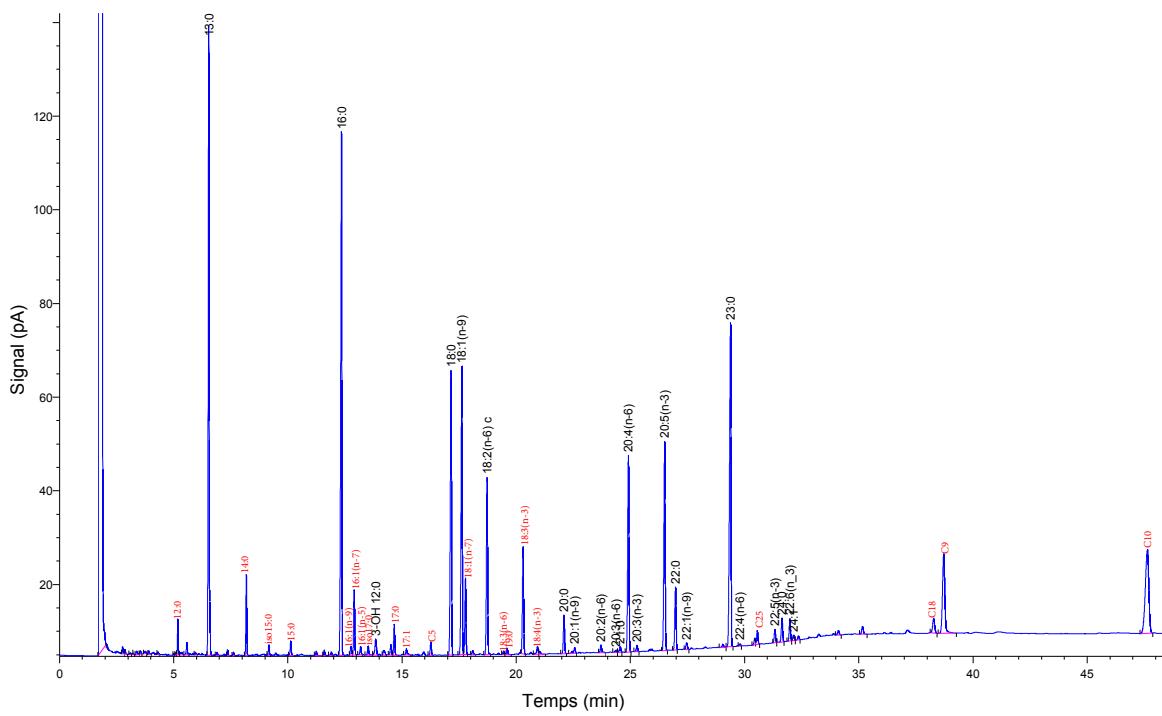


Figure A2.6 : Exemple de chromatogramme analysé d'un échantillon de crevette (*Macrobrachium heterochirus*, adulte de la station amont, lipides neutres). En noir, les pics identifiés par le logiciel, en rouge ceux identifiés manuellement.

II.5 Références de l'annexe 2

- CHRISTIE, W. W. 1982. Lipid Analyses. Oxford, England; New York : Pergamon Press, second ed.
- FOLCH, J., M. LEES, and G. H. SLOANE STANLEY. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497–509.
- KALUZNY, M. A., L. A. DUNCAN, M. V. MERRITT, and D. E. EPPS. 1985. Rapid separation of lipid classes in high yield and purity using bonded phase columns. *J. Lipid Res.* 26: 135–140.