

Mémoire

Auteur : Bédoret, Coline

Promoteur(s) : Lepoint, Gilles; Frédérick, Bruno

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/17896>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Variabilité isotopique d'un assemblage de poissons
téléostéens associés aux herbiers de phanérogames
marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar)



© Gilles Lepoint

Coline BEDORET

Mémoire réalisé dans le cadre de l'obtention du grade de Master en
Océanographie, à finalité

Juin 2023

Université de Liège

Co-promoteurs :

Dr. Bruno Frédérick & Dr. Gilles Lepoint

Faculté des Sciences

Département de Biologie, Écologie et Évolution

Table des matières

Remerciements.....	
Résumé.....	
Glossaire.....	
Avant-propos	
Introduction	1
1.1. Le Grand Récif de Tuléar.....	1
1.2. Herbiers tropicaux de l'Indo-Pacifique.....	2
1.2.1. Description et rôles écologiques des herbiers de phanérogames marines.....	2
1.2.2. Caractéristiques des herbiers de la région de Tuléar à Madagascar	3
1.3. Ichtyofaune présente dans le Grand Récif de Tuléar	4
1.3.1. Diversité spécifique	4
1.3.2. Diversité trophique	4
1.3.3. Diversité de l'utilisation des herbiers.....	5
1.4. Niches écologiques	6
1.4.1. Niches et déplacements ontogéniques chez les poissons récifaux	6
1.4.2. Niches trophiques et lien avec les isotopes stables.....	6
1.5. Principes des analyses isotopiques	8
1.6. Objectifs et question de recherche	9
Matériels et méthodes.....	10
2.1. Site de l'étude et échantillonnages	10
2.2. Identification des espèces	11
2.3. Analyses isotopiques	13
2.4. Traitement des données.....	13
Résultats.....	16
3.1. Description des morphotypes	16
3.2. Composition isotopique de l'échantillonnage.....	18
3.3. Variations temporelles de l'assemblage	19

3.3.1. Comparaison temporelle des morphotypes	19
3.3.2. Variation temporelle des niches isotopiques	22
3.4. Variations spatiales de l'assemblage	24
3.4.1. Comparaison spatiale des morphotypes	24
3.4.2. Variations spatiales des niches isotopiques	25
3.5. Relation tailles – rapports isotopiques	28
3.6. Comparaison des niches isotopiques entre les communautés	35
3.6.1. Approche temporelle	35
3.6.2. Approche spatiale	38
Discussion.....	41
4.1. Diversité des morphotypes.....	41
4.2. Écologie trophique des morphotypes	41
4.3. Relation tailles - rapports isotopiques.....	44
4.4. Niches trophiques.....	46
4.5. Comparaison temporelle	47
4.6. Comparaison spatiale	47
4.7. Réflexion sur les communautés.....	48
4.8. Commentaires et perspectives.....	49
Conclusion.....	50
Annexes.....	51
Références	56

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier chaleureusement mes co-promoteurs Gilles Lepoint et Bruno Frédéric pour leur temps passé à lire et corriger toutes mes versions et pour leurs critiques et suggestions très pertinentes. Ils ont réussi à faire lumière quand je me perdais dans les nombreux résultats et m'ont guidé jusqu'à la version finale ici présente. Je leur en suis très reconnaissante.

Merci à Loïc Michel pour son humour et ses réponses rapides et détaillées sur SIBER.

Merci à tous les chercheurs de l'IHSM et de l'ULiège impliqués dans la récolte et le traitement des données utilisées dans ce mémoire. En particulier, merci au Dr. Henitsoa Jaonalison, à Helga Ravelohasina et à Dominique Ponton pour leur implication dans la récolte et l'étude des données en amont.

Je voudrais ensuite remercier du fond du cœur ma famille pour leur confiance indéfectible et leur soutien.

Merci à mes amis qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de ce travail

Merci à Patrick et Sophie pour leurs précieux conseils.

Merci à Islem et Despina pour leur bonne humeur et leur présence réconfortante.

Merci à tout Tintange et Thérèse pour leur soutien et leurs encouragements.

Merci à tous les autres mémorants présents au même moment dans le laboratoire pour leur soutien et leur sympathie.

Merci à tout le laboratoire d'Océanologie de l'ULiège pour la bonne ambiance, les sourires et les petits drinks du vendredi soir.

Merci au professeur Brian Hayden pour ses nombreuses vidéos et la clarté de ses explications.

Et un chaleureux remerciement à toutes ces personnes inconnues qui ont un jour pris le temps de répondre aux questions posées sur les forums. Sans le savoir, ils m'ont été d'une aide très précieuse en me permettant de surmonter les nombreux pépins rencontrés lors de l'analyse des données.

Enfin, merci à mes lecteurs pour le temps qu'ils passeront à lire mon mémoire et qui, je l'espère, les intéressera.

Résumé

Le présent travail cherche à évaluer la variation temporelle et spatiale de la diversité trophique présente au sein d'assemblages de poissons associés aux herbiers de phanérogames de régions tropicales. Durant mon mémoire, j'ai pu comparer la diversité isotopique de plusieurs assemblages de poissons associés aux herbiers du Grand Récif de Tuléar (GRT) à Madagascar collectés en 2016, 2017 et 2018 durant la saison chaude sur les sites des villages d'Ankilibe et de Sarodrano. Les isotopes du carbone ($^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$), de l'azote ($^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$) et du soufre ($^{34}\text{S} : ^{32}\text{S}$) ont été utilisés pour quantifier et comparer la diversité trophique présente au sein des espèces et des assemblages. La description des assemblages illustre une très grande diversité de poissons dans les herbiers du GRT et confirme la présence de nombreux juvéniles. Une relation significative entre la taille des poissons et certains rapports isotopiques suggère la présence de variations trophiques au cours de la croissance chez plusieurs morpho-espèces. Certaines morpho-espèces montrent des différences isotopiques significatives entre les années ou entre les sites alors que d'autres ne semblent pas être impactées et conservent une composition isotopique constante. Certaines morpho-espèces montrent également des différences importantes de leur variance trophique dans l'espace et dans le temps, suggérant l'existence d'une plasticité trophique. Enfin, d'un point de vue communautaire, le site de Sarodrano, qui est moins impacté par divers facteurs anthropiques (p. ex. : pression de pêche), semble afficher une diversité trophique supérieure à celui d'Ankilibe.

The present work aims to evaluate the temporal and spatial variation of the trophic diversity present within fish assemblages associated with phanerogam meadows in tropical regions. During my master's thesis, I have compared the isotopic diversity of several fish assemblages associated with seagrass meadows in the Great Reef of Toliara (GRT) in Madagascar. Sets of data were collected in 2016, 2017, and 2018 during the warm season at Ankilibe and Sarodrano village sites. Carbon ($^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$), nitrogen ($^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$) and sulfur ($^{34}\text{S} : ^{32}\text{S}$) isotopes were used to quantify and compare the trophic diversity present within species and assemblages. The description of the assemblages illustrates a very high diversity of fish in the GRT seagrass meadows and confirms the presence of numerous juveniles. A significant relationship between fish size and some isotope ratios suggests the existence of trophic variation during growth for several morphospecies. Some morphospecies show significant isotopic differences between years or between sites while others do not seem to be impacted and maintain a constant isotopic composition. Some morphospecies also show significant differences in their trophic variance in space and time, suggesting the existence of trophic plasticity. Finally, from a community point of view, the Sarodrano site, which is less impacted by various anthropic factors (e.g. fishing pressure), seems to display a higher trophic diversity than the Ankilibe site.

Glossaire

δ (‰) : rapport isotopique. Il mesure de la quantité de l'isotope lourd sur l'isotope léger dans un échantillon par rapport à celle retrouvée dans un standard universel de l'isotope concerné.

$\delta^{13}\text{C}$ (‰) : rapport des isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$). Dans les habitats coralliens, le rapport isotopique du carbone est indicateur du lieu de nourrissage et des types de sources de nourriture consommées [Peterson et Fry, 1987].

$\delta^{15}\text{N}$ (‰) : rapport des isotopes stables de l'azote ($^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$). Dans les habitats coralliens, le $\delta^{15}\text{N}$ est indicateur des types de sources de nourriture consommées et de la position trophique du consommateur [Peterson et Fry, 1987].

$\delta^{34}\text{S}$ (‰) : rapport des isotopes stables du soufre ($^{34}\text{S} : ^{32}\text{S}$). Dans les habitats coralliens, le rapport isotopique du soufre est indicateur des types de sources de nourriture consommées et du lieu de nourrissage du consommateur, en particulier pour différencier les zones benthiques des zones pélagiques [Peterson et Fry, 1987 ; Szpak et Buckley, 2020].

Biplots : diagrammes de double projection qui représentent à la fois les variables représentées par les axes et les observations représentées par les points [Gabriel, 1971]. Dans ce travail, les biplots sont une représentation de l'espace isotopique à deux dimensions avec comme variables les rapports isotopiques.

CD (Mean distance to centroid) : distance euclidienne des valeurs isotopiques moyennes d'une espèce avec le centroïde de l'enveloppe convexe dans un espace isotopique. C'est un proxy du degré de diversité trophique d'une communauté [Layman *et al.*, 2007].

Centroïde : dans un espace isotopique à deux dimensions formé par exemple par les axes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, le centroïde est le point correspondant à la valeur moyenne du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ de toutes les espèces confondues [Layman *et al.*, 2007].

Enveloppe convexe (Convex Hull) : la plus petite surface possible comprenant tous les points dans un espace isotopique à deux dimensions. Elle permet d'étudier et de comparer la niche isotopique des communautés. Elle ne tient pas compte des incertitudes liées à la variabilité isotopique naturelle et à l'échantillonnage [Layman *et al.*, 2007 ; Jackson *et al.*, 2011].

GRT : Grand Récif de Tuléar. Récif tropical localisé au Sud-Ouest de Madagascar dans le Canal du Mozambique (Océan Indien).

MNND (Mean Nearest Neighbor Distance) : distance moyenne au plus proche voisin. Elle permet de mesurer la densité globale des amas de points composant la niche isotopique d'une espèce [Layman *et al.*, 2007].

Niche écologique : hypervolume dans un espace à n-dimension dans lequel une population peut survivre et se reproduire et où chaque axe représente un paramètre environnemental [Hutchinson, 1957].

Niche isotopique : partie de la niche écologique construite à l'aide d'un sous-ensemble de dimensions biotiques ou abiotiques définies par des rapports isotopiques dans un espace isotopique. Elle permet d'obtenir des informations quantitatives sur les ressources et l'habitat utilisés par l'espèce [Newsome *et al.*, 2007].

Niche trophique : partie de la niche écologique construite à l'aide d'un sous-ensemble de dimensions liées aux ressources trophiques et à l'habitat [Lepoint et Michel, 2021].

Ontogénie : développement de l'individu, depuis l'œuf fécondé jusqu'à l'état adulte [Larousse, 2022].

Position trophique : mesure écologique qui atteste des interactions alimentaires d'une espèce au sein d'un réseau trophique. Elle permet de comparer la position relative d'un consommateur par rapport aux autres espèces de ce réseau [Vander Zanden et Rasmussen, 1996 ; Vander Zanden et Rasmussen, 1999].

Proxy : variable de mesure indirecte corrélée positivement ou négativement à la variable d'intérêt et utilisée à sa place si cette variable n'est pas mesurable directement [Black *et al.*, 2009].

SD (Standard Deviation) : écart-type ou déviation standard. Est une mesure de la dispersion d'un échantillonnage autour de sa moyenne.

SDNND (Standard Deviation of the Nearest Neighbor Distance) : déviation standard de la distance moyenne de chaque point avec son plus proche voisin. Tout comme la MNND, elle mesure l'homogénéité de la distribution des amas de points mais sera moins influencée par la taille de l'échantillonnage [Layman *et al.*, 2007].

SEA (Standard Ellipse Area) ($\%^{2}$) : aire de l'ellipse standard. Définie comme l'ellipse englobant 40% des points dans un espace isotopique. Elle est une mesure de la taille relative des niches isotopiques des espèces [Jackson *et al.*, 2011].

SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R) : ellipses Bayésiennes des isotopes stables dans R. Est un ensemble de métriques Bayésiennes, proposées par Jackson *et al.*, 2011, qui permet de comparer les niches trophiques entre les espèces et entre les communautés en limitant les erreurs liées à l'échantillonnage [Jackson *et al.*, 2011].

TA (Total Area) ($\%^{2}$) : aire totale de l'enveloppe convexe. Est un proxy de l'étendue de la diversité trophique de la communauté étudiée [Layman *et al.*, 2007].

Avant-propos

Avec ses 5 500 kilomètres de côtes et ses deux millions d'habitants vivants à moins de 30 kilomètres des récifs coralliens [Burke *et al.*, 2011], Madagascar est un pays à faible revenu [FAO, 2021] dont les activités maritimes jouent un rôle primordial dans la vie sociale et économique de ses habitants. Avec un secteur agricole relativement peu développé, les habitants ont tendance à se tourner vers le secteur halieutique pour assurer leur subsistance [Gillibrand *et al.*, 2007]. En 2018, le secteur de la pêche assurait la subsistance de 1,5 millions de personnes à Madagascar et représentait 7% du PIB du pays. Par ailleurs, 20% de la consommation de protéines animales consommées à Madagascar provient de la pêche [Worldbank, 2020]. Dans ce contexte, la pêche artisanale représente une source de revenu importante pour les populations côtières malgaches [Cooke *et al.*, 2000].

Les techniques de pêche traditionnelles et non mécanisées peuvent être dommageables pour les habitats marins. Par exemple, la large distribution de moustiquaires dans le pays, avec initialement pour objectif de diminuer l'incidence de la malaria [Talapko *et al.*, 2019], a rendu ces filets très accessibles et attractifs pour les pêcheurs. Compétitifs par leur disponibilité, leur faible coût et leur facilité d'utilisation, ces filets moustiquaires utilisés comme sennes de plage présentent des mailles très fines, généralement ≤ 3 mm, et n'appliquent ainsi aucune sélectivité quant à la taille des poissons capturés. De ce fait, appliqués à la pêche, ces filets se révèlent très efficaces et capturent un nombre élevé de poissons de petites tailles et donc de nombreux juvéniles. La pression de pêche exercée par l'utilisation de filets moustiquaires contribue à la réduction des ressources halieutiques récifales, avec pour conséquence, une diminution de la biomasse et de la diversité ichthyologique dans les eaux côtières concernées [Short *et al.*, 2018].

Dans ce contexte, une étude approfondie de la diversité ichthyologique associée à l'écosystème des herbiers à Madagascar est capitale afin de mieux comprendre les changements écologiques qui s'opèrent suite à cette pression halieutique et de mieux appréhender la capacité de résilience des communautés. De meilleures connaissances sur les interactions écologiques d'un écosystème est une première étape pour améliorer sa protection. Un angle d'approche de ces interactions est l'étude de l'écologie trophique en milieu côtier.

Introduction

1.1. Le Grand Récif de Tuléar

Sur la côte Sud-Ouest de Madagascar, à deux kilomètres de la ville de Tuléar, s'étend le Grand Récif de Tuléar (GRT). Long de 17 km et d'une largeur variant de 1,5 à quatre kilomètres [Chevalier *et al.*, 2015], le GRT est délimité au nord par le delta du fleuve Fiherenana (Figure 1) et au sud par l'estuaire du fleuve Onilahy [Andréfouët *et al.*, 2012]. La surface totale du GRT avoisine les 33 km² [Andréfouët *et al.*, 2012]. Il se compose de récifs barrières et frangeants, de bancs de coraux fortement dégradés et d'un lagon [Laroche et Ramananarivo, 1995]. Une fois le récif passé, les profondeurs augmentent abruptement pour atteindre cent mètres à une distance d'un kilomètre puis mille mètres passés deux kilomètres [Chevalier *et al.*, 2015]. Dans la région de Tuléar, le marnage est de type semi-diurne et l'amplitude des vagues peut aller jusqu'à 3,2 mètres [Harmelin-Vivien, 1981].

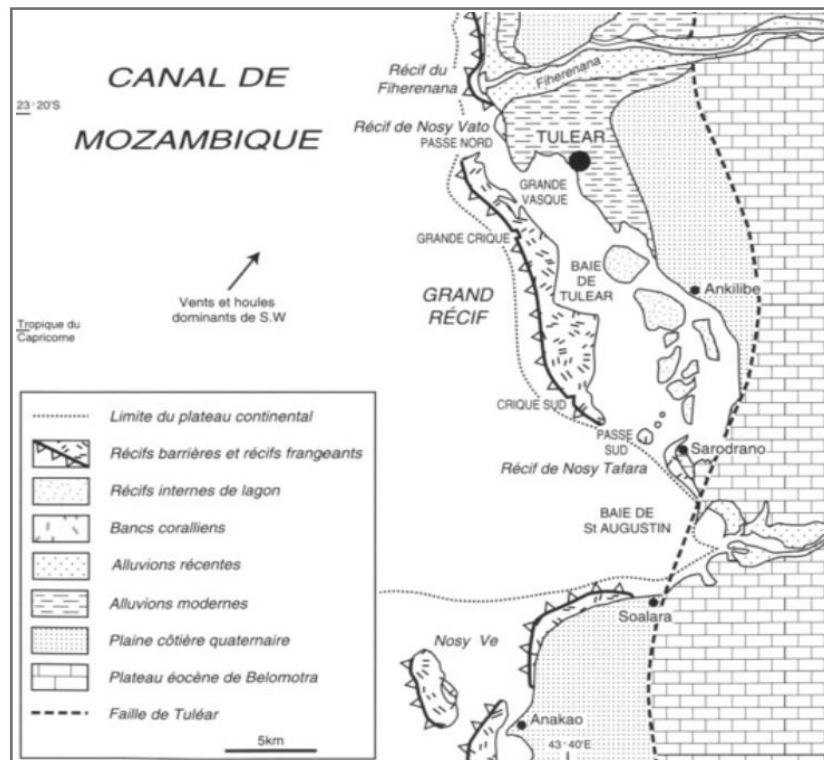


Figure 1 : Représentation du récif dans la région de Tuléar [Vasseur, 1997 d'après Clausade *et al.*, 1974]

Le récif du GRT est de type subtidal. À marée haute, le récif et le lagon situé derrière le récif sont submergés, avec une hauteur de submergence de 1,5 mètres au-dessus du niveau moyen de la mer. Le platier du récif est exposé à marée basse. Deux passages connectent le lagon à l'océan à travers le récif et permettent de renouveler les eaux lagunaires par les masses d'eau de l'océan ouvert [Chevalier *et al.*, 2015]. Entre la ville de Tuléar au nord et le village de Sarodrano au sud, le récif est de type intermédiaire entre un type frangeant et un type barrière [Battistini, 1959] (Figure 1). En 50 ans (1962-2011), le GRT a perdu environ 65% de sa surface

de coraux vivants en raison notamment des cyclones, du blanchissement des coraux, de la sédimentation mais surtout de l'utilisation du récif par les populations locales, avec un secteur halieutique qui n'a cessé de se développer au cours du temps à Madagascar [Andréfouët *et al.*, 2012]. En effet, Madagascar fait face à une importante croissance démographique depuis un demi-siècle. De 1970 à 2020, la population est passée de 6 576 305 à 27 691 019 habitants (+421%) et le pays affichait encore un taux de croissance démographique de +2,64% en 2020 [Worldbank, 2020]. Cette augmentation d'habitants accroît la demande en nourriture, en particulier en ressources marines, augmentant du même fait le nombre de pêcheurs. Ce phénomène risque de se renforcer en raison d'un climat de plus en plus aride qui oblige de nombreux agriculteurs malgaches à se tourner vers la pêche [Bruggemann *et al.*, 2012].

Une augmentation de la pression causée par la pêche dans les zones côtières cause une réduction de l'abondance des poissons, une diminution de leur diversité spécifique, de leurs traits fonctionnels ainsi qu'une diminution des rôles écosystémiques apportés par les communautés de poissons [Vieira *et al.*, 2020].

Plus particulièrement, les filets de type sennes de plages, comme ceux utilisés dans le GRT, diminuent le nombre d'individus et la variété des espèces retrouvés dans les assemblages ichtyologiques des herbiers. En plus de son haut taux de capture des juvéniles et de sa faible sélectivité spécifique, cette technique de pêche intrusive cause des perturbations physiques sur le substrat et les espèces de phanérogames.

1.2. Herbiers tropicaux de l'Indo-Pacifique

1.2.1. Description et rôles écologiques des herbiers de phanérogames marines

Les phanérogames marines sont des plantes à fleurs (angiospermes) aux organes de fructification apparents. Elles constituent un groupe monophylétique (Alismatiflorae) chez les Monocotylédones, ayant colonisé les océans il y a environ cent millions d'années. Les phanérogames marines comptent 68 espèces décrites réparties dans trois familles de plantes totalement marines (les Zosteraceae, les Posidoniaceae et les Cymodoceaceae), et une famille aquatique (les Hydrocharitaceae) qui comprend trois genres de plantes marines (*Thalassia*, *Halophila* et *Enhalus*) (Figure 2) et dix-sept genres de plantes d'eau douce. Quatre genres de phanérogames marines sont inféodés au milieu tropical : *Enhalus*, *Halodule*, *Syringodium* et *Thalassia* et trois autres y sont majoritairement inféodés : *Cymodocea*, *Halophila* et *Thalassodendron* (Figure 2) [Hily *et al.*, 2010].

Les espèces de phanérogames marines sont présentes dans tous les océans du monde, à l'exception de l'Antarctique. Elles recouvrent environ 500 000 km² soit 10% des zones côtières mondiales [Hily *et al.*, 2010]. Elles sont retrouvées dans les zones marines peu profondes avec comme principale limitation l'apport en lumière. Les phanérogames sont des espèces dites « ingénieuses » car leur présence permet l'instauration d'écosystèmes d'importance majeure dans les milieux marins. Elles abritent une faune et une flore riche et abondante, assurant de nombreux rôles écologiques essentiels comme des zones de refuges, des zones de

nurseries, des zones de reproduction ou encore des zones d'alimentation [Hily *et al.*, 2010]. Leur utilisation comme zone de nurserie pour de nombreuses espèces ichthyologiques, dont certaines d'intérêt commercial, est rendue possible par leur disponibilité en nourriture consommée par les juvéniles et leur structure physique complexe qui offre un abri contre les prédateurs [Gillanders, 2007].

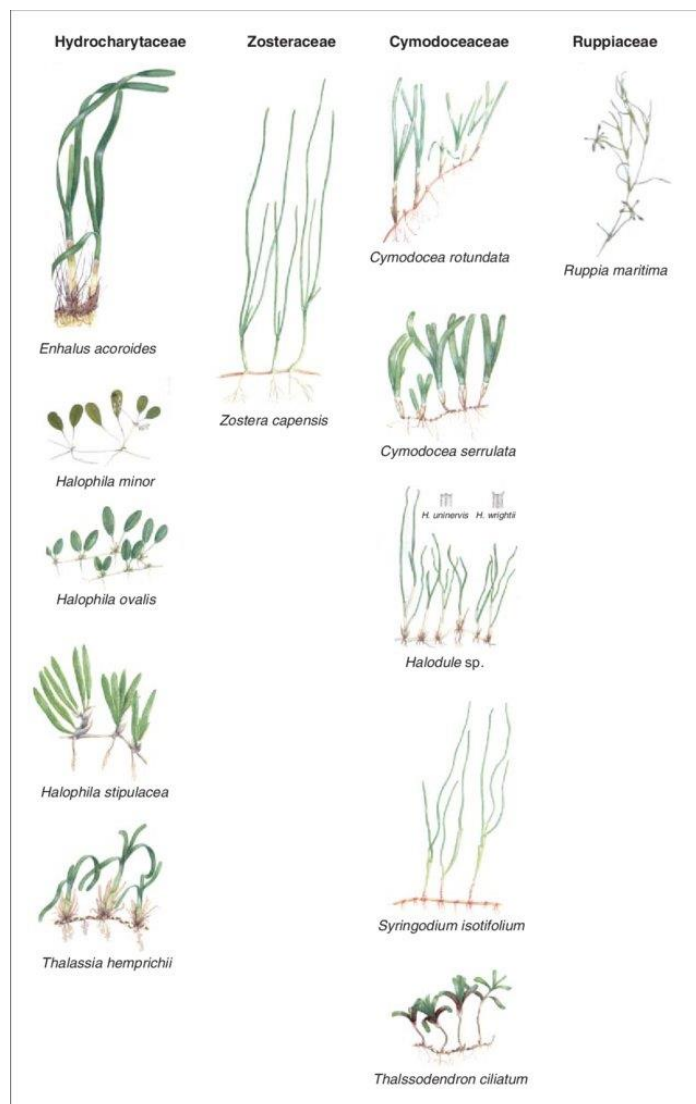


Figure 2 : Espèces présentes dans les herbiers de l'Ouest de l'océan Indien [Gullström *et al.*, 2002 d'après Richmond, 1997]

1.2.2. Caractéristiques des herbiers de la région de Tuléar à Madagascar

Dans le Grand Récif de Tuléar, les herbiers sont généralement localisés au niveau du platier interne des récifs et sont entourés de bancs de sable et de zones plus profondes, en forme de cuvettes, qui restent remplies d'eau à marée basse. Les rythmes tidaux déterminent la biodiversité présente. Huit espèces de phanérogames marines ont été identifiées dans la région du GRT : *Cymodocea rotundata*, *Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis*, *Halophila ovalis*, *Halophila stipulacea*, *Syringodium isoetifolium*, *Thalassia hemprichii* et *Thalassodendron ciliatum* (Figure 2) [Hantanirina et Benbow, 2013].

1.3. Ichtyofaune présente dans le Grand Récif de Tuléar

1.3.1. Diversité spécifique

Encore trop peu d'études écologiques ont été réalisées dans les récifs du Sud-Ouest de Madagascar [Gillibrand *et al.*, 2007] malgré l'importance que représentent les ressources halieutiques pour la région et ses habitants, et malgré la constante augmentation de l'effort de capture. Par ailleurs, réaliser un inventaire ichtyologique complet n'est pas chose facile. Les études *in situ* ne prennent en compte que les espèces non-cryptiques [Gillibrand *et al.*, 2007] alors que les récoltes à partir de filet de pêche ne capturent qu'une partie des espèces présentes, dont la composition varie selon le type de pêche, la taille des filets ou le moment de la journée. De nombreuses espèces peuvent manquer à l'échantillonnage, comme les espèces nocturnes, les espèces peu mobiles ou celles de tailles trop petites ou trop grandes pour les filets.

En 2007, Gillibrand et son équipe ont étudié la diversité ichtyologique retrouvée dans le système corallien du Sud-Ouest de Madagascar. L'étude a été réalisée à Andavadoaka, à 170 km au nord de la ville de Tuléar. Plusieurs zones ont été étudiées, définies selon leur morphologie et la végétation présente. Après une année de comptages visuels, ils ont comptabilisés un total de 334 espèces de poissons non-cryptiques. Huit catégories ont été définies sur base de l'alimentation de ces espèces : les herbivores, les omnivores, les carnivores diurnes, les carnivores nocturnes, les piscivores, les mangeurs d'invertébrés sessiles, les planctonivores diurnes et les planctonivores nocturnes. La richesse ichtyologique découverte sur ce site était étonnement élevée, dépassant celle observée dans les îles Glorieuses, Geysers et Zélée, Juan de Nova, Mayotte et la Réunion [Gillibrand *et al.*, 2007].

Il a été observé que généralement, les récifs autour des îles abritent une diversité biologique plus faible que les récifs associés à des morceaux de continents plus vastes [Randall, 1998]. Il est probable que cette tendance s'inverse dans le futur, en raison du fait que les plus grandes zones habitables causent souvent des pressions anthropiques plus importantes sur les récifs, notamment par la pêche commerciale [Gillibrand *et al.*, 2007].

1.3.2. Diversité trophique

La diversité trophique des poissons associés au Grand Récif de Tuléar varie selon le type d'écosystème étudié. En 2019, Jaonalison a réalisé un inventaire ichtyologique à partir de filets de sennes dans les habitats récifaux et les herbiers de phanérogames du GRT (Figure 3). Il a mis en évidence 232 espèces appartenant à 51 familles différentes [Jaonalison, 2019 ; Jaonalison *et al.*, 2022]. La majorité de ces espèces étaient inféodées aux herbiers du GRT. Seules quinze d'entre-elles étaient également retrouvées dans les écosystèmes de type mangroves [Roncalli, 2020]. La richesse spécifique observée dans le GRT par Jaonalison en 2019 paraissait inférieure à celles observées dans les îles Glorieuses (332 espèces), à Juan de Nova (299), au Geysers et à la Zélée (294), à Mayotte (239) et à la Réunion (257 espèces) [Durville *et al.* 2003 ; Chabanet & Durville 2005 ; Chabanet 1994 ; Chabanet *et al.*, 2002 ; Chabanet 1994]. Cependant, les échantillonnages ne sont pas comparables. Alors que ces différentes études visaient à attester de la diversité spécifique d'un milieu,

l'échantillonnage réalisé par Jaonalison en 2019 à l'aide de filets de senne (Fig. 3) ne permettait pas de refléter toute la biodiversité présente dans le GRT. Des études ultérieures seront nécessaires pour attester plus précisément de la richesse spécifique actuellement présente dans le Grand Récif de Tuléar.



Figure 3 : Pêche à l'aide d'un filet de senne de type moustiquaire et captures réalisées par des pêcheurs traditionnels locaux dans le Grand Récif de Tuléar à Madagascar (Photos : Gilles Lepoint)

Dans le GRT, les espèces omnivores, piscivores et « piscivores et consommateurs d'invertébrés » se retrouvent plus fréquemment dans les écosystèmes mangroves que dans les herbiers qui eux abritent une proportion plus élevée de consommateurs d'invertébrés et de planctonophages. Au niveau des répartitions trophiques, il y a une forte prédominance des espèces « piscivores et consommateurs d'invertébrés » dans les mangroves et une prédominance partagée entre les catégories « piscivores et consommateurs d'invertébrés » et « consommateurs d'invertébrés » dans l'herbier (Figure 4) [Roncalli, 2020].

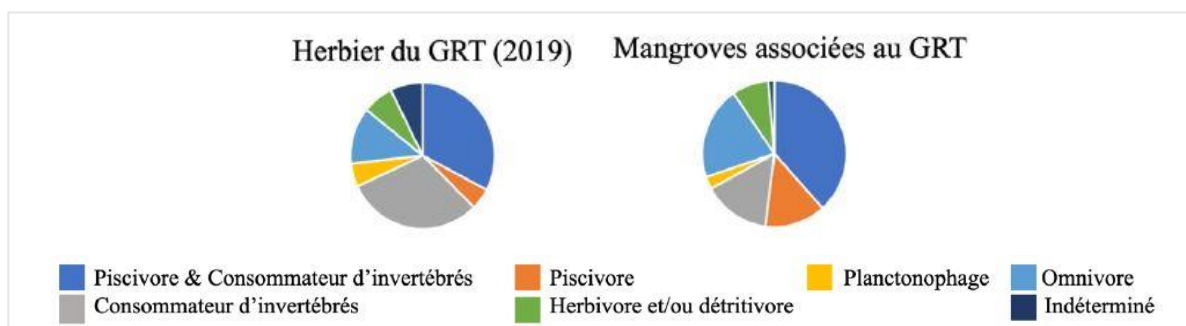


Figure 4 : Diversité trophique des assemblages de poissons téléostéens associés au Grand Récif de Tuléar (GRT) [Roncalli, 2020]

1.3.3. Diversité de l'utilisation des herbiers

Les herbiers de phanérogames peuvent être utilisés de différentes manières selon les espèces. Certaines vont les utiliser comme lieu de nurserie et migreront vers d'autres habitats une fois leur maturité sexuelle atteinte. D'autres viendront occuper les herbiers de manière occasionnelle (p. ex. pour s'abriter en cas de mauvaises conditions météo, ou encore pour chasser, comme certains prédateurs qui vivent dans les récifs coralliens et qui viennent la nuit chasser dans les herbiers).

Enfin, certaines espèces les utiliseront comme lieu d'habitat et y passeront toute leur vie. Ces différentes espèces peuvent être séparées en trois catégories : les « espèces résidentes » qui resteront toute leurs vies

associées aux herbiers, les « espèces transitoires cycliques » qui utiliseront les herbiers seulement durant une partie de leur ontogénie, et les « espèces transitoires ponctuelles » retrouvées dans les herbiers à titre occasionnel.

1.4. Niches écologiques

1.4.1. Niches et déplacements ontogéniques chez les poissons récifaux

Les déplacements ontogéniques d'une niche écologique vers une autre reposent sur la balance risques-bénéfices entre la prédation et le potentiel de croissance dans la niche. Ils sont conditionnés par la compétition inter et intraspécifique, les différences entre individus, les différences génétiques entre espèces résidentes et transitoires et par le résultat de la pression de sélection naturelle [Kimirei *et al.*, 2013]. Ces migrations peuvent être déclenchées par une variation des facteurs abiotiques (température, salinité, turbidité, etc.) ou biotiques (présence de prédateurs, compétition, etc.). Les espèces qui changent de niche écologique au cours de leur ontogénie sont dites espèces à « écophases » [Nagelkerken *et al.*, 2002]. Des sous-populations de ces espèces, séparées spatialement parfois pour de longues périodes, peuvent exister et être différenciées notamment grâce à la taille des individus [Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003].

Les déplacements ontogéniques sont très fréquents dans les environnements marins tropicaux. Ils impliquent généralement un déplacement d'un habitat proche de la côte et riche en végétation, adapté aux juvéniles (herbiers, mangroves, forêts d'algues), vers un milieu plus profond, avec des habitats fractionnés, qui convient mieux aux besoins écologiques des adultes [Hily *et al.*, 2010 ; Kimirei *et al.*, 2013].

Une étude menée par Nagelkerken et ses collègues en 2002 démontre l'importance de ces déplacements ontogéniques. Elle met en évidence l'absence de certaines espèces de poissons, dont plusieurs d'intérêt commercial, dans les récifs coralliens non-associés à un habitat végétalisé. Sur dix-sept espèces couramment observées dans les récifs, onze étaient absentes ou en très faible abondance dans les récifs coralliens éloignés des écosystèmes de type mangroves ou herbiers [Nagelkerken *et al.*, 2002].

1.4.2. Niches trophiques et lien avec les isotopes stables

Chaque individu est caractérisé par une alimentation plus ou moins diversifiée, spécifique à sa taille, son stade de vie, son espèce et sa population. Aux stades les plus jeunes, les larves de poissons côtiers tropicaux ont tendance à être zooplanctonophages, avec une majorité se nourrissant de copépodes [Sampey *et al.*, 2007 ; Leis et McCormick, 2002]. Au stade juvénile, elles se tournent progressivement vers un régime plus omnivore. Le type de régime alimentaire se détermine une fois la maturité atteinte [Kuo et Shao, 1991 ; Benavides *et al.*, 1994].

Difficile à étudier, la niche trophique d'une espèce peut être approchée par un proxy : la niche isotopique. Elle repose sur la mesure des rapports isotopiques de différents individus d'une espèce [Layman *et al.*, 2007 ; Newsome *et al.*, 2007]. On mesure généralement les rapports d'abondance des isotopes stables du carbone,

de l'azote et, plus rarement, du soufre (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques). À noter tout de même que les concepts de niches trophiques et de niches isotopiques sont deux concepts différents qui ne doivent pas être confondus [Jackson *et al.*, 2011 ; Layman *et al.*, 2007].

La niche isotopique d'une population dépend des changements d'habitats, du type de régime alimentaire et de la variabilité isotopique des sources de nourriture consommées, dont les rapports isotopiques ont tendance à évoluer dans le temps et l'espace [Flaherty et Ben-David, 2010 ; Bearhop *et al.*, 2004 ; McCormick et Makey, 1997]. Elle peut aussi être soumise à des variations importantes en cas de perturbation du milieu.

Les niches isotopiques occupées par les morphotypes peuvent être représentées par des ellipses tracées dans un espace isotopique. L'aire des ellipses standards (SEA) permet d'estimer la taille relative des niches isotopiques. Une SEA élevée indique des différences importantes de valeurs isotopiques au sein du groupe étudié, souvent associées à un comportement trophique plus généraliste, tandis qu'une SEA de plus petite taille peut indiquer une alimentation plus spécialisée [Bearhop *et al.*, 2004 ; Jackson *et al.*, 2011 ; LeBourg, 2020]. Un recouvrement des niches isotopiques peut indiquer un partage des ressources alimentaires entre les groupes et/ou l'utilisation d'un même habitat. À noter que certaines sources de nourriture, bien que très différentes écologiquement, peuvent avoir des compositions isotopiques similaires [Lepoint *et al.*, 2016].

Le partage d'une même niche trophique entre deux espèces peut résulter en une compétition pour les ressources, ce qui conduit souvent à la suprématie d'une espèce sur l'autre ou au « shift » de niche trophique de l'une des deux espèces. Un shift alimentaire peut aussi s'opérer en cas de modification de la disponibilité des sources de nourriture, ce qui favorise alors souvent les espèces les plus résilientes qui peuvent compter sur une plus grande diversité de sources alimentaires.

Par ailleurs, de nombreuses espèces présentent des cycles de vie complexes. Au cours de l'ontogénie d'une espèce, des changements morphologiques, comportementaux ou trophiques peuvent résulter en un changement de niche écologique [McCormick et Makey, 1997]. Selon une estimation de Werner en 1988, 80% des espèces animales subiraient des changements de niche au cours de leur cycle de vie [Werner, 1988].

Chez les poissons, une métamorphose s'observe généralement lorsque l'individu passe de sa forme larvaire (étape dispersive) à sa forme juvénile (étape généralement plus sédentaire). Des changements continuent à s'opérer durant la croissance des juvéniles jusqu'à leur stade adulte. Ils s'accompagnent parfois d'un changement d'habitat et/ou de changements trophiques, et donc d'un changement de niche écologique [McCormick et Makey, 1997]. Dans les données isotopiques, les shifts trophiques ne sont visibles qu'après une certaine période, correspondant au temps de renouvellement des tissus étudiés, lui-même dépendant de la vitesse de croissance des individus. Pour les muscles de poissons adultes, le temps de renouvellement du tissu est d'environ six mois [Tieszen *et al.*, 1983]. Une fois que la composition isotopique d'un individu se stabilise dans le temps, on dit que l'individu a atteint son équilibre isotopique.

1.5. Principes des analyses isotopiques

La composition isotopique d'un individu est similaire à la composition isotopique globale de son bol alimentaire et donc de ses sources de nourriture, moyennant un facteur de correction. Ce facteur de correction est dû au fractionnement isotopique, un phénomène qui se déroule dans le corps du consommateur lors de l'assimilation des aliments consommés dans ses tissus. En conséquence, les consommateurs ont tendance à être enrichis en isotope lourd par rapport à leurs proies. Le fractionnement isotopique varie selon le tissu observé, l'espèce, la taille des individus [Sholto-Douglas *et al.*, 1991] mais aussi selon le proxy isotopique étudié [Peterson et Fry, 1987]. Les valeurs isotopiques du soufre n'augmentent pas avec le niveau trophique [Peterson et Fry, 1987]. Celles du carbone augmentent de manière modérée, avec pour les muscles de poisson, un enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ de 1,2 à 3,9‰ entre le consommateur et sa proie [Elsdon *et al.*, 2010]. L'azote en revanche montre un fractionnement isotopique important, avec un enrichissement des valeurs isotopiques de 2,7 à 7,8‰ dans les muscles de poissons par rapport aux sources de nourriture [Elsdon *et al.*, 2010]. Cet important fractionnement du $\delta^{15}\text{N}$ s'explique par une composition urinaire du consommateur (urée et NH_3) appauvrie en isotope lourd (^{15}N) [Peterson et Fry, 1987].

Dans les habitats coralliens, les rapports isotopiques du carbone et du soufre sont indicateurs de l'habitat et des sources de nourriture des individus étudiés [Peterson et Fry, 1987 ; Fry *et al.*, 2008 ; DeNiro *et al.*, 1978]. Plus spécifiquement, le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est utile pour déterminer les sources de producteurs primaires consommés à la base du réseau trophique des organismes étudiés. De son côté, le $\delta^{34}\text{S}$ est indicateur de l'origine des sources de nourriture, en particulier pour différencier les sources benthiques des sources d'origine pélagique [Peterson et Fry, 1987 ; Fry *et al.*, 2008]. Dans les milieux marins benthiques, les sédiments contiennent de grandes quantités de sulfures (S^{2-}) alors que dans la colonne d'eau, le soufre inorganique est principalement présent sous forme de sulfates (SO_4^{2-}) [Fry *et al.*, 2008]. Les rapports isotopiques du soufre seront donc généralement plus élevés pour les espèces consommatrices de zooplancton pélagique que pour les organismes consommant des sources de nourriture benthiques ou lagunaires.

Enfin, dans les études écologiques, le $\delta^{15}\text{N}$ est plus communément employé comme indicateur de la position trophique des organismes étudiés. Un consommateur sera généralement d'un niveau trophique supérieur à celui de ses proies [Sholto-Douglas *et al.*, 1991]. Ainsi, un prédateur (consommateur secondaire ou tertiaire) affichera généralement des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées qu'un consommateur primaire.

Une relation positive entre la taille des poissons de récifs et le $\delta^{15}\text{N}$ peut être observée chez certaines espèces carnivores [Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003]. Elle s'explique par une augmentation de la taille des proies capturées par le poisson carnivore au cours de sa croissance. Cette relation n'est généralement pas observée chez les poissons herbivores issus des récifs [Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003].

Différentes métriques, les métriques de Layman, permettent d'obtenir des informations concernant les niches écologiques des communautés [Layman *et al.*, 2007]. La gamme de $\delta^{13}\text{C}$ (CR) est un proxy de la diversité des ressources alimentaires utilisées par les consommateurs de la communauté. Elle augmente quand la diversité des producteurs primaires consommés à la base du réseau augmente. La gamme de $\delta^{15}\text{N}$ (NR) est un proxy de la structure trophique verticale de la communauté. Elle est élevée quand les consommateurs ont des niveaux trophiques variés, ce qui suggère une plus grande diversité trophique dans le réseau. L'aire totale de l'enveloppe convexe (TA) est un proxy de la diversité des ressources utilisées par la communauté (Figure 5a). Elle dépend des consommateurs qui ont des rapports isotopiques extrêmes. La distance moyenne au centroïde (CD) mesure la diversité trophique moyenne entre les consommateurs (Fig. 5b). Elle sera élevée quand les consommateurs ont des rapports isotopiques extrêmes, indiquant des habitudes écologiques très spécifiques. Le centroïde correspond à la moyenne globale des rapports isotopiques de l'ensemble de la communauté étudiée. La distance moyenne au plus proche voisin (NND) mesure la densité globale des amas de points (Fig. 5c). Elle sera élevée quand les consommateurs utilisent des niches trophiques très différentes et sera faible en cas de redondance trophique parmi les espèces de la communauté. Enfin, la déviation standard de la distance au plus proche voisin (SDNND) mesure la distribution de la diversité trophique parmi les consommateurs (Fig. 5c). De faibles valeurs suggèrent des habitudes trophiques moins diversifiées entre les espèces de la communauté [Layman *et al.*, 2007 ; Lepoint et Michel, 2021].

1.1. Objectifs et question de recherche

Ce mémoire porte sur les relations trophiques associées aux communautés ichthyologiques qui vivent dans les herbiers de phanérogames marines à Tuléar, Madagascar. Les données proviennent de poissons capturés par des pêcheurs de la région de Tuléar, à l'aide de filets de senne de type moustiquaire à maille fine, peu sélectifs. La diversité spécifique des poissons tropicaux se voit menacée en raison d'une pression halieutique sélective, et de plus en plus intense, sur les individus et les espèces [Jackson *et al.*, 2001 ; Pandolfi *et al.*, 2003]. Il peut en résulter une cascade réactionnelle dans tout le réseau trophique et se traduire par une homogénéisation des traits biologiques et une perte de fonctions écologiques et fonctionnelles de la communauté [Micheli et Halpern, 2005]. Dans ce contexte, l'équilibre trophique au sein de la communauté peut se modifier.

Le présent travail cherche à étudier les comportements trophiques de différentes populations ichthyologiques retrouvées dans le GRT sur une échelle à la fois spatiale (comparaison entre sites) et temporelle (comparaison entre années). Les résultats se basent sur une analyse des rapports isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre contenus dans les muscles de poissons issus du GRT. Les isotopes permettent d'obtenir des informations sur l'écologie trophique des individus, de visualiser les niches trophiques des populations (illustrées par les niches isotopiques), d'étudier les éventuels shifts trophiques qui se déroulent dans l'assemblage (en utilisant la relation entre la taille des individus et leurs rapports isotopiques) et de comparer l'écologie trophique des communautés spatio-temporelles.

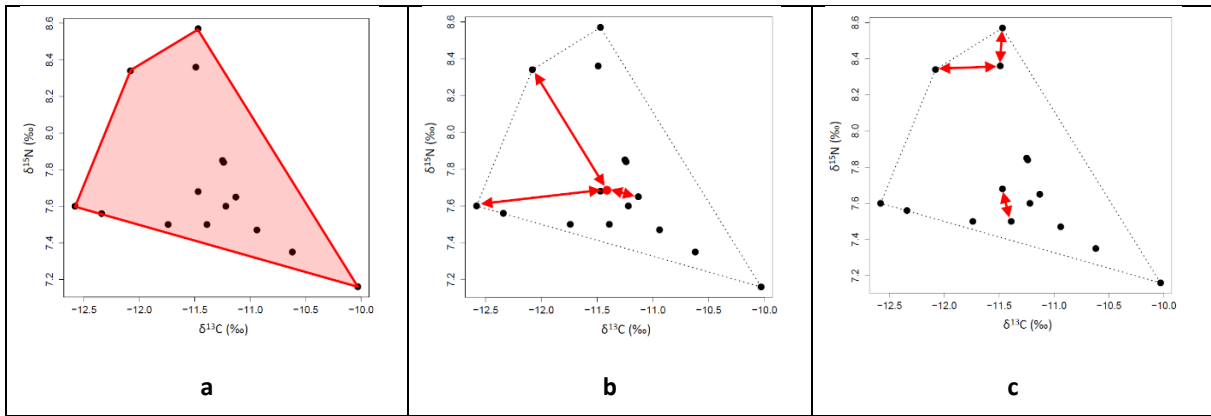


Figure 5. Illustration des métriques utilisées pour l'étude des communautés avec (a) l'aire totale de l'enveloppe convexe, (b) la distance moyenne au centroïde, (c) la distance moyenne au plus proche voisin et (c) la distance de la déviation standard au plus proche voisin [Lepoint et Michel, 2021]

Matériels et méthodes

2.1. Site de l'étude et échantillonnages

L'étude repose sur l'ichtyofaune associée aux herbiers de phanérogames marines du Grand Récif de Tuléar (GRT). Les prélèvements, photographies, mesures biométriques et identifications morphologiques et génétiques ont été réalisés dans le cadre de la thèse de doctorat du Dr. Henitsoa Jaonalison [Jaonalison, 2019] et dans le cadre du mémoire de Helga Ravelohasina (2021). Les poissons ont été échantillonnés sur deux sites distincts du GRT : Ankilibe et Sarodrano (Figure 6). Le site Ankilibe est situé en face du village d'Ankilibe, à 21 kilomètres au sud de la ville de Tuléar ($23^{\circ}25'43''S$, $43^{\circ}44'27''E$). Il s'agit d'un herbier de phanérogames marines dans le lagon situé à l'arrière du récif barrière du GRT. Le site Sarodrano, proche du village du même nom, est quant à lui situé plus au sud, à 26 km de Tuléar ($23^{\circ}31'04''S$, $43^{\circ}44'07''E$). Il s'agit également d'un milieu dominé par des herbiers, situé dans le lagon à l'arrière du récif [Ravelohasina, 2021].

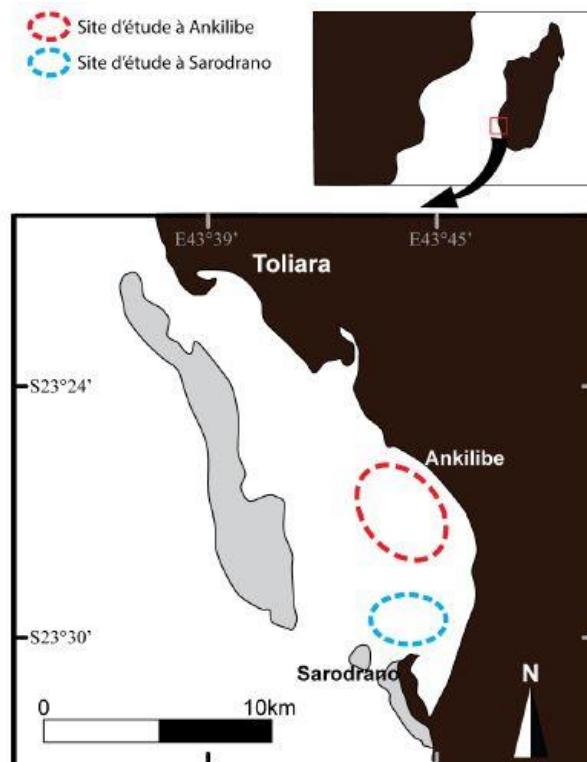


Figure 6 : Carte du Grand Récif de Tuléar dans le Sud-Ouest de Madagascar. Les sites de prélèvement sont affichés en pointillés (Ankilibe en rouge et Sarodrano en bleu) [Ravelohasina, 2021]

Les poissons ont été capturés durant l'avant-midi par des pêcheurs traditionnels malgaches. Les filets utilisés sont de type senne de fond construits avec du tissu moustiquaire d'une longueur d'environ 50 mètres. La technique de pêche consiste à déployer en cercle un filet à maille fine sur une hauteur d'eau de 50 cm à marée basse. La manœuvre s'effectue avec deux ou trois pêcheurs à pied sur la zone de pêche. La senne est refermée lentement et les poissons sont amenés dans une poche de fond (Fig. 7).

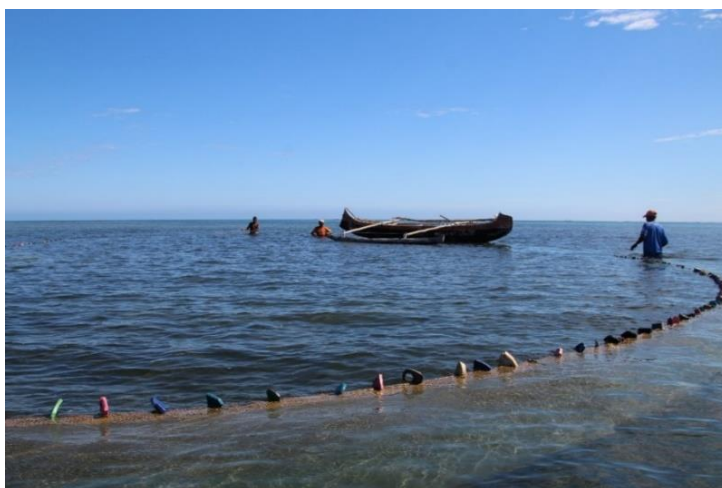


Figure 7 : Pêcheurs malgaches utilisant un filet de senne de type moustiquaire dans un herbier de phanérogames à Tuléar, Madagascar (Photo : Gilles Lepoint)

Deux prélèvements de poissons ont été réalisés annuellement durant trois ans, de 2016 à 2018. Les individus ont été récoltés durant la saison chaude à Madagascar qui s'étend de novembre à avril. Cette période a été choisie car elle correspond au moment où la richesse spécifique et l'abondance des captures sont les plus élevées [Laroche et Ramanarivo, 1995]. Au cours de ces récoltes, 235 morphotypes de poissons ont été identifiés, pour un total de 2231 individus.

2.2. Identification des espèces

Tout de suite après leur capture, les poissons ont été placés dans une glacière pour leur transport vers le laboratoire de l'Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM) de l'Université de Toliara. Les individus ont ensuite été dénombrés, pesés, photographiés (appareil Nikon D90 équipé d'un objectif Sigma Macro 105 mm), et identifiés jusqu'au plus petit niveau taxonomique possible, sur base de critères morphologiques et à l'aide de différentes clefs d'identification. Lors de cette étape, les individus ont été regroupés en espèces « morphologiques », c'est à dire en entités taxonomiques composées d'individus qui se ressemblent sur base de caractéristiques structurales (taille, forme, etc.) et qui reposent sur une identification visuelle (Fig. 8).



Figure 8 : Tri des poissons en différentes morpho-espèces par des chercheurs de l'IHSM (Photo : Gilles Lepoint)

Les individus une fois classés par espèce morphologique (ou morpho-espèce) ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse. La longueur standard (LS) a été définie ici comme la longueur allant de l'extrémité de la bouche jusqu'à la base du pédoncule caudal.

Un certain nombre de morpho-espèces a pu être identifié en utilisant ces critères morphologiques, mais certaines n'ont pas pu être identifiées en utilisant cette méthode. C'est notamment le cas d'individus juvéniles qui ne montraient pas les caractéristiques morphologiques utilisées dans les clefs d'identification. Une analyse ADN du gène CO1 a donc été réalisée en complément, ce qui a par ailleurs servi à confirmer le classement des individus dans les différentes espèces morphologiques.

Les différents morphotypes observés ont été identifiés à l'aide des livres de référence suivants :

- Bauchot, M.L.; Bianchi, G. Fiches FAO d'identification Des Espèces Pour Les Besoins de La Pêche. Guide Des Poissons Commerciaux de Madagascar (Espèces Marines et d'eaux Saumâtres), Avec Le Support Du Programme Des Nations Unies Pour Le Développement (Projet RAF/79/065); FAO: Rome, Italy, 1984; 135p.
- Smith, M.M.; Heemstra, P.C. (Eds.) Smiths' Sea Fishes; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 1986; ISBN 978-3-642-82860-7.
- Collet, A.; Bosc, P.; Pothin, K.; Chabanet, P. Guide d'identification des post-larves de poissons des récifs coralliens; ARDA et OCEA Consult': La Réunion, France, 2013; 176p.

En vue de l'identification génétique, des échantillons de tissus ont été prélevés sur les individus capturés et chaque individu s'est vu attribuer un code individuel de type X0-000-00. Le X indique le lieu de récolte de l'échantillon ; le premier nombre indique le numéro du filet ; les trois nombres suivants indiquent le code de l'espèce défini dans le cadre de cette étude et les deux derniers chiffres font référence au numéro individuel de chaque individu.

Les échantillons prélevés pour l'analyse génétique ont été étiquetés par leur code individuel et ils ont été conservés dans de l'éthanol 90% à une température de -20°C jusqu'à l'extraction de l'ADN. Le génotypage a été réalisé à l'Université de Montpellier en France par l'Institut des Sciences de l'Évolution. Les détails méthodologiques des analyses du gène mitochondrial cytochrome c oxydase 1 (CO1) ainsi que les résultats associés se trouvent dans la thèse de Jaonalison (2019) et dans la publication de Jaonalison *et al.* (2022).

Pour les analyses trophiques, un échantillon de muscle a été prélevé au niveau de la musculature épaxiale, soit le muscle compris entre la nageoire dorsale et la ligne latérale. Un morceau de nageoire a également été prélevé ainsi que le tube digestif qui a été conservé dans de l'éthanol 70% pour analyses ultérieures de son contenu.

Les échantillons de muscles prélevés ont été placés dans des flacons en verre étiquetés par le code individuel de chaque individu concerné. Les flacons sont ensuite restés 72 heures dans une étuve à 40°C pour permettre le séchage des morceaux de muscles en vue de leur analyse isotopique [Ravelohasina, 2021].

Une fois les mesures et prélèvements réalisés, le reste du corps du poisson a été stocké dans de l'éthanol 70% et étiqueté par son code individuel.

2.3. Analyses isotopiques

Pour réaliser les analyses isotopiques, chaque échantillon de muscle a d'abord été réduit en poudre fine à l'aide d'un petit mortier nettoyé à l'acétone. Une pesée précise a ensuite été réalisée pour chaque échantillon à l'aide d'une balance analytique Mettler Toledo XS3DU d'une précision de 2-3 μg (Figure 9). Environ 2,5 mg de matière sèche ont été placés dans des cupules en étain avec un peu d'oxyde de tungstène (WO_2) pour optimiser la combustion lors de l'analyse isotopique. Une marge de tolérance de +/- 10 % a été appliquée lors des pesées.



Figure 9 : Pesée à l'aide d'une balance analytique et mise en cupule des muscles de poissons réduits en poudre (Photos : Coline Bedoret)

Les compositions isotopiques ont été mesurées à l'aide d'un spectromètre de masse (PreciSION, Isoprime UK) couplé avec un analyseur élémentaire (VarioMicro, Elementar, Germany) pour la combustion et l'analyse automatisée. Les compositions isotopiques sont exprimées en valeurs δ (‰), soit le rapport isotopique de l'isotope lourd d'un élément sur le léger par rapport aux rapports trouvés dans les standards isotopiques internationaux suivants : Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) pour le carbone, l'air atmosphérique pour l'azote et le Vienna Canyon Diablo Troilite (VCDT) pour le soufre. Le sulfate d'ammonium IAEA-N1 ($\delta^{15}\text{N}=0,4 \pm 0,2\%$, moyenne \pm déviation standard), le sucrose IAEA-C6 ($\delta^{13}\text{C}=-10,8 \pm 0,5\%$, moyenne \pm déviation standard) et le sulfure d'argent IAEA-S1 ($\delta^{34}\text{S}=-0,3 \pm 0,3\%$, moyenne \pm déviation standard) fournis par l'Agence internationale de l'énergie atomique (IAEA, Vienne) ont été utilisés comme substances certifiées pour l'azote, le carbone et le soufre respectivement. Les déviations standards obtenues sur les répliques multi-batches d'un de nos échantillons sont de $\pm 0,11$ ‰ pour le carbone, de $\pm 0,07$ ‰ pour l'azote et de $\pm 0,9$ ‰ pour le soufre.

2.4. Traitement des données

Le traitement des données a été réalisé sur Excel et RStudio (version 4.2.1). La représentation des données isotopiques en biplots a été choisie pour permettre une visualisation des rapports isotopiques des individus

dans un espace isotopique à deux dimensions. Généralement, l'axe des ordonnées permet de visualiser le niveau trophique des morphotypes ($\delta^{15}\text{N}$) tandis que l'axe des abscisses donne une indication sur les types de sources de nourriture consommées et sur l'habitat ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$).

Sur RStudio, les packages ggplot2 [Wickham, 2016], reshape2 [Wickham, 2017], readr [Wickham *et al.*, 2015b], plyr [Wickham, 2009], dplyr [Wickham *et al.*, 2015a] ont été utilisés ainsi que le package SIBER [Jackson *et al.*, 2011]. SIBER permet de comparer la diversité isotopique entre deux groupes sur base de la dispersion des observations et de la mesure des aires des ellipses et des enveloppes convexes obtenues, en utilisant la méthode de l'inférence bayésienne. Les détails de cette approche peuvent être trouvés dans l'article de Jackson, Inger, Parnell et Bearhop (2011).

Pour chaque morphotype, l'ellipse tracée est une représentation de la niche isotopique qu'il occupe dans l'espace isotopique. Les ellipses tracées par SIBER représentent la plus petite ellipse entourant 95% des points, soit un niveau de confiance de 95%. L'aire standard d'une ellipse (SEA) correspond à l'aire d'une ellipse qui engloberait 40% des points. Elle s'exprime en ‰^2 . L'aire totale (TA) correspond à l'aire de l'enveloppe convexe qui entoure les valeurs isotopiques moyennes des morphotypes d'une communauté, représentés par des points dans un espace isotopique à deux dimensions. Elle s'exprime également en ‰^2 [Jackson *et al.*, 2011].

Le classement de certaines espèces comme espèces résidentes, transitoires cycliques ou transitoires ponctuelles des herbiers et leur alimentation au stade adulte ont été déterminés sur base des informations écologiques trouvées dans la littérature [Fishbase ; Taquet et Diringer, 2012 ; Lieske et Myers, 1995] et étoffés par les connaissances apportées par Dr Gilles Lepoint et Dr Bruno Frédéric, encadrants de ce mémoire.

Le classement par stade de vie (juvénile ou adulte) a été réalisé sur base de la taille maximale des individus capturés (SL échantillon) relativement au tiers de la longueur standard maximale trouvée dans la littérature ($1/3$ SL max). Cette méthode est tirée de l'article de Nagelkerken et Van der Velde (2002) qui propose de fixer la taille limite entre le stade juvénile et le stade adulte au tiers de la longueur standard maximale de l'espèce. Bien que critiquée par Raharinaivo *et al.* (2020) pour son manque de précision, cette méthode présente l'avantage de pouvoir s'appliquer quand aucune autre information sur la maturité des individus échantillonnés n'est disponible. Dans l'idéal, la détermination précise du niveau de maturité des individus nécessite leur dissection, afin de déterminer le plus petit individu mature de chaque espèce [Raharinaivo *et al.*, 2020].

Le calcul des moyennes et des écarts-types des morphotypes, les biplots, les graphiques de régression et les tests statistiques ont été réalisés sur RStudio (version 4.2.1).

Pour les comparaisons temporelles, seuls les morphotypes de trois individus ou plus et trouvés les trois années, ont été considérés. Pour la comparaison spatiale, seules les données de 2018 dont les morphotypes comprenaient trois individus ou plus ont été considérées.

Pour les comparaisons spatiales et temporelles, l'analyse statistique sur le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ des morphotypes a été réalisée avec au préalable un test de normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) et un test d'homogénéité des variances (test de Levene) pour tester les rapports isotopiques. Si toutes ces conditions étaient respectées, un test ANOVA à un facteur suivi d'un test de Tukey ont été appliqués. Dans le cas où la normalité de la distribution n'était pas vérifiée, un test de Kruskal suivi d'un test de Wilcoxon ont été réalisés. Dans le cas où l'homoscédasticité n'était pas vérifiée, un test de Welch suivi d'une comparaison par paires de Games-Howell ont été réalisés.

Par ailleurs, pour les morphotypes étudiés lors des approches spatiales et temporelles, la diversité isotopique a été étudiée sur base de la dispersion des points autour de la moyenne. Visuellement, ces variations se représentent par des ellipses créées avec le package R SIBER [Jackson *et al.*, 2011].

Plusieurs facteurs peuvent expliquer les variations isotopiques observées chez les morphotypes. Dans ce travail qui s'intéresse aux cycles ontogéniques des espèces étudiées, l'hypothèse suggérant que la taille puisse expliquer ces variations a été testée. L'utilisation des régressions a permis d'étudier si les différences de variance observées entre les individus d'un même morphotype pouvaient s'expliquer par des variations de taille au sein de notre échantillonnage. Les analyses ont été réalisées sur les morphotypes qui regroupaient un minimum de dix individus. La normalité de la distribution des valeurs isotopiques a été vérifiée par un test de Shapiro-Wilk. Si les données étaient distribuées normalement (p-valeur non significative), un test de Pearson a été réalisé. Dans le cas contraire, un test de Kendall a permis de tester la présence ou non d'une corrélation.

Afin d'étudier la diversité isotopique des différents assemblages dans leur globalité, les comparaisons temporelles et spatiales des communautés ont été réalisées au moyen d'enveloppes convexes tracées à l'aide du package SIBER [Jackson *et al.*, 2011].

Pour obtenir des informations concernant les niches trophiques spatio-temporelles utilisées par les communautés et pouvoir les comparer entre elles, les métriques de Layman ont été calculées à l'aide du package R SIBER [Layman *et al.*, 2007 ; Jackson *et al.*, 2011].

Résultats

3.1. Description des morphotypes

Les échantillons analysés pour ce travail comptent un total de 1096 individus capturés durant trois campagnes d'échantillonnages, en 2016, 2017 et 2018. Sur l'ensemble de ces campagnes, 920 individus ont été capturés et identifiés sur le site d'Ankilibe (en 2016, 2017 et 2018) et 176 individus sur le site de Sarodrano (en 2018). Ces individus sont répartis en 73 morphotypes distincts appartenant à 29 familles. Notons que 76% de l'ensemble des individus est distribué dans seulement six familles (Figure 10) : les *Gobiidae* (218 individus, six morpho-espèces), les *Siganidae* (198 individus, deux morpho-espèces), les *Scaridae* (147 individus, quatre morpho-espèces), les *Labridae* (144 individus, neuf morpho-espèces), les *Lethrinidae* (74 individus, sept morpho-espèces) et les *Blenniidae* (51 individus, sept morpho-espèces). Parmi les 23 familles restantes, 14 sont composées d'une seule morpho-espèce dont quatre familles représentées par un seul individu. Parmi les 73 morphotypes retrouvés dans notre échantillonnage, trois sont surreprésentés : *Siganus sutor*, un *Siganidae* (n=195), *Oplopomus oplopomus*, un *Gobiidae* (n=130) et *Calotomus spinidens*, un *Scaridae* (n=97). Le nombre d'individus capturés par morpho-espèce varie de 1 à 195 individus.

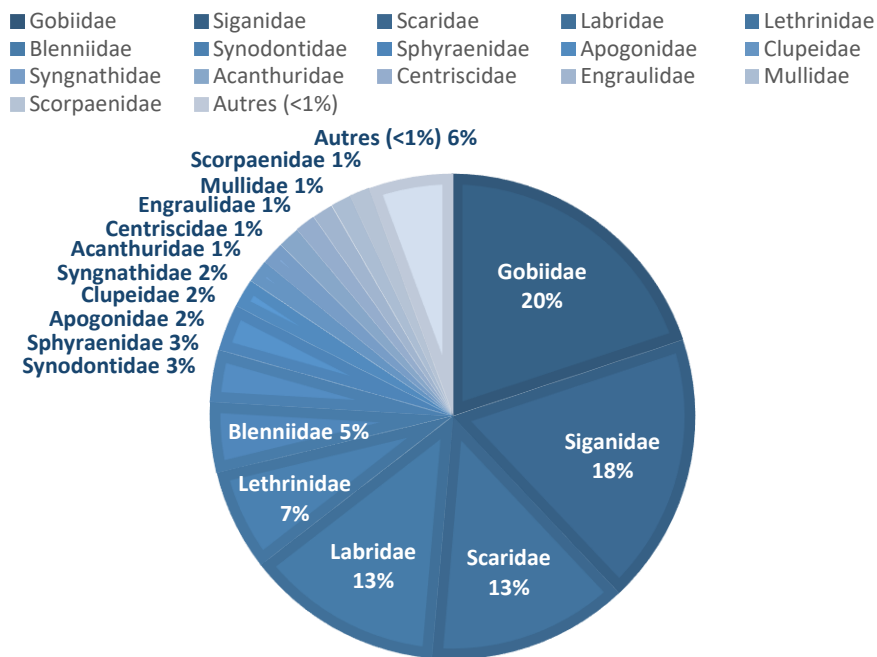


Figure 10 : Diversité ichthyologique retrouvée dans notre échantillonnage les trois années et les deux sites confondus. Densités relatives (%) calculées sur base du nombre d'individus capturés par familles

Le nombre d'individus échantillonnés sur un même site et la même année varie de 1 à 78 individus par morpho-espèce. De nombreux juvéniles ont été retrouvés dans l'assemblage. La gamme des longueurs standards (SL) des individus mesurés s'étend de 18 à 174 mm (n=925).



Aeoliscus punctulatus

© Muséum-Aquarium de Nancy (Fishbase)



Amblygobius sphynx

© Jim Greenfield (Fishbase)



Calotomus spinidens

© Randall, J.E. (Fishbase)



Herklotsichthys quadrimaculatus

© Reyes, R.B. (Fishbase)



Lethrinus mahsena

© Field, R. (Fishbase)



Oplopomus oplopomus

© Adams, M.J. (Fishbase)



Oxycheilinus bimaculatus

© Cox, C. D. (Fishbase)



Parupeneus rubescens

© Patzner, R. (Fishbase)



Petroscirtes mitratus

© Randall, J.E. (Fishbase)



Pomacentrus trilineatus

© Randall, J.E. – Fishbase



Saurida nebulosa

© Randall, J.E. (Fishbase)



Scarus fuscopurpureus

© Randall, J.E. (Fishbase)



Siganus sutor

© Randall, J.E. (Fishbase)



Stethojulis strigiventer

© Randall, J.E. (Fishbase)



Stolephorus indicus

© Ratmuangkhwang, S. (Fishbase)

Figure 11 : Illustration des quinze morphotypes identifiés jusqu'à l'espèce parmi les morphotypes de minimum dix individus présents dans l'échantillonnage de l'étude. Les différentes images ne respectent pas la même échelle

Parmi les morphotypes qui regroupent dix individus et plus, quinze ont pu être identifiés jusqu'à l'espèce (Figure 11, tableau 1). Le nombre d'individus échantillonnés pour ces morphotypes varie entre 10 et 195 (Tab. 1). Certaines de ces espèces peuvent être classées comme espèces résidentes et resteront associées aux herbiers de phanérogames à leur stade adulte ; d'autres peuvent être catégorisées comme espèces transitoires cycliques, présentes dans les herbiers le temps d'une étape de leur cycle ontogénique (Tab. 1). D'autres encore sont considérées comme espèces transitoires ponctuelles et seront présentes dans les herbiers de manière passagère, par exemple pour se nourrir ou chercher un refuge (Tab. 1).

Tableau 1. Tableau récapitulatif des quinze morpho-espèces identifiées de dix individus minimum présentes dans l'assemblage. Nombre d'individus (n), régime alimentaire des adultes (Alimentation adulte), occupation des herbiers (Résidente/Transitoire), longueur standard maximale trouvée dans la littérature (cm) (SL max), tier de la SL max (cm) (1/3 SL max), gamme des longueurs standards de l'échantillonnage (cm) (SL échantillons) et stade de vie (A = adulte, J = juvénile ou J, A = adulte et juvénile)

Espèces	Familles	n	Alimentation adulte	Résidente/ Transitoire	SL max	1/3 SL max	SL échantillons	Stade de vie
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Centriscidae	11	Zooplanctons (crustacés planctoniques)	Résidente	15	5	7-9	A
<i>Amblygobius sphyinx</i>	Gobiidae	10	Zoobenthos (crustacés et gastéropodes)	Résidente	18	6	7-9,3	A
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	80	Algues et plantes benthiques + épiphytes (périphyton)	Résidente	30	10	2,8-6,8	J
<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Clupeidae	17	Zoobenthos et zooplanctons (annélides, chaetognathes, crevettes, petits poissons)	Transitoire cyclique	25	8,3	3,9-5,9	J
<i>Lethrinus mahsena</i>	Lethrinidae	20	Zoobenthos (échinodermes, mollusques, éponges, vers)	Transitoire cyclique	65	21,7	1,9-5,4	J
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	130	Zoobenthos et zooplanctons (foraminifères, copépodes, petits crustacés)	Résidente	10	3,3	2,9-7,1	J, A
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	Labridae	12	Zoobenthos (crustacés benthiques, mollusques)	Résidente	15	5	4,1-7	J, A
<i>Parupeneus rubescens</i>	Mullidae	10	Zoobenthos (crustacés, vers, petits vertébrés)	Transitoire cyclique	43	14,3	NA	NA
<i>Petroscirtes mitratus</i>	Blenniidae	10	Algues et plantes benthiques (+ œufs de poissons, larves, débris)	Résidente	8,5	2,8	3,8-5,7	A
<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pomacentridae	10	Algues et plantes benthiques (+ zooplanctons)	Résidente	10	3,3	NA	NA
<i>Saurida nebulosa</i>	Synodontidae	20	Petits poissons	Transitoire ponctuelle	17,2	5,7	6,3-11,8	A
<i>Scarus fuscopurpureus</i>	Scaridae	41	Algues et plantes benthiques (+ crustacés, éponges, coraux)	Résidente	38	12,7	2,7-6,5	J
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	195	Algues et plantes benthiques	Transitoire cyclique	45	15	2-12,1	J
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	24	Zoobenthos (amphipodes, copépodes)	Résidente	15	5	4,9-7,8	J, A
<i>Stolephorus indicus</i>	Engraulidae	12	Zoobenthos et petits poissons	Transitoire cyclique	15,5	5,2	4,5-5,4	J, A

Les principaux morphotypes échantillonnés (n=10+) présentent de nombreuses différences morphologiques (Fig. 11), une grande diversité de tailles et une grande variété de préférences alimentaires (Tab. 1).

La taille adulte maximale trouvée dans la littérature (SL max, tab. 1) [Fishbase ; Taquet et Diringer, 2012 ; Lieske et Myers, 1995 ; Waples, 1981] et la gamme de tailles rencontrée dans notre échantillonnage (SL échantillons, tab. 1) permet d'estimer les différents stades ontogéniques retrouvés dans nos données. Suivant la technique du 1/3 SL max (cf. §2.4, Traitement des données), les résultats montrent que sur les quinze espèces étudiées (Fig. 11, tab. 1), cinq espèces ne comprenaient que des individus capturés au stade juvénile (*Calotomus spinidens*, *Herklotsichthys quadrimaculatus*, *Lethrinus mahsena*, *Scarus fuscopurpureus* et *Siganus sutor*), quatre ne comprenaient que des individus adultes (*Aeoliscus punctulatus*, *Amblygobius sphyinx*, *Petroscirtes mitratus* et *Saurida nebulosa*) et quatre comprenaient un mélange d'individus juvéniles et adultes (*Oplopomus oplopomus*, *Oxycheilinus bimaculatus*, *Stethojulis strigiventer* et *Stolephorus indicus*). La majorité des espèces retrouvées au stade juvénile sont des espèces de type transitoire cyclique et presque toutes les espèces présentes au stade adulte sont des résidents des herbiers (Tab. 1). *Parupeneus rubescens* et *Pomacentrus trilineatus* n'ont pas été mesurés dans le cadre de cette étude (Tab. 1).

Au stade adulte, ces quinze espèces ont des régimes alimentaires principalement zooplanctonophages, alguivores et invertivores benthiques. Seule l'espèce *Saurida nebulosa* a un régime piscivore.

3.2. Composition isotopique de l'échantillonnage

Sur l'ensemble des données isotopiques obtenues, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -21,2 à -9,1 ‰ (n=1094), celles de $\delta^{15}\text{N}$ s'étendent de 3,5 à 11,5 ‰ (n=1093) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ s'étendent de 7,9 à 25,3 ‰ (n=783). Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen de chaque morphotype varie de -10,4 à -19,1‰, le $\delta^{15}\text{N}$ moyen varie de 4 à 10,5‰ (Figure 12, annexe 1) et les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ moyennes varient de 12 à 20,6‰ (Fig. 13, ann. 1).

En 2016, les 266 individus capturés sur le site d'Ankilibe comptaient 35 morphotypes différents (Ann. 1). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées s'étendaient de 4,5 à 9,8‰, celles de $\delta^{13}\text{C}$ s'étendaient de -20,5 à -9,9‰ (Fig. 12, ann. 1) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ s'étendaient de 12,2 à 22,8‰ (Fig. 13, ann. 1).

En 2017, les 476 individus capturés sur le site d'Ankilibe étaient de 30 morphotypes différents (Ann. 1). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées s'étendaient de 4 à 11,5‰, celles du $\delta^{13}\text{C}$ s'étendaient de -21,2 à -10,6 ‰ (Fig. 12, ann. 1) et celles du $\delta^{34}\text{S}$ s'étendaient de 7,9 à 25,3‰ (Fig. 13, ann. 1).

En 2018, un total de 354 individus a été capturé dont 178 individus de 19 morphotypes différents sur le site d'Ankilibe et 176 individus parmi 19 morphotypes sur le site de Sarodrano (Ann. 1). En tout, 30 morphotypes différents ont été capturés en 2018, dont certains sont retrouvés sur les deux sites. Globalement, en 2018, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées s'étendaient de 3,5 à 11,5‰, celles de $\delta^{13}\text{C}$ s'étendaient de -19,4 à -9,1 ‰ (Fig. 12, ann. 1) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ s'étendaient de 10,2 à 21,2‰ (Fig. 13, ann. 1).

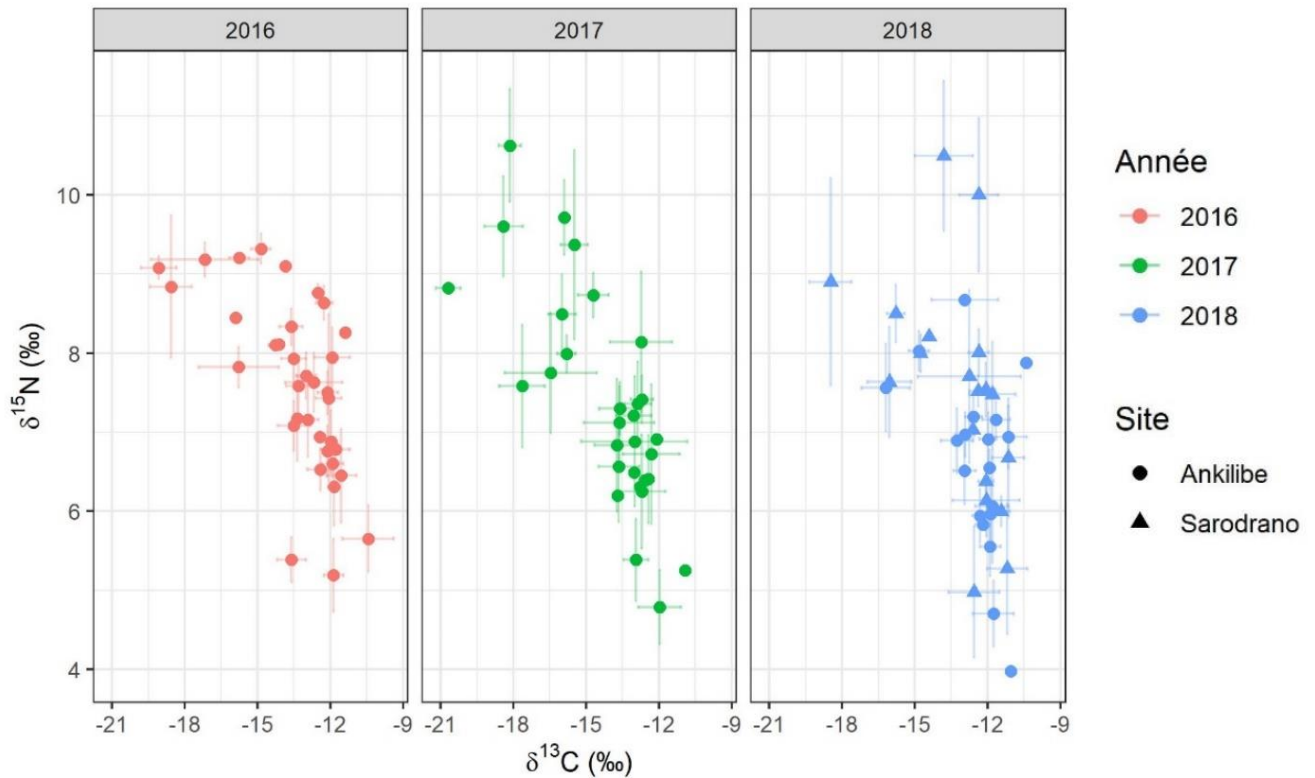


Figure 12 : Biplots des moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) de chaque morphotype étudié par année et par site. Chaque couleur correspond à une année. Chaque forme correspond à un site d'échantillonnage. Les barres latérales et horizontales correspondent aux écarts-types calculés pour chaque morphotype

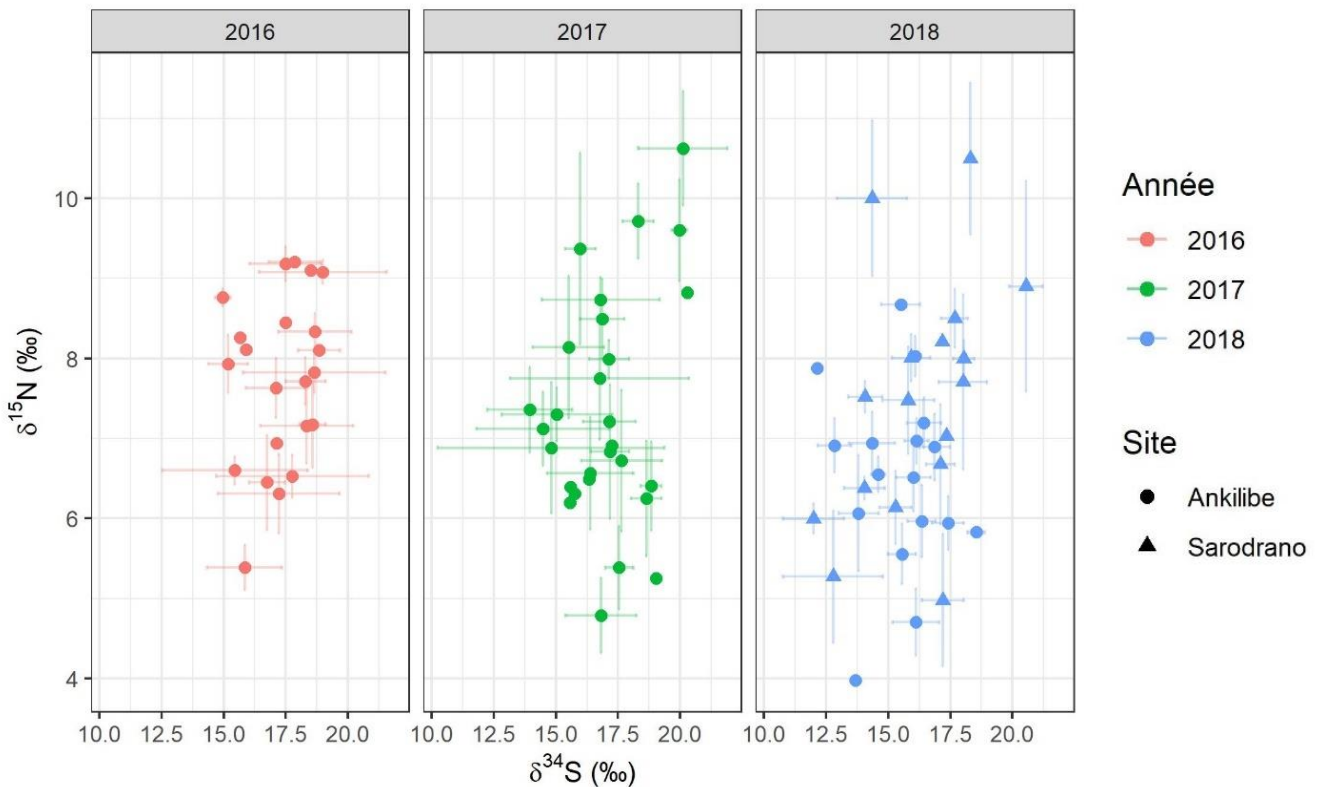


Figure 13 : Biplots des moyennes du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) de chaque morphotype étudié par année et par site. Chaque couleur correspond à une année. Chaque forme correspond à un site d'échantillonnage. Les barres latérales et horizontales correspondent aux écarts-types calculés pour chaque morphotype

Cette diversité isotopique inter- et intraspécifique peut être appréciée sur les figures 12 et 13 qui montrent les moyennes calculées pour chaque morphotype et leurs écarts-types. Pour les trois années d'échantillonnages, les différents morphotypes capturés affichent des rapports isotopiques moyens largement étendus dans l'espace isotopique (Fig. 12, fig. 13).

Alors que certains morphotypes sont plus isolés, certaines zones de l'espace isotopique semblent plus densément occupées par des morphotypes affichant des valeurs isotopiques moyennes similaires. Cela est particulièrement visible sur la figure 12.

Pour les valeurs moyennes du $\delta^{15}\text{N}$ sur le $\delta^{13}\text{C}$ une tendance se dessine, qui montre globalement des valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ élevées associées à des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives, et inversement (Fig. 12).

La figure affichant les valeurs moyennes du $\delta^{34}\text{S}$ sur le $\delta^{15}\text{N}$ montre des variations isotopiques plus irrégulières entre les différents morphotypes (Fig. 13), qui se retrouvent globalement plus dispersés dans l'espace isotopique que sur la figure 12. Contrairement aux valeurs moyennes du $\delta^{15}\text{N}$ sur le $\delta^{13}\text{C}$, la figure 13 ne semble pas afficher de tendance marquée pour la disposition des valeurs moyennes des différents morphotypes étudiés.

3.3. Variations temporelles de l'assemblage

3.3.1. Comparaison temporelle des morphotypes

Pour certains morphotypes, les analyses statistiques révèlent des différences significatives de rapports isotopiques entre les différentes années d'échantillonnage (Tableau 2).

Aeoliscus punctulatus montre des différences significatives entre l'échantillonnage de l'année 2016 et celui de l'année 2017 pour les rapports isotopiques de l'azote et du carbone (Tab. 2, figure 14). Cependant, le faible nombre d'individus capturés (n=4 en 2016 et n=11 en 2017) invite à la prudence face à ce constat (Tab. 3).

Oplopomus oplopomus affiche des différences hautement significatives (p-valeur inférieure à 0,001) pour ses valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ entre l'année 2016 et l'année 2018 à Ankilibe (Tab. 2, fig. 14).

Entre 2016 et 2018, *Cheilio inermis* montre également des différences hautement significatives pour les valeurs de l'azote et des valeurs significatives (p-valeur entre 0,01 et 0,05) pour le carbone (Tab. 2, fig. 14).

Siganus sutor affiche des p-valeurs pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ hautement significatives entre les années 2016-2017 et 2016-2018 et des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ hautement significatives entre les années 2017 et 2018 (Tab. 2, fig. 14).

Inversement, les morphotypes *Calotomus spinidens*, *Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395* et *Petrosirtes sp. BOLD:AAE6131* ne montrent aucune variation annuelle significative de leurs valeurs isotopiques du carbone et de l'azote. (Tabl. 2, fig. 14).

De leur côté, les analyses statistiques du $\delta^{34}\text{S}$ n'ont pas montré de différences significatives entre les années d'échantillonnage sur le site d'Ankilibe (Tab. 2, fig. 15). Notons que certaines morpho-espèces présentaient des données manquantes pour les rapports isotopiques du soufre (*Oplopomus oplopomus* et *Siganus sutor*).

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des analyses statistiques réalisées sur les morphotypes de trois individus ou plus présents dans minimum deux échantillonnages différents. Avec en noir les analyses réalisées entre les années 2016, 2017 et 2018 sur le site d'Ankilibe (2016A, 2017A et 2018A) et en gris les analyses réalisées pour l'année 2018 entre les sites d'Ankilibe et de Sarodrano (2018A et 2018S)

Morphotypes	Échantillonnages	p-valeur $\delta^{15}\text{N}$	p-valeur $\delta^{13}\text{C}$	p-valeur $\delta^{34}\text{S}$
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	2016A*2017A	** (Wilcoxon)	*** (Tukey)	n.s.
<i>Calotomus spinidens</i>	2016A*2017A	n.s.	n.s.	n.s.
	2016A*2018A	n.s.	n.s.	n.s.
	2017A*2018A	n.s.	n.s.	n.s.
	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Cheilio inermis</i>	2016A*2018A	*** (Tukey)	* (Tukey)	n.s.
<i>Gnatholepis sp.</i>	2017A*2018A	n.s.	n.s.	n.s.
<i>BOLD:AAI5395</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Oplopomus oplopomus</i>	2016A*2018A	*** (Games-Howell)	*** (Tukey)	NA
	2018A*2018S	*** (Games-Howell)	*** (Tukey)	NA
<i>Petroscirtes sp.</i>	2017A*2018A	n.s.	n.s.	n.s.
<i>BOLD:AAE6131</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Saurida sp. BOLD:AAH0503</i>	2017A*2018A	n.s.	* (Tukey)	n.s.
<i>Siganus sutor</i>	2016A*2017A	*** (Wilcoxon)	*** (Wilcoxon)	n.s.
	2016A*2018A	*** (Wilcoxon)	*** (Wilcoxon)	NA
	2017A*2018A	n.s.	*** (Wilcoxon)	NA
	2018A*2018S	n.s.	n.s.	NA
<i>Sphyraena sp.</i>	2017A*2018A	n.s.	*** (Tukey)	n.s.
	2018A*2018S	n.s.	** (Tukey)	** (Tukey)
<i>Stethojulis strigiventer</i>	2016A*2018A	** (Tukey)	n.s.	n.s.
	2018A*2018S	n.s.	** (Games-Howell)	n.s.

Avec * = significatif (p-valeur \in]0,01 ; 0,05]) ; ** = très significatif (p-valeur \in]0,001 ; 0,01]) ; *** = hautement significatif (p-valeur $<$ 0,001) et n.s. = non significatif (p-valeur $>$ 0,05)

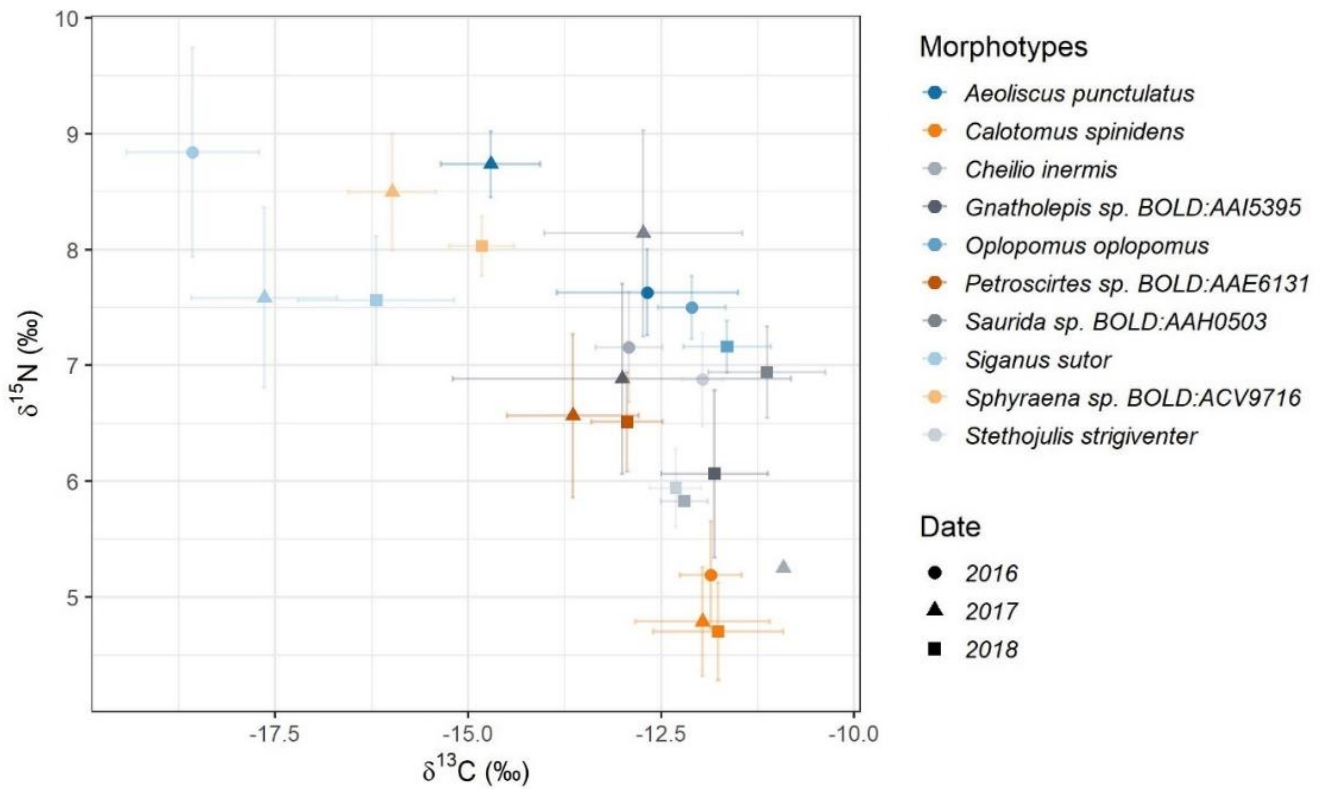


Figure 14 : Biplot des valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) des morphotypes de minimum trois individus capturés à Ankilibe sur au moins deux années d'échantillonnages. Chaque couleur représente un morphotype. Chaque forme représente une année d'échantillonnage

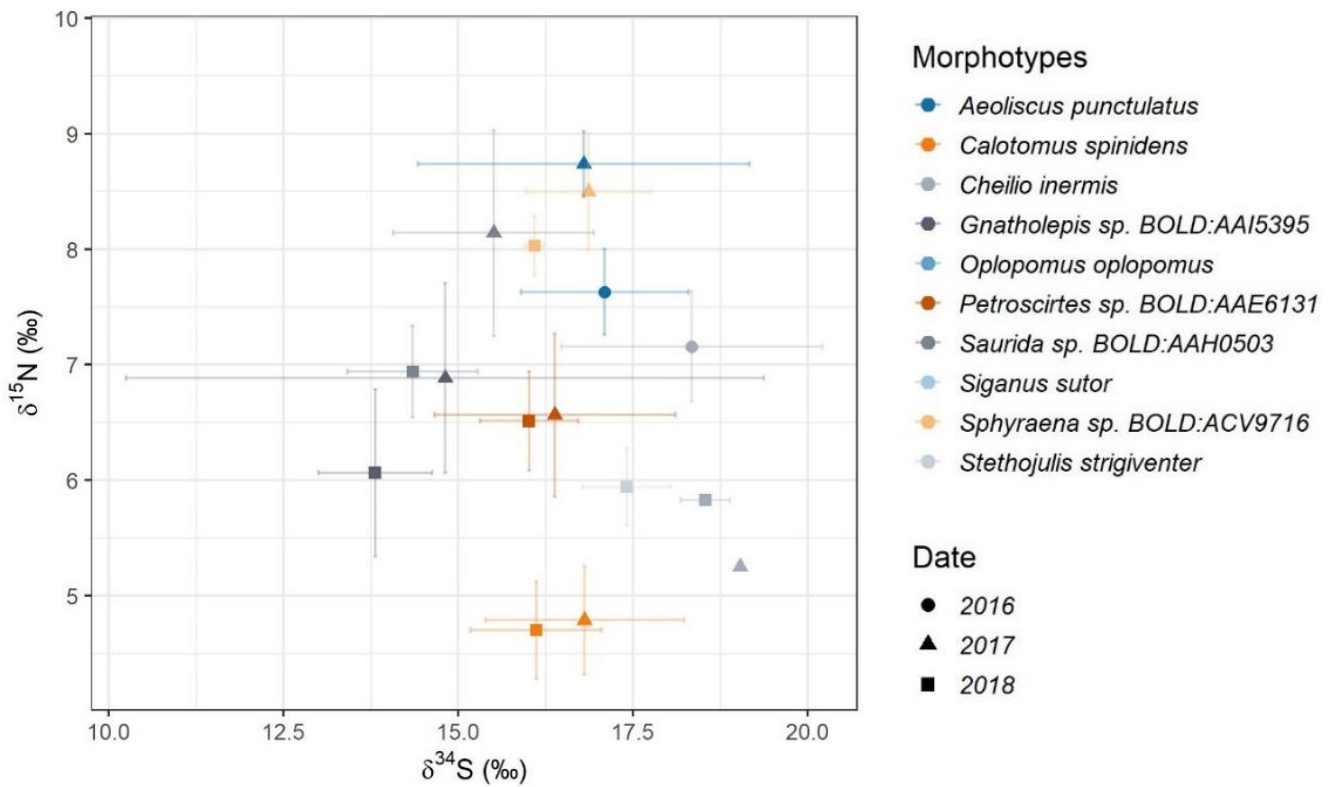


Figure 15 : Biplot des valeurs moyennes du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) des morphotypes de minimum trois individus capturés à Ankilibe sur au moins deux années d'échantillonnages. Chaque couleur représente un morphotype. Chaque forme représente une année d'échantillonnage

3.3.2. Variation temporelle des niches isotopiques

Pour la plupart des morphotypes, nos résultats montrent des différences temporelles dans la position, l'orientation et/ou la taille des ellipses tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 16 et tableau 3).

Chez *Aeoliscus punctulatus*, la forme de l'ellipse passe d'une forme très allongée en 2016 à une forme plus arrondie en 2017, centrée sur des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées (Fig. 16), en accord avec les analyses statistiques précédentes (Tab. 2). Chez *Siganus sutor*, deux groupes d'individus semblent se différencier en 2016 et en 2017, alors qu'en 2018, ces deux groupes n'apparaissent plus. La taille et la position des ellipses varie entre l'échantillonnage de 2016 et ceux de 2017 et 2018, selon que l'ellipse englobe les deux groupes ou non (Fig. 16, tab. 3). Les ellipses d'*Oplopomus oplopomus* conservent la même taille mais changent de position entre l'échantillonnage de 2016 et celui de 2018. *Calotomus spinidens* montre une position de ses ellipses relativement stable dans le temps, en accord avec les analyses précédentes (Tab. 2), mais qui changent de forme et de taille (Fig. 16, tab. 3). De son côté, les ellipses de *Stethojulis strigiventer* semblent conserver des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ stables mais des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus étendues entre 2016 et 2018.

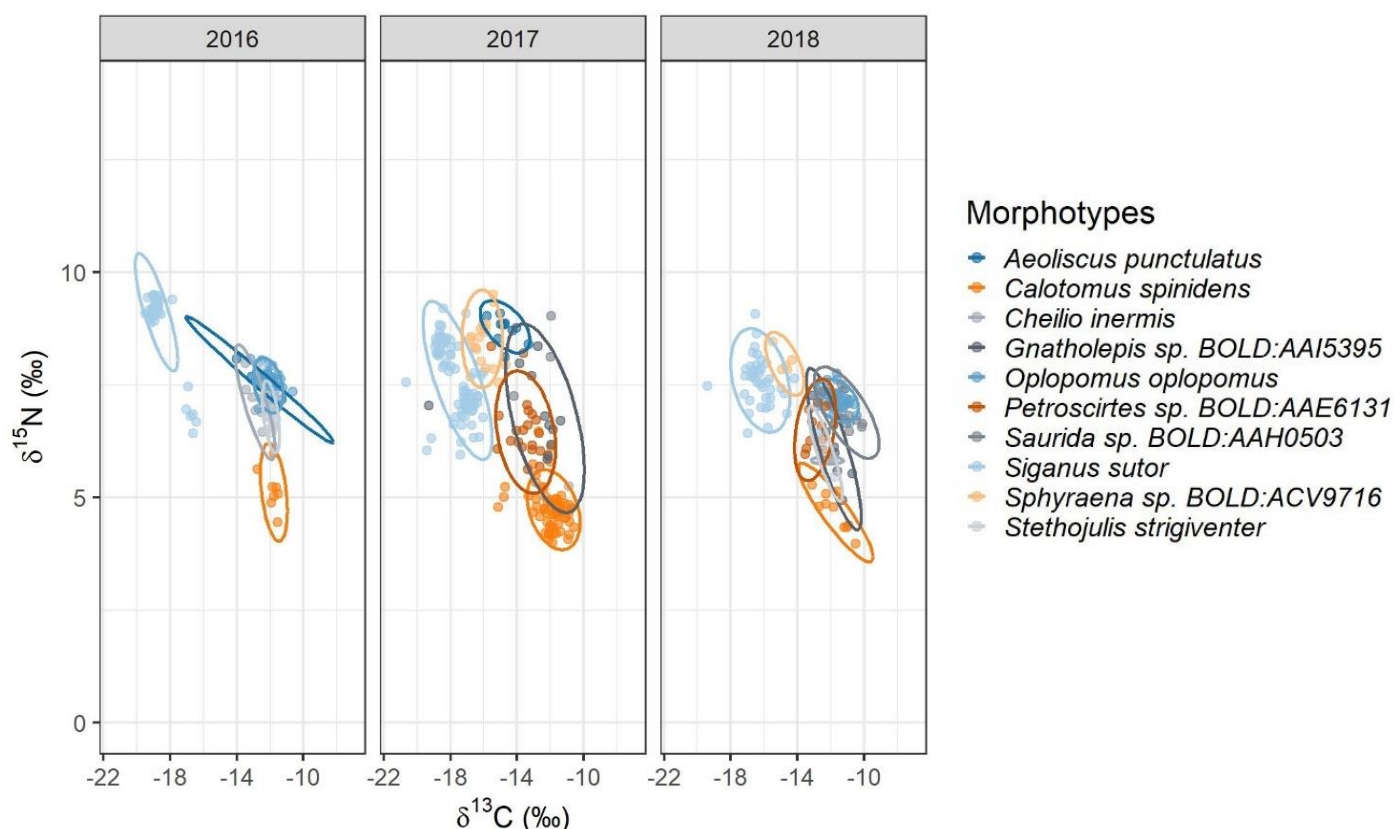


Figure 16 : Biplots et ellipses (95%) des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des morphotypes de minimum trois individus présents à Ankilibe sur au moins deux années d'échantillonnages

Pour les ellipses tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, beaucoup de variabilité temporelle peut être observée pour certains morphotypes, tant au niveau de la taille des ellipses (*Chelio*

inermis, *Gnatholepis* sp. BOLD:AAI5395, *Petroscirtes* sp. BOLD:AAE6131, *Siganus sutor*), que de la forme (*Aeoliscus punctulatus*, *Chelio inermis*) (Fig. 17), contrairement aux résultats des analyses statistiques réalisées (Tab. 2).

En 2018, les ellipses semblent toutes avoir tendance à s'aligner vers la même gamme de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ en comparaison avec les échantillonnages des années 2016 et 2017 (Fig. 17).

Il est intéressant de noter qu'autant pour le carbone que pour le soufre, les ellipses des morphotypes étudiés affichent toutes un recouvrement avec au moins une autre niche isotopique (Fig. 16, 17).

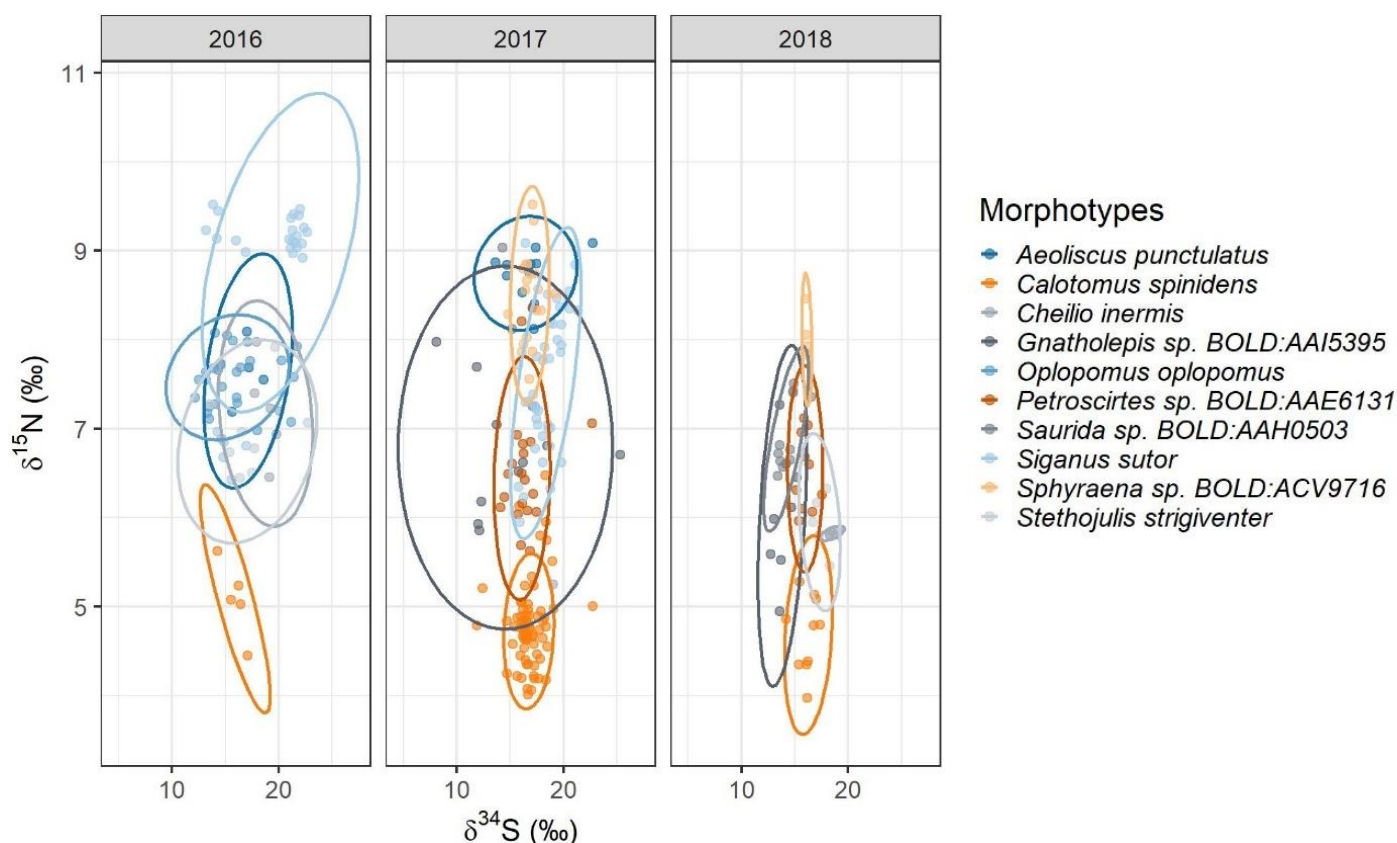


Figure 17 : Biplots et ellipses (95%) des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des morphotypes de minimum trois individus présents à Ankilibe sur au moins deux années d'échantillonnages

Les aires des ellipses standards (SEA) tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ montrent de fortes variations dans le temps pour la plupart des morphotypes étudiés, à l'exception de *Oplopomus oplopomus* et de *Stethojulis strigiventer* (Tab. 3). Certains morphotypes montrent des variations qui passent à plus du simple au double. Globalement, pour la plupart des morphotypes, les SEA calculées ont tendance à être plus faibles en 2016, augmentent en 2017 et rediminuent en 2018, (Tableau 3).

Pour l'espace isotopique formé par le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, les SEA des ellipses calculées montrent de grandes variations au cours du temps, à l'exception de *Saurida* sp. BOLD:AAH0503 qui semble conserver une SEA constante (Tab. 3). À nouveau, les SEA ont tendance à être plus faibles en 2016, pour augmenter en 2017 et rediminuer en 2018.

Tableau 3 : Tableau récapitulatif de la SEA du $\delta^{13}\text{C}$ sur le $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{34}\text{S}$ sur le $\delta^{15}\text{N}$ des différents morphotypes étudiés pour l'approche temporelle. Avec 2016A, 2017A et 2018A les trois années d'échantillonnages sur le site d'Ankilibe, n le nombre d'individus capturés et SEA l'aire de l'ellipse standard (40% des points)

Morphotypes	Année	n $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	SEA (% ²) $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	n $\delta^{34}\text{S}/\delta^{15}\text{N}$	SEA (% ²) $\delta^{34}\text{S}/\delta^{15}\text{N}$
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	2016A	4	0,2	4	1,3
	2017A	11	0,5	11	2,1
<i>Calotomus spinidens</i>	2016A	8	0,5	5	0,7
	2017A	70	1,2	70	2,1
	2018A	10	0,6	10	1,2
<i>Cheilio inermis</i>	2016A	7	0,4	7	2,8
	2018A	5	0,02	5	0,02
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	2017A	11	5,4	11	11,8
	2018A	8	0,8	8	1,7
<i>Oplopomus oplopomus</i>	2016A	50	0,4	27	2,6
	2018A	40	0,4	NA	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD :AAE6131</i>	2017A	20	1,7	20	3,7
	2018A	10	0,6	10	1
<i>Saurida sp. BOLD:AAH0503</i>	2017A	3	1,8	3	0,9
	2018A	11	0,7	11	0,8
<i>Siganus sutor</i>	2016A	37	1	27	9,4
	2017A	78	2	39	3
	2018A	40	1,7	NA	NA
<i>Sphyraena sp. BOLD:ACV9716</i>	2017A	19	0,9	19	1,4
	2018A	5	0,3	5	0,1
<i>Stethojulis strigiventer</i>	2016A	14	0,3	8	4
	2018A	5	0,2	5	0,6

3.4. Variations spatiales de l'assemblage

Sur le site d'Ankilibe l'année 2018, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées s'étendent de 4 à 9,1‰, celles de $\delta^{13}\text{C}$ s'étendent de -19,4 à -10,1‰ et les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ s'étendent de 11,9 à 19‰. Dans l'échantillonnage de Sarodrano en 2018, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ s'étendent de 3,5 à 11,5‰, celles de $\delta^{13}\text{C}$ s'étendent de -19,3 à -9,1‰ et les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ s'étendent de 10,2 à 21,2‰.

Parmi les morphotypes comptant un minimum de trois individus, sept d'entre eux étaient présents à la fois sur le site d'Ankilibe et de Sarodrano l'année 2018, ce qui permet de faire une comparaison entre les deux sites cette année-là (Figures 18, 19 et tableau 4).

3.4.1. Comparaison spatiale des morphotypes

En 2018, les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{34}\text{S}$ des morphotypes étudiés ne semblent pas beaucoup varier entre les deux sites (Figures 18, 19), en particulier sur l'axe du $\delta^{15}\text{N}$. Parmi ces trois mesures isotopiques, ce sont les valeurs du $\delta^{34}\text{S}$ qui semblent afficher les variations spatiales les plus importantes (Fig. 19).

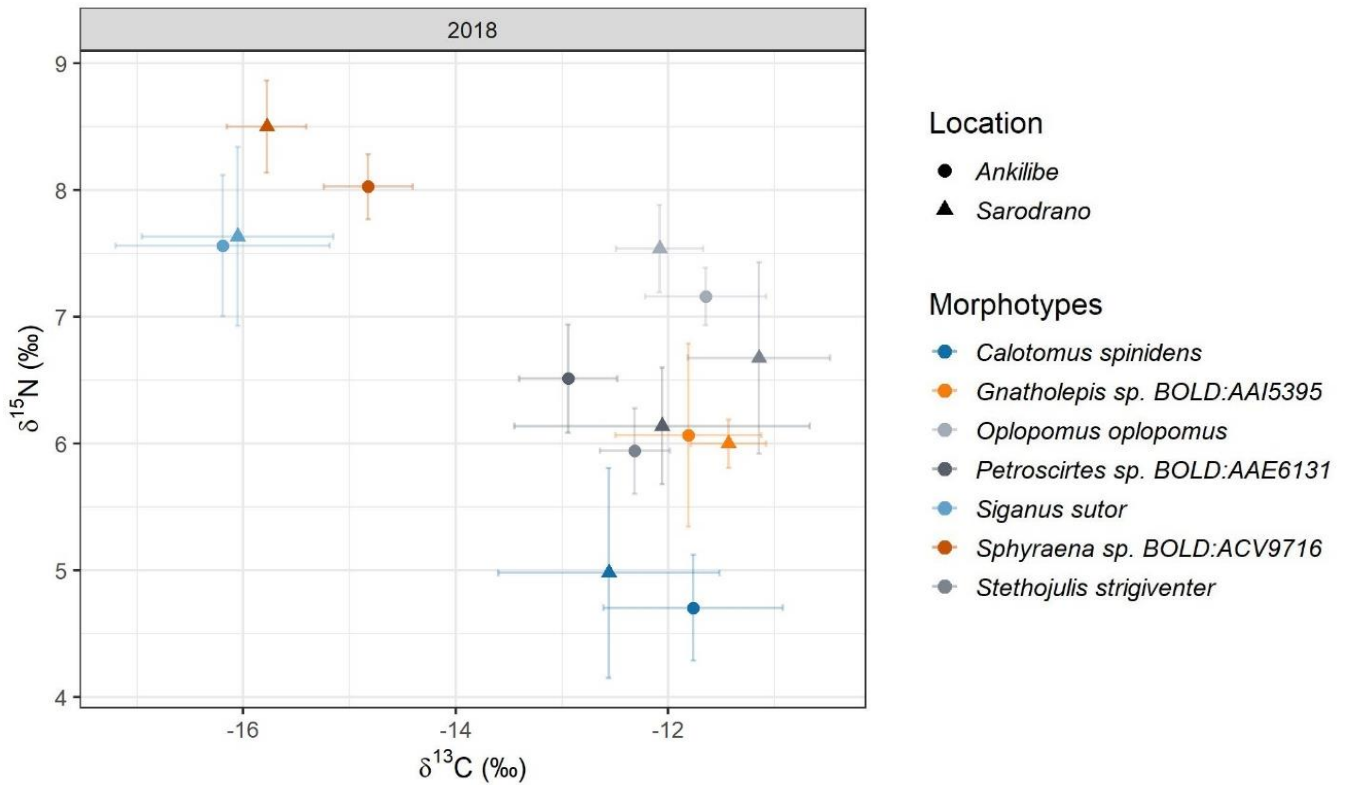


Figure 18 : Biplot des valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) de chaque morphotype de minimum trois individus capturé sur les sites d'Ankilibe et de Sarodrano en 2018. Chaque couleur correspond à un morphotype. Chaque forme correspond à un site. Les barres latérales et horizontales correspondent aux écarts-types

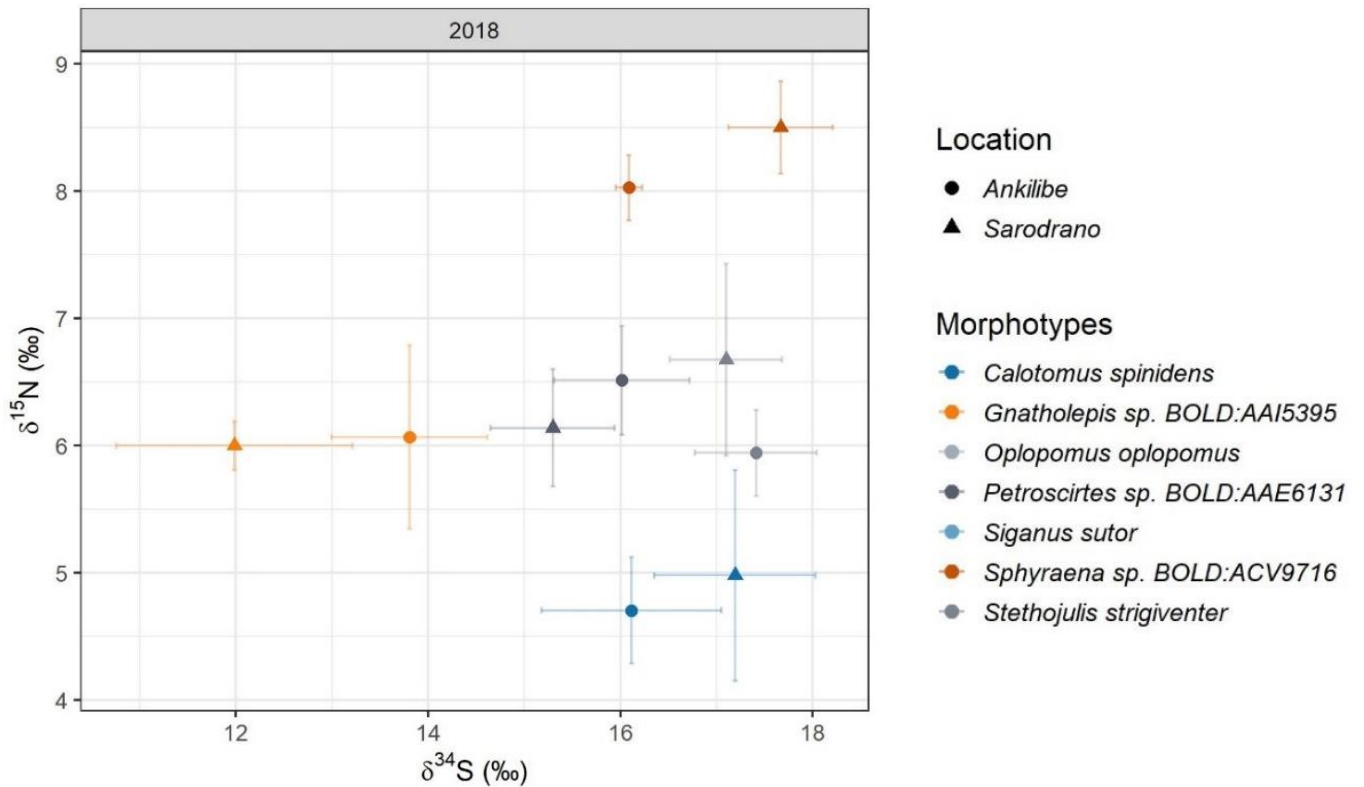


Figure 19 : Biplot des valeurs moyennes du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (\pm écarts-types) de chaque morphotype de minimum trois individus capturé sur les sites d'Ankilibe et de Sarodrano en 2018. Chaque couleur correspond à un morphotype. Chaque forme correspond à un site. Les barres latérales et horizontales correspondent aux écarts-types

Les analyses statistiques révèlent relativement peu de différences spatiales pour les valeurs isotopiques des différents morphotypes (Tableau 4). Seuls *Oplopomus oplopomus* montre des différences significatives pour les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$, *Stethojulis strigiver* pour les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716* pour les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{34}\text{S}$ (Tab. 4). Le reste des morphotypes ne montre pas de différences significatives entre les deux sites.

Tableau 4 : Tableau récapitulatif des analyses statistiques réalisées sur les morphotypes de minimum trois individus retrouvés sur les sites d'Ankilibe et de Sarodrano en 2018

Morphotypes	Échantillonnages	p-valeur $\delta^{15}\text{N}$	p-valeur $\delta^{13}\text{C}$	p-valeur $\delta^{34}\text{S}$
<i>Calotomus spinidens</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Oplopomus oplopomus</i>	2018A*2018S	*** (Games-Howell)	*** (Tukey)	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Siganus sutor</i>	2018A*2018S	n.s.	n.s.	NA
<i>Sphyraena sp. BOLD:ACV9716</i>	2018A*2018S	n.s.	** (Tukey)	** (Tukey)
<i>Stethojulis strigiventer</i>	2018A*2018S	n.s.	** (Games-Howell)	n.s.

Avec * = significatif (p-valeur \in]0,01 ; 0,05]) ; ** = très significatif (p-valeur \in]0,001; 0,01]) ; *** = hautement significatif (p-valeur $<$ 0,001) et n.s. = non significatif (p-valeur $>$ 0,05)

3.4.2. Variations spatiales des niches isotopiques

Contrairement aux résultats obtenus par les analyses statistiques (Tableau 4), les ellipses tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ affichent des variations de forme (*Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395* et *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716*), de taille (*Calotomus spinidens*, *Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395*, *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131* et *Stethojulis strigiventer*) et d'orientation (*Calotomus spinidens*, *Oplopomus oplopomus* et *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131*) entre les différents sites (Figure 20, tab. 4). Plus particulièrement, *Calotomus spinidens* et *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131* affichent des niches très dissemblables visuellement entre les deux sites (Fig. 20) alors que les valeurs isotopiques moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ ne diffèrent pas significativement (Tab. 4).

Les aires des ellipses standards (SEA) tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ montrent des variations spatiales pour la plupart des morphotypes, à l'exception de *Oplopomus oplopomus*, de *Siganus sutor* et de *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716* qui montrent des SEA relativement constantes entre les sites (Tab. 5).

La plupart des morphotypes affichent des SEA plus élevées sur le site de Sarodrano (*Calotomus spinidens*, *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131*, *Stethojulis strigiventer*) alors que seul *Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395* montre une SEA supérieure sur le site d'Ankilibe (Fig. 20, tab. 5).

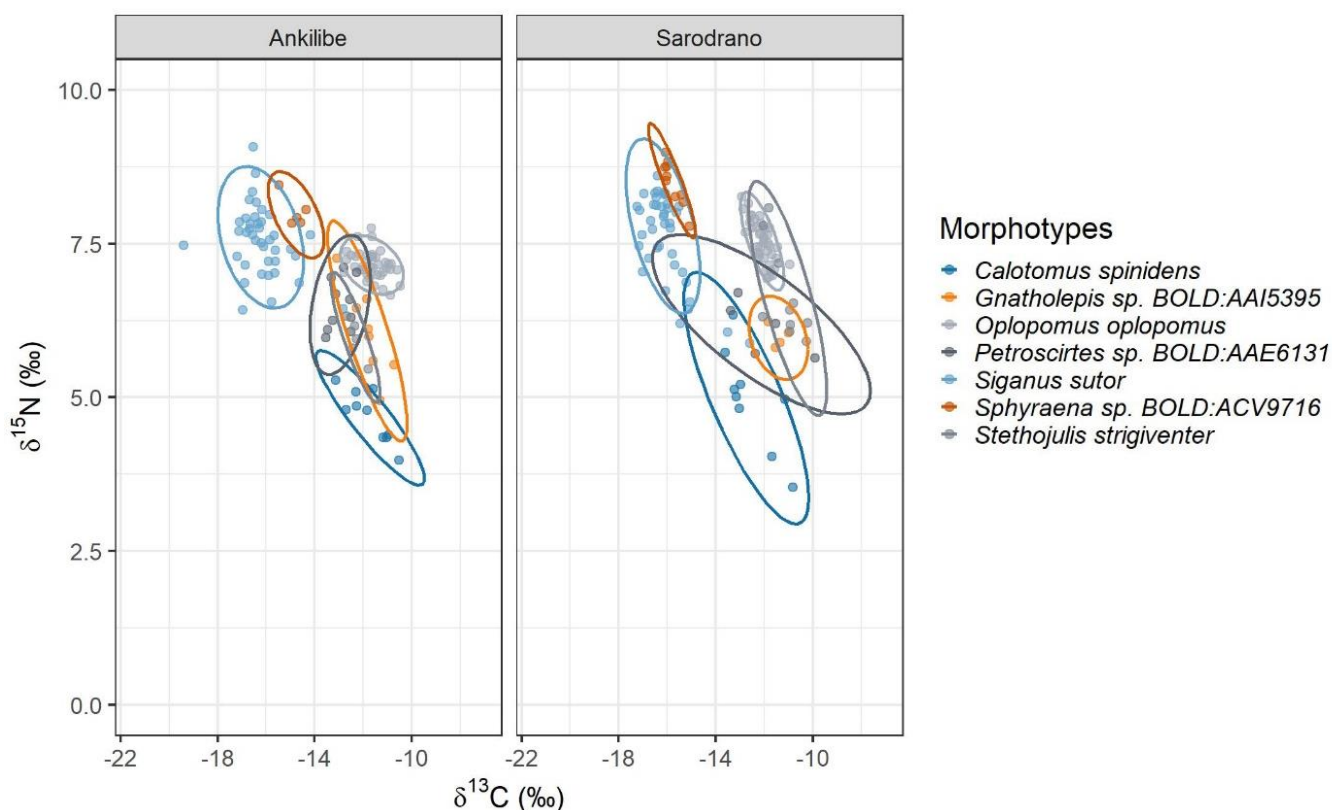


Figure 20 : Biplots et ellipses (95%) des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées sur les individus des morphotypes de minimum trois individus sur les sites d'Ankilibe et de Sarodrano en 2018

Pour les ellipses associées aux valeurs isotopiques du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{15}\text{N}$, les morphotypes montrent également des différences de taille (*Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395*, *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716*, *Stethojulis strigiventer*), de forme (*Calotomus spinidens*, *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131*, *Stethojulis strigiventer*) et d'orientation (*Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395*, *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131*, *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716*) entre les différents sites (Fig. 21, tab. 5).

Le changement d'orientation des ellipses spatiales est particulièrement visible pour *Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395*, dont la niche montre une position presque verticale à Ankilibe, tandis qu'elle est quasiment horizontale à Sarodrano (Fig. 21).

Dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, les SEA varient entre les sites, à l'exception de *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131* qui semble varier très peu (Tab. 5). À nouveau, la plupart des morphotypes affichent une SEA plus élevée sur le site de Sarodrano (*Calotomus spinidens*, *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716*, *Stethojulis strigiventer*), alors que seul *Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395* montre la tendance inverse. Les données de composition en $\delta^{34}\text{S}$ de *Oplopomus oplopomus* et *Siganus sutor* sont manquantes.

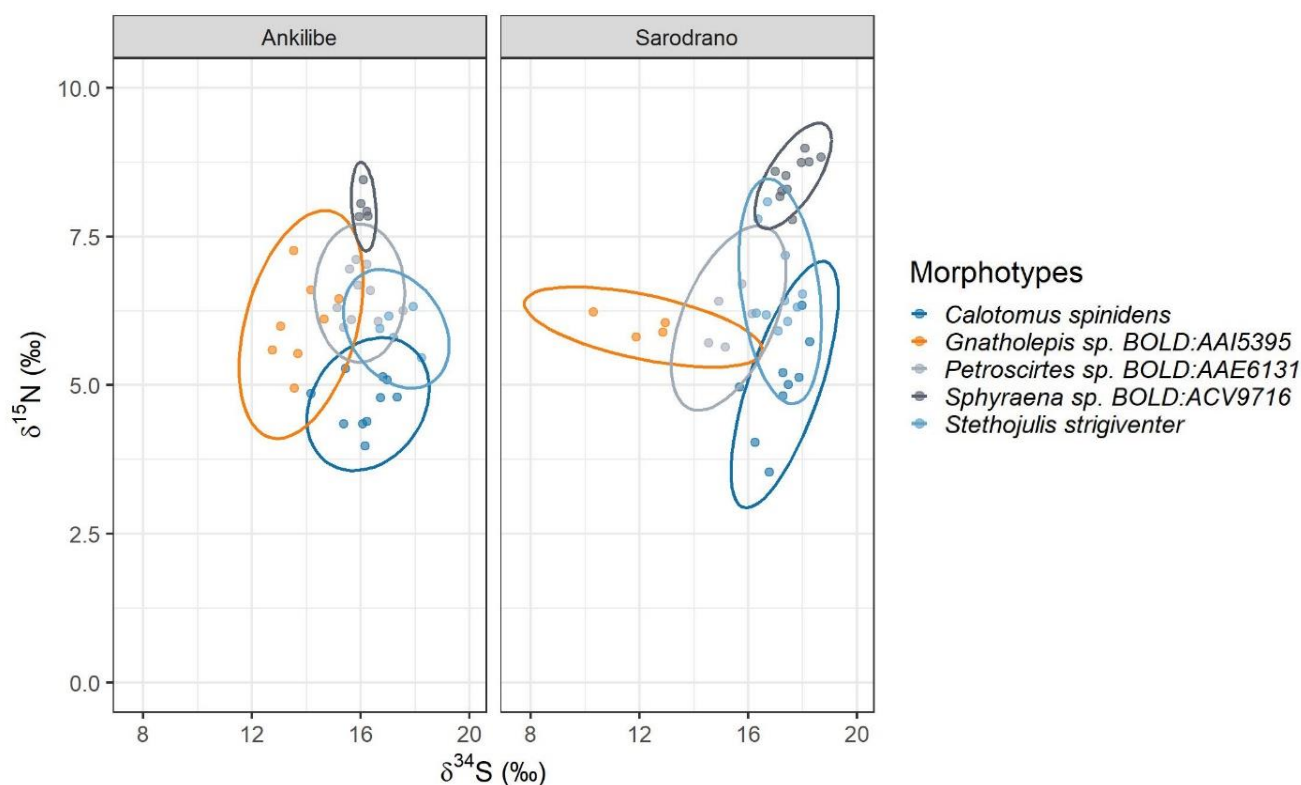


Figure 21 : Biplots et ellipses (95%) des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées sur les individus des morphotypes de minimum trois individus retrouvés sur les sites d'Ankilibe et de Sarodrano en 2018

À noter que toutes les ellipses présentées sur les figures 20 et 21 affichent du recouvrement avec au moins une autre niche isotopique de leur assemblage (Fig. 20, 21).

Tableau 5 : Tableau récapitulatif de la SEA des ellipses pour les différents morphotypes de minimum trois individus étudiés pour l'approche spatiale. Avec n le nombre d'individus capturés sur chaque site en 2018 et SEA l'aire de l'ellipse standard (40% des points)

Morphotypes	Site	n	SEA (% ²)	n	SEA (% ²)
		$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{34}\text{S}/\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{34}\text{S}/\delta^{15}\text{N}$
<i>Calotomus spinidens</i>	Ankilibe	10	0,6	10	1,2
	Sarodrano	9	1,8	9	1,7
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	Ankilibe	8	0,8	8	1,7
	Sarodrano	4	0,2	4	0,6
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Ankilibe	40	0,4	NA	NA
	Sarodrano	40	0,3	NA	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	Ankilibe	10	0,6	10	1
	Sarodrano	5	1,4	5	0,8
<i>Siganus sutor</i>	Ankilibe	40	1,7	NA	NA
	Sarodrano	40	1,5	NA	NA
<i>Sphyaena sp. BOLD:ACV9716</i>	Ankilibe	5	0,3	5	0,1
	Sarodrano	10	0,2	10	0,5
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Ankilibe	5	0,2	5	0,6
	Sarodrano	10	1,1	10	1,3

3.5. Relation tailles – rapports isotopiques

L'influence de la taille des individus sur les valeurs des rapports isotopiques obtenues a été testée afin d'identifier les éventuels shifts trophiques des morphotypes présents dans l'herbier.

Parmi les morpho-espèces dont une relation taille-rapport isotopique a été trouvée, cinq peuvent être considérées comme espèces résidentes des herbiers (*Amblygobius sphynx*, *Calotomus spinidens*, *Oplopomus oplopomus*, *Oxycheilinus bimaculatus* et *Scarus fuscopurpureus*), trois comme des espèces transitoires cycliques (*Herklotsichthys quadrimaculatus*, *Lethrinus mahsena* et *Siganus sutor*) et une comme espèce transitoire ponctuelle (*Saurida nebulosa*) (Tableau 1, 6).

Pour les espèces résidentes, *Amblygobius sphynx* (invertivore) montre une forte relation linéaire positive pour l'azote et donc un enrichissement du $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la croissance (Tab. 6, figure 22).

À l'inverse, *Calotomus spinidens* (herbivore) affiche une faible relation non linéaire négative pour l'azote et donc un léger appauvrissement du $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la croissance (Tab. 6, fig. 22).

De son côté, *Oplopomus oplopomus* (zooplanctonophage) montre en 2016 à Ankilibe une relation linéaire positive pour le carbone et l'azote et donc un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la croissance, alors qu'à Sarodrano en 2018, *O. oplopomus* affiche une relation linéaire négative pour le carbone, donc un appauvrissement du $\delta^{13}\text{C}$ au cours de la croissance (Tab. 6, fig. 22).

Oxycheilinus bimaculatus (invertivore) montre une forte relation non linéaire positive pour l'azote donc un enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ qui ne suit pas une variation linéaire lors de la croissance (Tab. 6, fig. 22).

Enfin, *Scarus fuscopurpureus* (herbivore) montre une relation non linéaire positive pour le carbone et donc un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ non linéaire au cours de la croissance (Tab. 6, fig. 22).

Pour les espèces transitoires cycliques, *Herklotsichthys quadrimaculatus* (zooplanctonophage) et *Lethrinus mahsena* (invertivore) affichent un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ au cours de la croissance (forte relation linéaire positive).

Lethrinus mahsena montre également une relation non linéaire négative pour le soufre (Tab. 6, fig. 22).

De son côté, *Siganus sutor* (herbivore) montre pour chaque échantillonnage une relation non linéaire positive pour le carbone (donc un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ au cours de la croissance) (Tab. 6, fig. 22). Pour l'azote, *Siganus sutor* montre une relation non linéaire négative en 2017 à Ankilibe et en 2018 à Sarodrano, donc un appauvrissement en $\delta^{15}\text{N}$ avec la croissance. Pour le soufre, *S. sutor* affiche une relation non linéaire négative en 2017 (Tab. 6, fig. 22).

Enfin, pour *Saurida nebulosa*, espèce piscivore et transitoire ponctuelle, la relation observée est une relation non linéaire positive pour le carbone, donc un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ avec la croissance et une forte relation linéaire négative pour l'azote donc un appauvrissement en $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la croissance (Tab. 6, fig. 22).

Il est aussi intéressant de noter que *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716* et *Siganus sutor* semblent montrer deux classes de taille différenciées qui présentent des gammes de valeurs isotopiques distinctes (Fig. 22). La présence de deux sous-populations avait déjà pu être observée pour *Siganus sutor* lors de l'étude de ses niches isotopiques temporelles (Fig. 16).

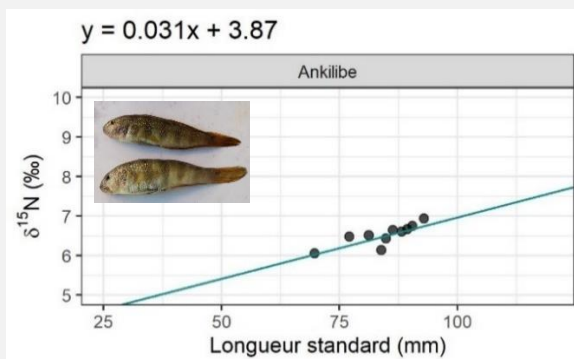
Tableau 6 : Tableau récapitulatif des résultats obtenus pour les analyses de corrélation entre la taille des individus et les rapports isotopiques par année et par site pour les morphotypes de minimum dix individus

Morphotypes (10+)	Année	Sites	Rapport isotopique	p-valeur	Coefficient de corrélation
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Amblygobius sphyinx</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	r = 0,812 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	**	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Calotomus spinidens</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	$\tau = -0,164$ (Kendall)
			$\delta^{15}\text{N}$	*	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	*	r = 0,518 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Lethrinus mahsena</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	***	r = 0,902 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	$\tau = -0,390$ (Kendall)
			$\delta^{34}\text{S}$	*	
<i>Lethrinus sp. BOLD:AAB0511</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	***	r = 0,825 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	**	r = 0,567 (Pearson)
			$\delta^{34}\text{S}$	**	r = -0,633 (Pearson)
<i>Lethrinus_sp1</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Oplopomus oplopomus</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	*	r = 0,341 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	*	r = 0,339 (Pearson)
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
	2018	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	
			$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	
	2018	Sarodrano	$\delta^{13}\text{C}$	*	r = -0,365 (Pearson)
$\delta^{15}\text{N}$			***	r = 0,685 (Pearson)	
<i>Oplopomus sp. BOLD:AAI3352</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	r = 0,305 (Pearson)
			$\delta^{15}\text{N}$	*	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	$\tau = 0,534$ (Kendall)
			$\delta^{15}\text{N}$	*	
			$\delta^{34}\text{S}$	n.s.	
<i>Petroscirtes mitratus</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	

<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. n.s.
<i>Saurida nebulosa</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	* n.s. *** $\tau = 0,358$ (Kendall) $r = -0,750$ (Pearson)
<i>Scarus fuscopurpureus</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. *** $\tau = 0,403$ (Kendall)
<i>Siganus sutor</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. * $\tau = 0,251$ (Kendall)
	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. *** $\tau = 0,428$ (Kendall)
	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	*** ** *** $\tau = -0,534$ (Kendall) $\tau = -0,346$ (Kendall)
	2018	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. *** $\tau = 0,435$ (Kendall)
	2018	Sarodrano	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. *** $\tau = 0,406$ (Kendall)
<i>Sphyraena sp. BOLD:ACV9716</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. ** n.s. $r = 0,676$ (Pearson)
<i>Stethojulis sp. BOLD:ADI2646</i>	2017	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	** n.s. *** $\tau = -0,290$ (Kendall) $\tau = 0,401$ (Kendall)
<i>Stethojulis strigiventer</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. n.s.
<i>Stolephorus indicus</i>	2016	Ankilibe	$\delta^{15}\text{N}$ $\delta^{34}\text{S}$ $\delta^{13}\text{C}$	n.s. n.s. n.s.

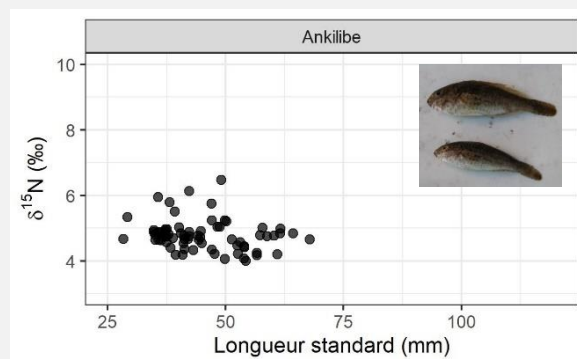
Avec * = significatif (p-valeur $\in]0,01; 0,05]$) ; ** = très significatif (p-valeur $\in]0,001; 0,01]$) ; *** = hautement significatif (p-valeur $< 0,001$) et n.s. = non significatif (p-valeur $> 0,05$)

Amblygobius sphynx



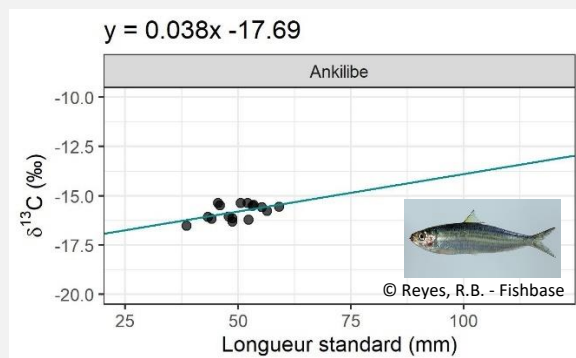
Année 2016 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

Calotomus spinidens



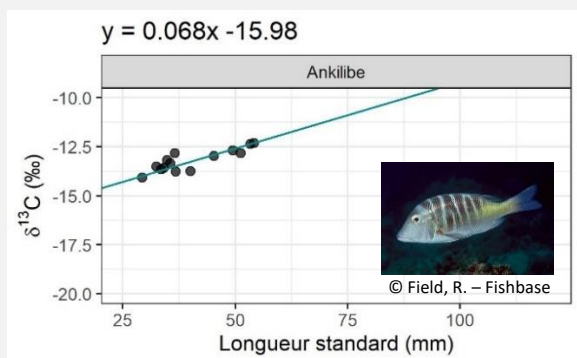
Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

Herklotsichthys quadrimaculatus

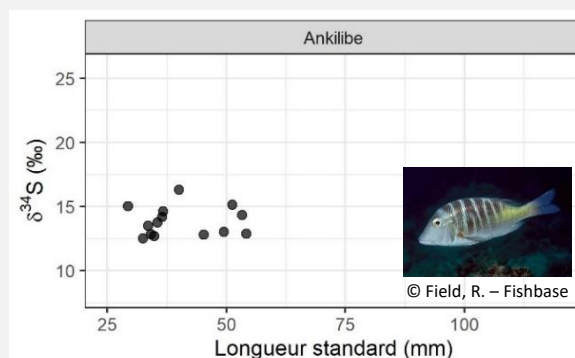


Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$

Lethrinus mahsena

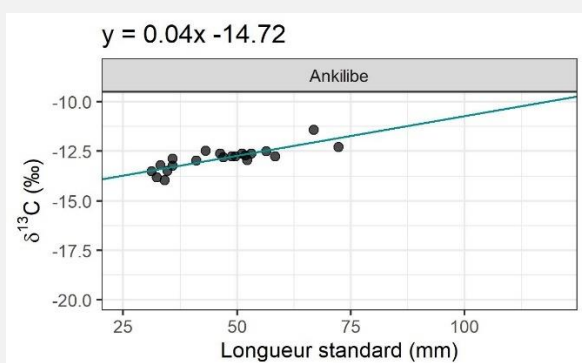


Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$

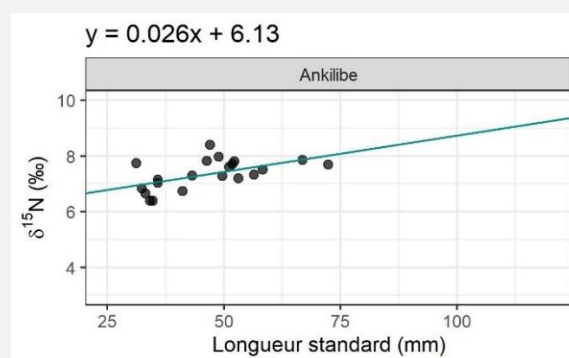


Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{34}\text{S}$

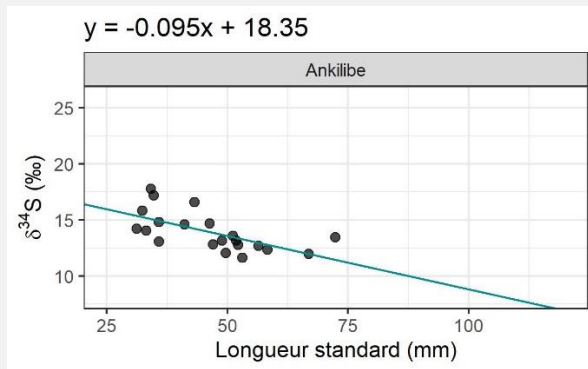
Lethrinus sp. BOLD:AAB0511



Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$

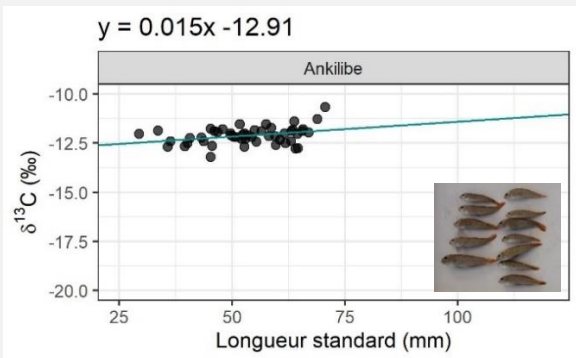


Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

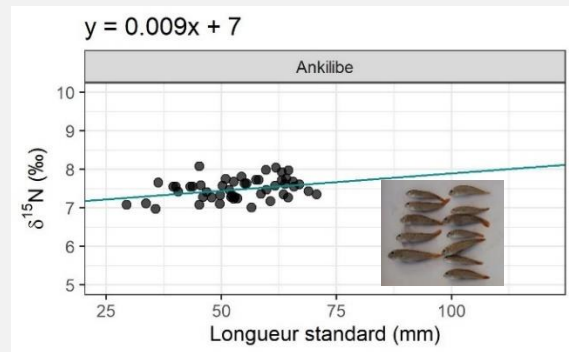


Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{34}\text{S}$

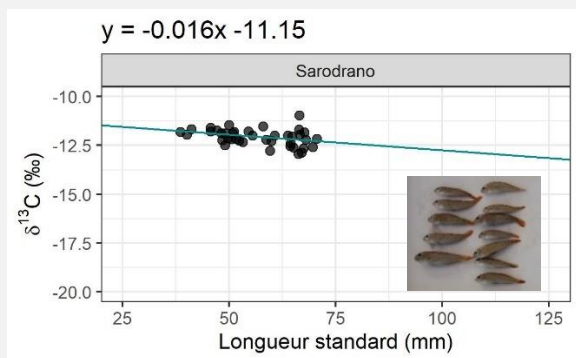
Oplopomus oplopomus



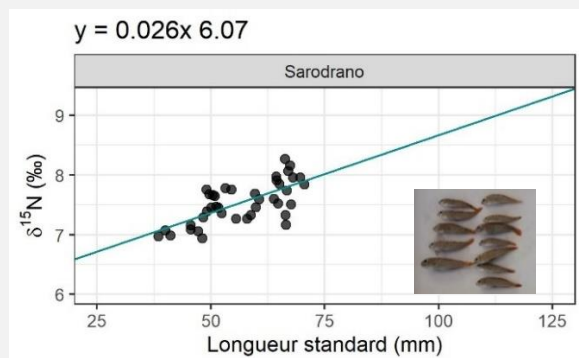
Année 2016 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$



Année 2016 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

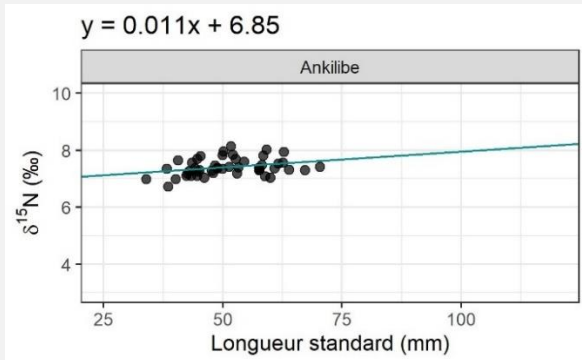


Année 2018 - Sarodrano - $\delta^{13}\text{C}$



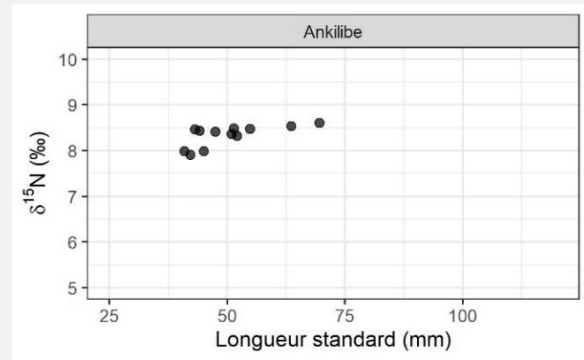
Année 2018 - Sarodrano - $\delta^{15}\text{N}$

***Oplopomus* sp. BOLD:AAI3352**



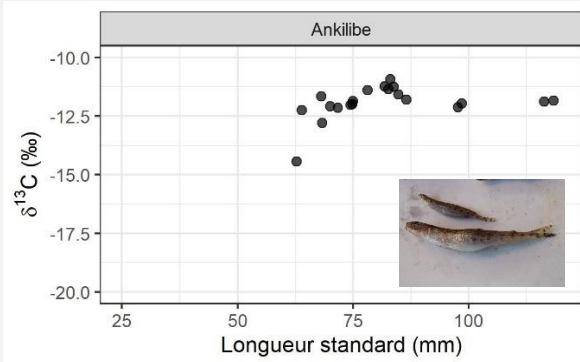
Année 2017 - Ankilibe - δ¹⁵N

Oxycheilinus bimaculatus

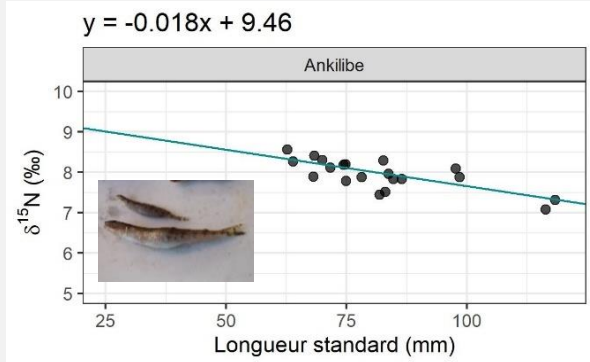


Année 2016 - Ankilibe - δ¹⁵N

Saurida nebulosa

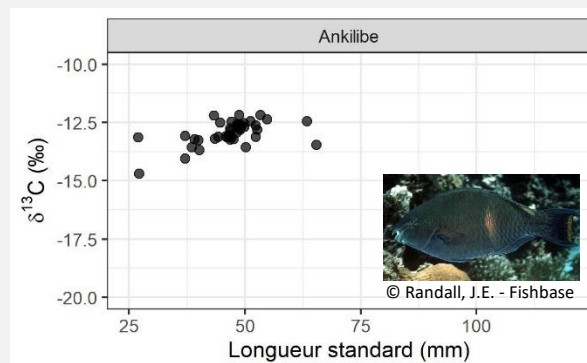


Année 2016 - Ankilibe - δ¹³C



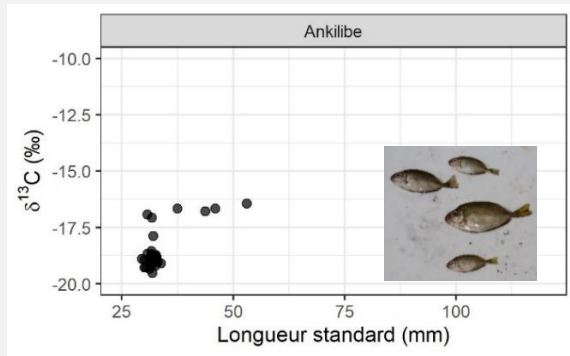
Année 2016 - Ankilibe - δ¹⁵N

Scarus fuscopurpureus

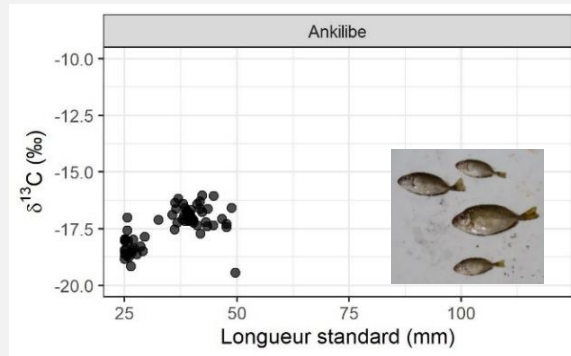


Année 2017 - Ankilibe - δ¹³C

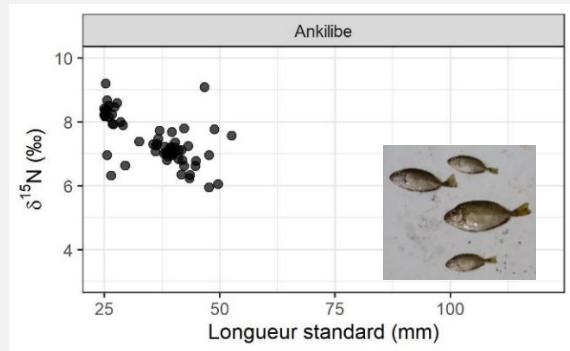
Siganus sutor



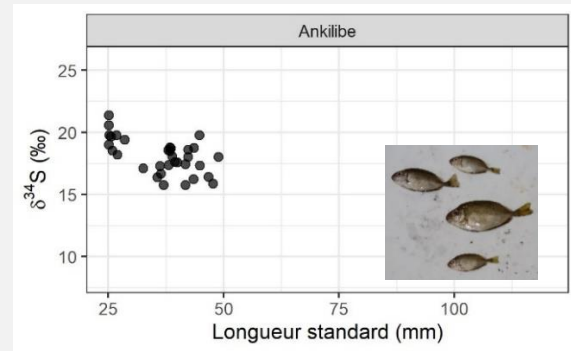
Année 2016 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$



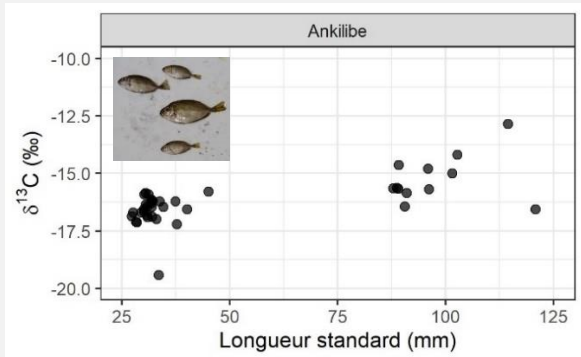
Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$



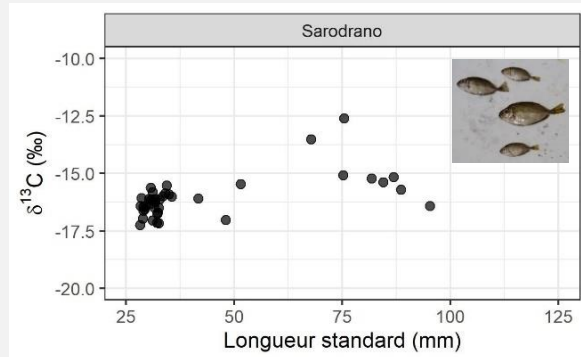
Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$



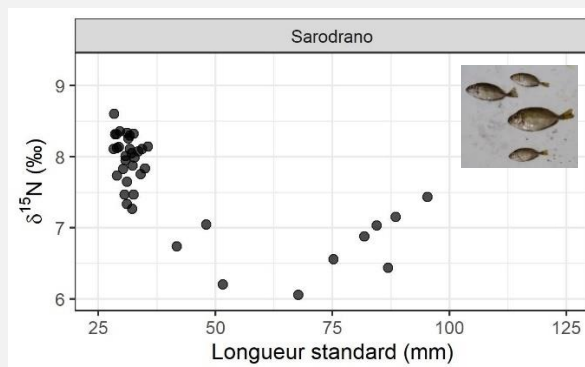
Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{34}\text{S}$



Année 2018 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$

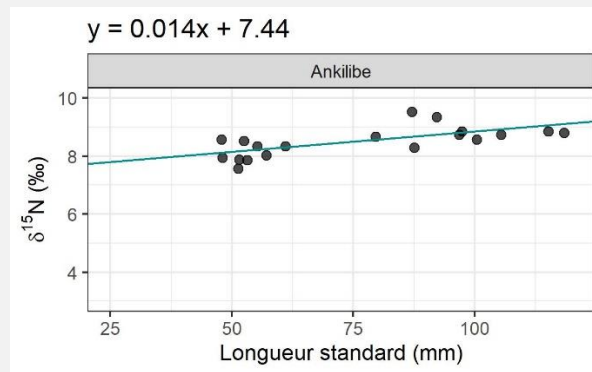


Année 2018 - Sarodrano - $\delta^{13}\text{C}$



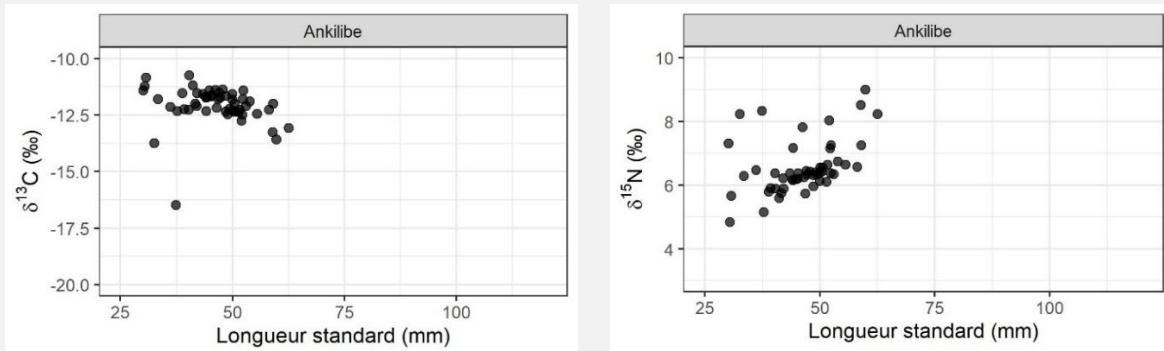
Année 2018 - Sarodrano - $\delta^{15}\text{N}$

Sphyraena sp. BOLD:ACV9716



Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

Stethojulis sp. BOLD:ADI2646



Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{13}\text{C}$

Année 2017 - Ankilibe - $\delta^{15}\text{N}$

Figure 22 : Biplots montrant la longueur standard des individus (mm) (n=10 et plus) par rapport aux rapports isotopiques du carbone, du soufre et de l'azote pour les morphotypes qui affichaient des p-valeurs de corrélation significatives

3.6. Comparaison des niches isotopiques entre les communautés

3.6.1. Approche temporelle

Dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, les enveloppes convexes des trois communautés temporelles pêchées à Ankilibe montrent des orientations similaires, mais présentent des tailles et des formes différentes.

L'assemblage de 2018 en particulier montre une aire totale (TA) très inférieure aux deux autres (TA = $13,9\%{}^2$ en 2018 contre $19,7\%{}^2$ en 2016 et $24,8\%{}^2$ en 2017) (Figure 23). Ceci suggère une diversité trophique moindre en 2018.

Certains points sont communs aux trois échantillonnages annuels, indiquant des comportements trophiques habituellement présents sur le site d'Ankilibe à la période des échantillonnages (c.-à-d. durant la saison chaude) (Fig. 23).

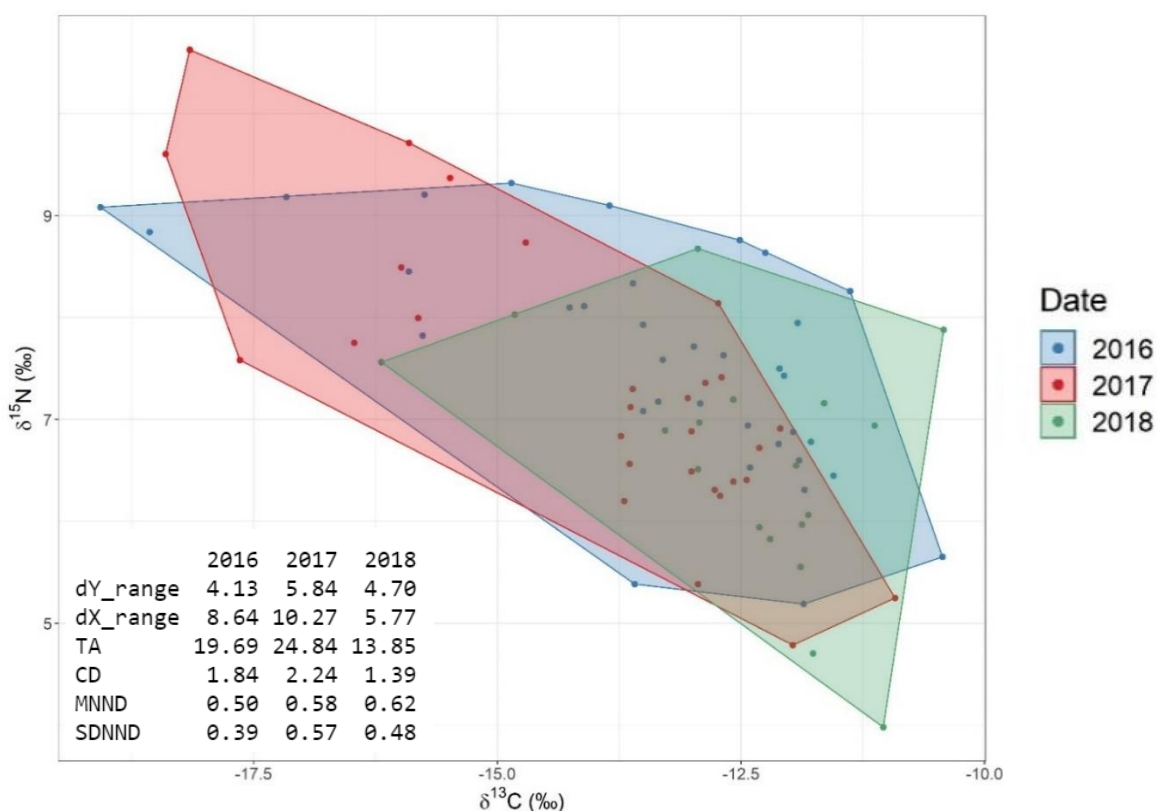


Figure 23 : Enveloppes convexes des communautés temporelles à Ankilibe tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. Chaque couleur représente la communauté d'une année. Chaque point représente la moyenne des rapports isotopiques du carbone et de l'azote d'un morphotype

La gamme de $\delta^{13}\text{C}$ (dX_range, fig. 23) est plus faible en 2018, suggérant moins de diversité de producteurs primaires à la base du réseau trophique, tandis que la gamme de $\delta^{15}\text{N}$ (dY_range, fig. 23) est la plus faible en 2016, indiquant une diversité de niveaux trophiques plus faible trouvée cette année-là.

En 2017, l'aire totale (TA, fig. 23) est la plus élevée, suggérant une plus grande diversité trophique des morphotypes capturés. De même, la distance moyenne au centroïde (CD, fig. 23) et la déviation standard de la distance au plus proche voisin (SDNND, fig. 23) sont supérieures pour l'année 2017, suggérant une plus grande variété de niches trophiques et une plus grande diversité d'habitudes trophiques.

En résumé, ces résultats indiquent des variabilités temporelles dans la diversité trophique des assemblages prélevés sur le site d'Ankilibe, tout en soulignant l'existence d'un certain noyau de comportements trophiques généralement retrouvé sur ce site.

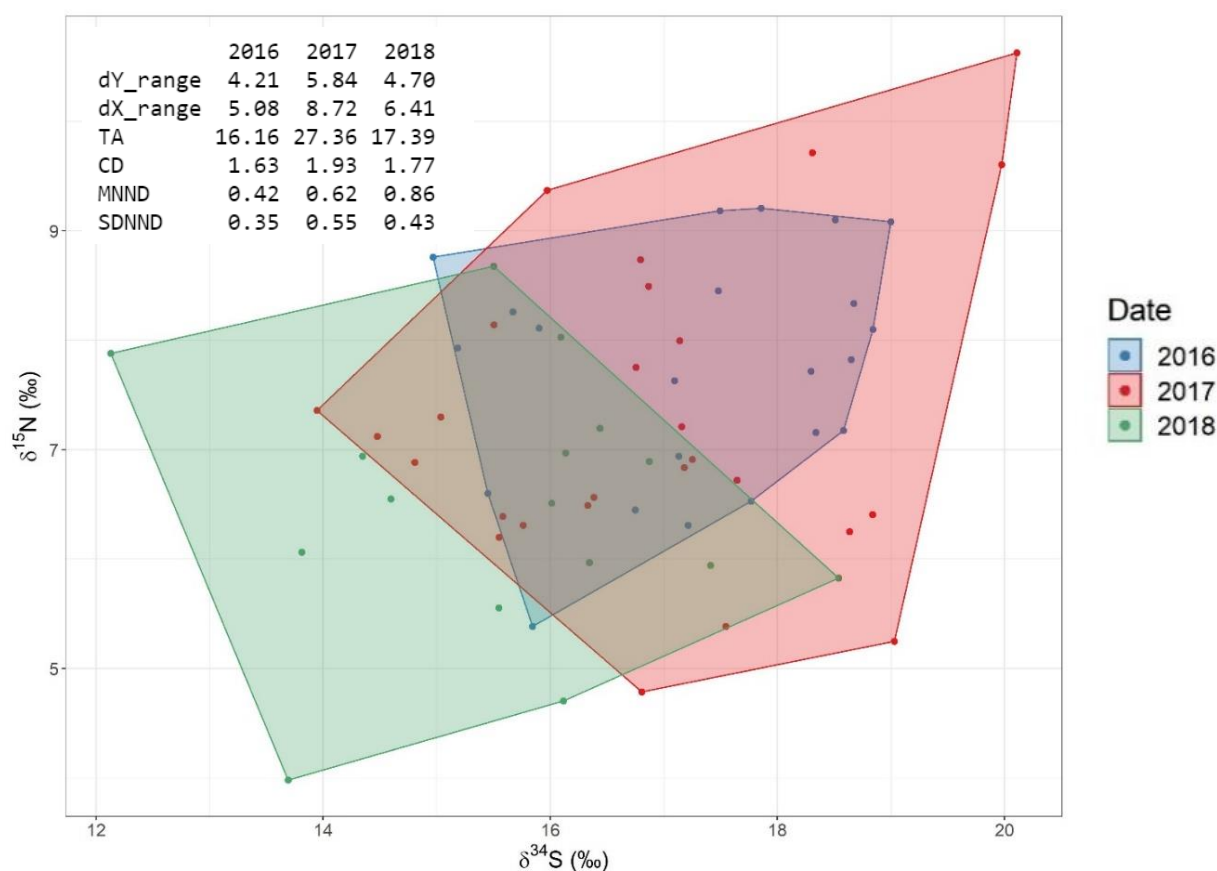


Figure 24 : Enveloppes convexes des communautés temporelles à Ankilibe tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. Chaque couleur représente la communauté d'une année. Chaque point représente la moyenne des valeurs isotopiques du soufre et de l'azote d'un morphotype

Les enveloppes convexes temporelles pour les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ montrent des formes et des positions très différentes dans l'espace isotopique. L'année 2018 est décalée vers des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ plus faibles en comparaison des deux autres années, indiquant un assemblage de morphotypes de niveaux trophiques plus faibles et une consommation de sources de nourriture d'origine plus benthique [Fry *et al.*, 2008] (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques). L'année 2017 est au contraire décalée vers des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les autres années, indiquant des niveaux trophiques dans l'assemblage plus élevés et une origine des sources consommées plus pélagique (Figure 24).

L'aire totale de l'enveloppe convexe (TA) pour l'année 2017 est supérieure aux deux autres années, avec une TA de $27,4\% \text{‰}^2$ en 2017 contre $16,2\% \text{‰}^2$ en 2016 et $17,4\% \text{‰}^2$ en 2018 (Fig. 24).

Tout comme dans l'espace isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ sur le $\delta^{15}\text{N}$, l'assemblage échantillonné en 2017 présente un dX_{range} , un dY_{range} et une CD plus élevés que les autres années, indiquant une plus grande diversité trophique de l'assemblage (Fig. 24).

Cependant, contrairement à la figure 23, le noyau de comportements trophiques communs aux trois années d'échantillonnage est moins marqué dans l'espace isotopique formé par les $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 24).

En résumé, des différences de position, de taille et de forme plus marquées s'observent entre les enveloppes convexes temporelles tracées dans l'espace isotopique du $\delta^{34}\text{S}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ et le noyau commun de comportements trophiques entre les années est moins visible que sur la figure 23 (Figures 23, 24).

3.6.2. Approche spatiale

Dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, les enveloppes convexes spatiales tracées pour les sites de Sarodrano et d'Ankilibe l'année 2018 sont de formes relativement similaires mais semblent montrer une position décalée dans l'espace isotopique (Figure 25). L'enveloppe convexe de la communauté échantillonnée à Sarodrano est déplacée vers des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que la communauté trouvée à Ankilibe (Fig. 25).

La plupart des points semblent se trouver compris dans les deux enveloppes convexes des communautés ichtyologiques spatiales, laissant penser à une certaine stabilité des comportements trophiques dans le Grand Récif de Tuléar pour une même période d'échantillonnage (Fig. 25).

L'aire totale (TA) de l'enveloppe convexe mesurée pour la communauté de Sarodrano est plus grande que celle mesurée pour Ankilibe ($21,9 \text{ ‰}^2$ contre $13,9 \text{ ‰}^2$) (Fig. 25), ce qui indique la présence de consommateurs affichant des rapports isotopiques plus extrêmes qu'à Ankilibe et traduit une plus grande diversité de ressources alimentaires consommées par l'échantillonnage de Sarodrano.

La gamme de $\delta^{13}\text{C}$ est également plus élevée à Sarodrano, indiquant une plus grande diversité de producteurs primaires consommés à la base du réseau trophique (dX_{range} , fig. 25). De même, la gamme de $\delta^{15}\text{N}$ est plus grande à Sarodrano (dY_{range} , fig. 25), ce qui indique la présence d'une plus grande variété de niveaux trophiques dans cette communauté.

La distance moyenne au centroïde (CD, fig. 25) est aussi plus élevée à Sarodrano, indiquant une diversité trophique moyenne plus importante entre les consommateurs. Enfin la SDNND (déviations standard de la distance au plus proche voisin) est plus faible à Ankilibe, ce qui laisse sous-entendre des habitudes trophiques moins diversifiées parmi les espèces de poissons capturées sur ce site (Fig. 25).

Ainsi, toutes les métriques de Layman calculées suggèrent la présence d'une diversité trophique plus importante sur le site de Sarodrano en 2018 [Layman *et al.*, 2007] (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques).

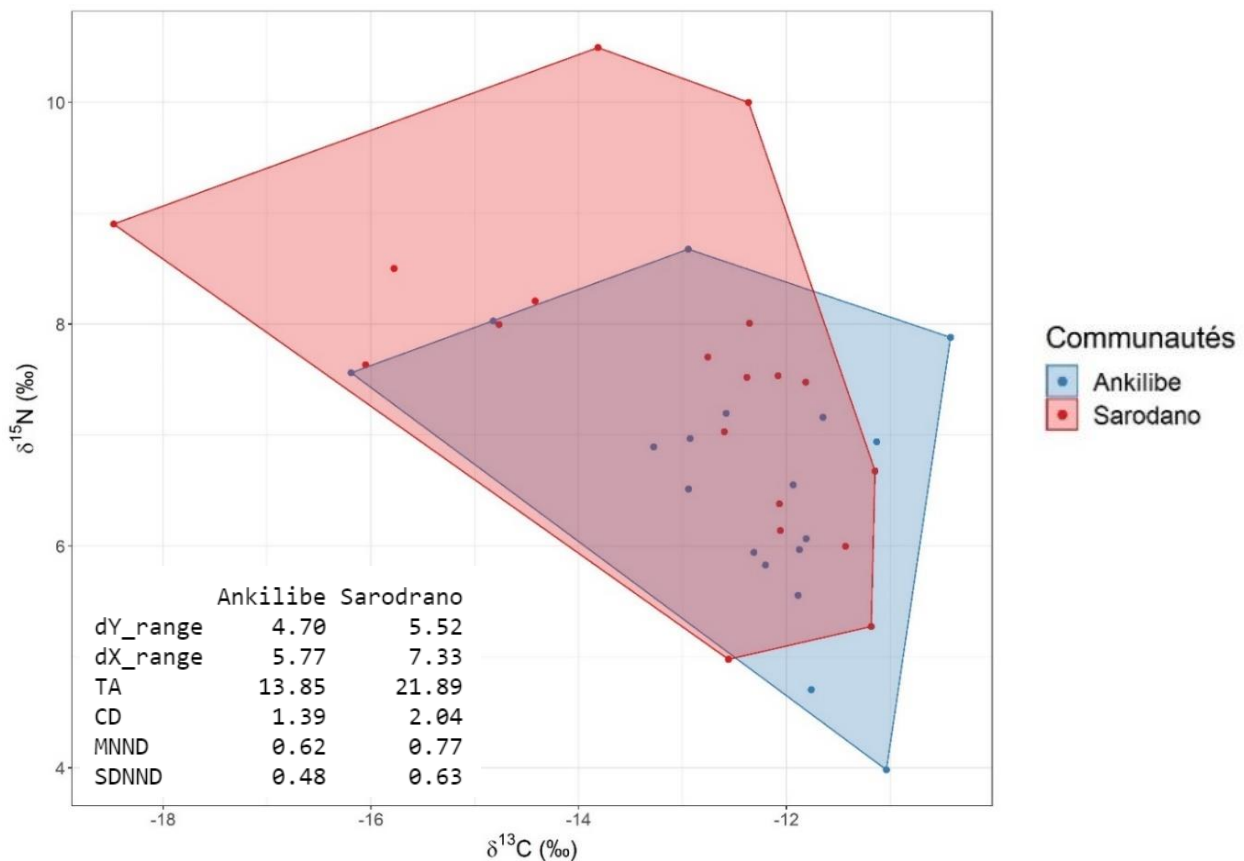


Figure 25 : Enveloppes convexes des communautés spatiales trouvées en 2018 et tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. Chaque couleur représente la communauté trouvée sur un site. Chaque point représente la moyenne des valeurs isotopiques du carbone et de l'azote d'un morphotype

Dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{34}\text{S}$, les enveloppes convexes spatiales mesurées ont des formes et des orientations très différentes (Figure 26).

L'aire totale de la communauté de Sarodrano est supérieure à celle d'Ankilibe ($30,8\% \text{ } ^2$ contre $17,4\% \text{ } ^2$) et une grande partie de la communauté d'Ankilibe est recouverte par la communauté de Sarodrano, qui s'étend vers des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ plus élevées.

L'étude des enveloppes convexes spatiales montrent des gammes de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ plus élevées à Sarodrano (dX_range et dY_range), de même qu'une CD plus élevée, indiquant une plus grande diversité écologique de l'assemblage prélevé sur le site de Sarodrano (Fig. 26).

À noter que cette fois encore, de nombreux points sont communs aux deux enveloppes convexes, traduisant des comportements trophiques relativement similaires entre les deux communautés.

La présence de morphotypes présentant des valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ plus extrêmes sur le site de Sarodrano suggère une utilisation des ressources trophiques plus diversifiée, ce qui laisse penser à une plus grande diversité de morphotypes présents sur le site de Sarodrano, par rapport à celui d'Ankilibe en 2018.

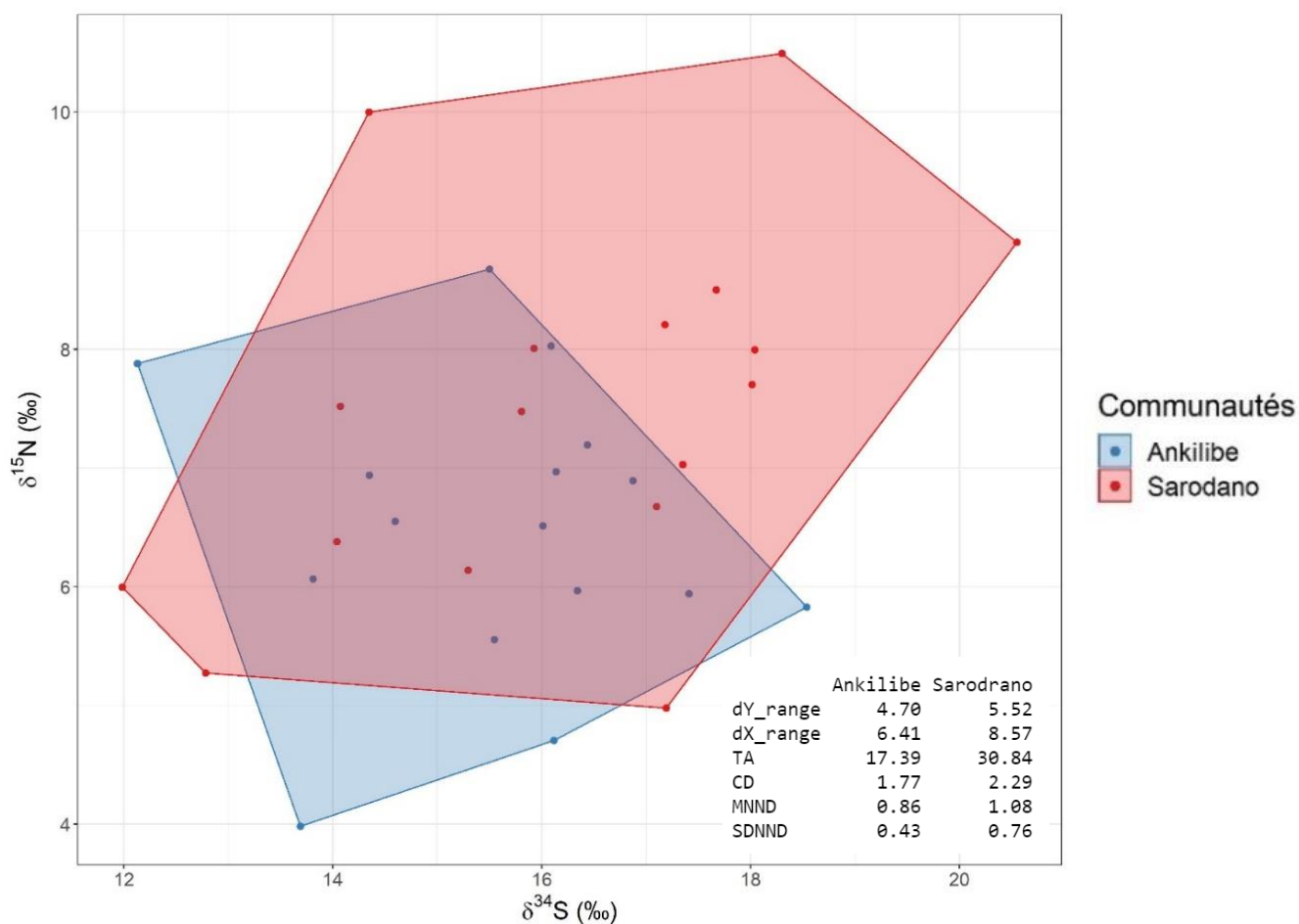


Figure 26 : Enveloppes convexes des communautés spatiales trouvées en 2018 et tracées dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{34}\text{S}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. Chaque couleur représente la communauté trouvée sur un site. Chaque point représente la moyenne des valeurs isotopiques du soufre et de l'azote d'un morphotype

Discussion

4.1. Diversité des morphotypes

Les données isotopiques obtenues pour notre étude montrent une grande diversité isotopique et en conséquence trophique [Layman *et al.*, 2007], des poissons téléostéens associés au Grand Récif de Tuléar (GRT). La présence de 73 morphotypes distincts répartis dans 29 familles retrouvés dans l'échantillonnage laisse entrevoir une richesse trophique et fonctionnelle importante dans les herbiers du GRT (Figure 10). Nos résultats font écho aux résultats documentés par Jaonalison *et al.* (2022) et par Gillibrand *et al.* (2007), qui mettent en évidence une richesse ichtyologique des eaux du Sud-Ouest de Madagascar plus grande que celles retrouvées dans les îles Glorieuses, Geyser et Zélée, Juan de Nova, Mayotte et la Réunion [Gillibrand *et al.*, 2007 ; Jaonalison *et al.*, 2022]. La diversité importante des espèces de phanérogames trouvées sur le GRT, mais également la diversité des constituants coralliens du système récifal, semblent pouvoir expliquer en partie cette grande diversité ichtyologique [Hily *et al.*, 2010]. Rappelons que le GRT a longtemps été considéré comme le système récifal le plus diversifié de cette partie de l'océan Indien [Andréfouet *et al.*, 2013].

La présence dans nos données d'un grand nombre de juvéniles capturés est indicatrice du rôle de nurserie fourni par les herbiers du GRT, un rôle écologique d'importance capitale pour la diversité ichtyologique retrouvée dans le système récifal. Plus particulièrement, la présence de juvéniles d'espèces précédemment définies comme transitoires cycliques (p. ex. *Herklotsichthys quadrimaculatus*, *Lethrinus mahsena*, *Siganus sutor* et *Stolephorus indicus*) atteste de l'importance des écosystèmes herbiers comme habitat « étape » dans le cycle de vie d'espèces abondantes sur le récif.

4.2. Écologie trophique des morphotypes

En plus d'une diversité de morphotypes élevée, les données isotopiques obtenues s'étendent sur un large spectre de l'espace isotopique (de -21,2 à -9,1‰ pour le carbone ; de 3,5 à 11,5‰ pour l'azote et de 7,9 à 25,3‰ pour le soufre), indicateur d'une richesse fonctionnelle importante, de comportements trophiques variés et d'une grande diversité de niches trophiques dans l'échantillonnage. D'une manière générale, nos résultats montrent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui augmentent avec le niveau trophique des poissons, et des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui diminuent avec le niveau trophique. Cette observation est en accord avec ce qui a été observé dans la littérature [Li *et al.*, 2021].

En 2018, Corbrion a étudié les contenus stomacaux de 271 poissons de 47 morphotypes différents capturés à Ankilibe en 2016. La combinaison de ses résultats (Annexe 3) avec nos analyses isotopiques permet d'affiner l'étude de la diversité trophique présente dans notre assemblage.

En effet, nos résultats basés sur l'analyse isotopique de muscles de poisson et les résultats obtenus sur base des contenus stomacaux ne fournissent pas les mêmes informations sur l'écologie trophique d'un assemblage. Alors que les analyses stomacales fournissent une idée de la composition du bol alimentaire récemment consommé par un individu, les analyses isotopiques permettent une approche plus globale de l'écologie trophique, en intégrant une dimension spatio-temporelle aux données, avec des résultats qui doivent être considérés sur échelle de temps plus longue [Layman *et al.*, 2007]. Ces deux techniques sont dès lors complémentaires.

Les biplots résultants de nos analyses isotopiques peuvent se lire sur deux échelles : l'axe des abscisses, indicateur des sources de nourriture et de l'habitat, et l'axe des ordonnées, indicateur du niveau trophique des différents morphotypes composant l'assemblage.

L'axe des $\delta^{13}\text{C}$ peut être vu comme un continuum des sources de nourriture, allant des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus négatives (consommateurs de plancton d'origine pélagique), en passant par les suspensivores (qui se nourrissent de matière organique en suspension et de planctons), par les consommateurs d'organismes benthiques (généralement associés au lagon) pour enfin arriver aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les moins négatives (herbivores) [Frédérich *et al.*, 2017] (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques).

Sur l'axe des $\delta^{15}\text{N}$ se lit le niveau trophique des organismes étudiés, allant des herbivores (valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus faibles) jusqu'aux piscivores (valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées).

Ainsi, en observant les moyennes isotopiques des morpho-espèces, et en sélectionnant celles dont le contenu stomacal a été analysé par Corbrion (2018), quatre groupes trophiques peuvent être proposés : les herbivores, les omnivores avec une alimentation orientée vers les invertébrés benthiques, les carnivores, de niveau trophique élevé et les planctonophages et suspensivores, caractérisés par des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très négatives (Figure 27).

Sur base de la figure 27, le groupe des carnivores est représenté par *Fistularia commersonii* et *Stolephorus indicus*. Le groupe de planctonophages et suspensivores est représenté par *Siganus sutor* et *Parupeneus heptacanthus*. Le groupe des omnivores à dominance invertivore est représenté par un grand nombre de morphotypes (*Aeoliscus punctulatus*, *Amblygobius sphynx*, *Cheilio inermis*, *Lethrinus mahsena*, *Oplopomus oplopomus*, *Oxycheilinus bimaculatus*, *Paramonacanthus frenatus*, *Petroscirtes mitratus*, *Pteragogus flagellifer*, *Saurida nebulosa*, *Scorpaena scrofa*, *Stethojulis interrupta* et *Stethojulis strigiventer*. Enfin, le groupe des herbivores est représenté par *Calotomus spinidens* (Figure 27, annexe 2).

À noter que les délimitations entre les différentes catégories trophiques de la figure 27 ont été tracées à titre indicatif. Les limites ne doivent donc pas être perçues comme figées dans l'espace isotopique.

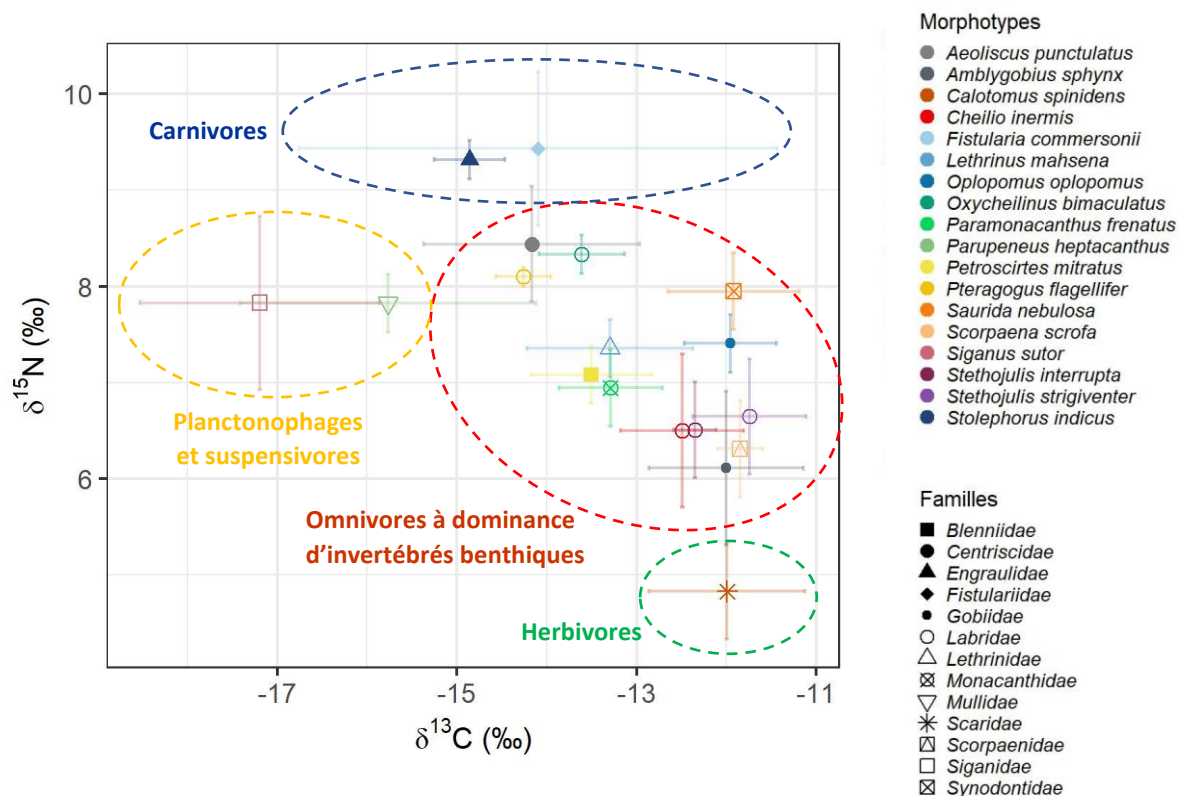


Figure 27 : Biplot des rapports isotopiques moyens du carbone et de l'azote (et écarts-types) des morphotypes de minimum cinq individus également étudiés par Corbrion (2018). Les cercles pointillés indiquent les délimitations approximatives de quatre groupes trophiques mis en évidence par notre étude

Pour la catégorie « Carnivores », les contenus stomacaux étudiés par Pierre Corbrion en 2018 révèlent que *Fistularia commersonii* est piscivore avec consommation sporadique d'invertébrés démersaux, tandis que *Stolephorus indicus* est un consommateur d'invertébrés benthiques vagiles, s'alimentant majoritairement de gastéropodes [Corbrion, 2018] (Ann. 3). Nos données isotopiques indiquent pour ces deux morphotypes des valeurs isotopiques moyennes assez similaires et un niveau trophique élevé.

Pour la catégorie trophique « Planctonophages et suspensivores », *Siganus sutor* est un omnivore à tendance herbivore, selon leurs contenus stomacaux, s'alimentant de végétaux, d'algues, de diatomées, d'hydrides et de gastéropodes) [Corbrion, 2018]. Pourtant, nos données pour ce morphotype indiquent une position isotopique plutôt orientée vers des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très négatives, laissant croire à un régime trophique planctonophage. La comparaison de nos résultats avec les contenus stomacaux laisse penser que les analyses isotopiques montrent en réalité une composition isotopique résiduelle qui témoigne du passé pélagique des individus capturés, quand ils étaient encore au stade larvaire dans la colonne d'eau. Il semblerait que la récente alimentation dans les herbiers par les post-larves ou les juvéniles ne soit pas encore visible dans leur composition isotopique, en lien avec le temps de renouvellement des tissus (cf. §1.4, Niches écologiques). Par ailleurs, tous les individus de *Siganus sutor* capturés dans notre étude étaient de petite taille (c.-à-d. juvéniles), en accord avec cette hypothèse.

Pour la catégorie « Herbivores », les contenus stomacaux indiquent que *Calotomus spinidens* est effectivement un herbivore, s'alimentant principalement de phanérogames, avec compléments d'invertébrés benthiques vagiles (ex : gastéropodes) [Corbrion, 2018] (Ann. 3).

Enfin, regroupés dans la catégorie « Omnivores à dominance invertivore », se trouvent, selon les analyses stomacales, des omnivores à tendance herbivore (*Amblygobius sphynx* et *Petroscirtes mitratus*), des consommateurs d'invertébrés benthiques complétés par des végétaux (*Oplopomus oplopomus*, *Oxycheilinus bimaculatus*, *Paramonacanthus frenatus*, *Stethojulis interrupta* et *Stethojulis strigiventer*), des consommateurs d'invertébrés démersaux (*Aeoliscus punctulatus*), des consommateurs d'invertébrés benthiques vagiles (*Pteragogus flagellifer* et *Scorpaena scrofa*), des piscivores avec apports d'invertébrés benthiques (*Cheilio inermis*) et des piscivores avec apports d'invertébrés démersaux (*Saurida nebulosa*) [Corbrion, 2018] (Ann. 3). Cette grande diversité de régimes alimentaires mise en évidence par les analyses de contenus stomacaux semble bien être en accord avec la large gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ obtenue dans nos données pour cette catégorie trophique.

4.3. Relation tailles - rapports isotopiques

Pour un certain nombre de morphotypes, il n'existe pas de relation entre la taille des individus capturés et leur composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$ (Tableau 6). Par exemple, aucun changement de $\delta^{15}\text{N}$ ou de $\delta^{13}\text{C}$ n'est observé chez *Stethojulis strigiventer*, dont l'échantillonnage est composé à la fois de juvéniles et d'adultes (Tab. 1). Une absence de relation avec le $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ est également observée pour les morphotypes *Aeoliscus punctulatus*, *Gnatholepis* sp. BOLD:AAI5395, *Lethrinus*_sp1, *Petroscirtes mitratus*, *Petroscirtes* sp. BOLD:AAE6131 et *Stolephorus indicus* (Tab. 6). À noter que seuls des individus adultes sont retrouvés dans notre échantillonnage pour *Aeoliscus punctulatus* et *Petroscirtes mitratus* (Tab. 1).

En revanche, d'autres morpho-espèces montrent une relation entre la taille de leurs individus échantillonnés et un ou plusieurs rapports isotopiques. Nous pouvons distinguer deux cas de figure : soit le morphotype montre des changements de rapports isotopiques importants selon la taille de ses juvéniles, avec souvent une relation taille-rapport isotopique non linéaire (*Calotomus spinidens*, *Herklotsichthys quadrimaculatus*, *Lethrinus mahsena*, *Scarus fuscopurpureus*, *Siganus sutor*), soit le morphotype présente des changements plus graduels, et souvent linéaires, pour ses individus de grande taille (c.-à-d. adultes) (*Amblygobius sphynx*, *Saurida nebulosa*).

Dans le premier cas de figure, le changement de composition isotopique semble refléter un changement de régime alimentaire lié au changement d'habitat et indique que l'équilibre isotopique n'est pas encore atteint par les individus capturés (cf. §1.4, Niches écologiques) : les juvéniles viennent de s'installer dans l'herbier et ont récemment changé de régime alimentaire, mais leurs tissus n'ont pas encore totalement intégré la composition isotopique de cette nouvelle nourriture. L'équilibre isotopique ne sera atteint que

lorsque l'ensemble des tissus larvaires seront renouvelés. Ainsi, les juvéniles les plus jeunes (c.-à-d. les plus petits) capturés en zone récifale seront plus susceptibles d'afficher des valeurs isotopiques proches de celles du plancton océanique, en raison de leur passé larvaire dans la colonne d'eau pélagique.

Pour les herbivores de notre assemblage, cet effet d'équilibrage isotopique s'observe chez *Calotomus spinidens*, espèce résidente herbivore (Tab. 1) dont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles diminuent de manière non linéaire dans l'herbier. Cela semble traduire un shift trophique qui résulte du passage d'une alimentation composée de zooplancton pélagique vers des sources de niveaux trophiques inférieurs (p. ex. des végétaux). Cet effet est aussi visible chez *Siganus sutor*, un herbivore de type transitoire cyclique (Tab. 1), qui montre des valeurs isotopiques moyennes (Figure 14) et individuelles (Fig. 16) proches de la composition isotopique typique de l'océan ouvert ($\delta^{15}\text{N}$ élevé et $\delta^{13}\text{C}$ très négatif) (Tab. 2). Ceci est visible en particulier pour les juvéniles de *S. sutor* les plus petits. En 2016, *Siganus sutor* semble montrer une augmentation rapide des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour les individus de petite taille et une stabilisation pour les individus les plus grands (Fig. 22). L'apparition de ce plateau semble indiquer un ralentissement du changement de la composition isotopique des tissus et l'approche de l'équilibre isotopique (cf. §1.4, Niches écologiques).

Cet effet d'équilibration isotopique s'observe aussi chez certaines espèces carnivores : par exemple, *Herklotsichtys quadrimaculus* voit le $\delta^{13}\text{C}$ de ses juvéniles augmenter (c.-à-d. devenir moins négatif) au fil de leur croissance (Fig. 22), caractérisant la transition d'un régime composé de plancton pélagique vers des proies issues du lagon.

Ce phénomène peut aussi s'observer avec les valeurs isotopiques du soufre. Généralement, le $\delta^{34}\text{S}$ sera élevé pour les espèces consommatrices de zooplancton pélagique ($\delta^{34}\text{S}$ dans les alentours de 20‰) et diminuera lors de la consommation de sources de nourriture issues du lagon ($\delta^{34}\text{S}$ autour de 12-16‰) (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques). Par exemple, chez *Acanthurus mata*, retrouvé uniquement au stade juvénile dans notre échantillonnage (Tab. 1), le $\delta^{34}\text{S}$ moyen mesuré est élevé (20‰) (Ann. 1), suggérant que les individus n'ont pas encore atteint leur équilibre isotopique et qu'ils conservent encore la composition isotopique de leur phase larvaire dans l'océan ouvert.

Le second cas de figure concerne des individus généralement adultes (c.-à-d. de grande taille) qui ont déjà atteint leur équilibre isotopique lié à la transition océan – récif. Dans ce cas, la présence d'une relation tailles – rapports isotopiques indique une variation trophique résultant d'un changement de type de proies au cours de la croissance de l'individu (et non d'un changement de leur lieu de vie). Dans nos données, cela s'observe pour *Amblygobius sphenx*, une espèce résidente retrouvée au stade adulte dans notre échantillonnage (Tab. 1). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ montrent une augmentation linéaire continue avec la taille des individus (Fig. 22). En effet, pour de nombreuses espèces de poissons carnivores, cette variation trophique s'observe par une position trophique (et donc un $\delta^{15}\text{N}$) qui augmente avec la taille des individus, en raison d'une augmentation

de la taille des proies capturées au cours de la croissance de l'individu [Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003] (cf. §1.5, Principes des analyses isotopiques).

Pour les poissons herbivores adultes en revanche, aucun shift trophique n'est généralement observé à l'âge adulte. Les individus ont généralement tendance à conserver leur position trophique tout au long de leur vie. Il est donc attendu que les morphotypes herbivores ne montrent pas de relation entre la taille de leurs individus et le $\delta^{15}\text{N}$ [Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003]. Dans nos données, cela se vérifie notamment chez *Petroscirtes mitratus*, un herbivore résident trouvé uniquement au stade adulte dans notre échantillonnage. Il ne montre aucune relation significative entre la taille et les rapports isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre.

Enfin, certains morphotypes présents à la fois au stade juvénile et au stade adulte affichent aussi une relation tailles – rapports isotopiques (*Oplopomus oplopomus* et *Oxycheilinus bimaculatus*) (Tab. 6, fig. 22).

Oxycheilinus bimaculatus affiche une relation non-linéaire entre la taille des individus et leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, qui semblent se stabiliser chez les individus les plus grands, identifiés comme adultes. L'analyse de nos données montre l'apparition d'un plateau, qui semble indiquer l'approche de l'équilibre isotopique pour les individus les plus grands (Fig. 22).

De son côté, *Oplopomus oplopomus* montre distinctement deux groupes de tailles différentes en 2018, qui semblent correspondre aux stades de vie juvénile et adulte trouvés dans l'échantillonnage (Tab. 1). Ces deux sous-populations affichent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ distinctes, illustrant un shift trophique qui apparaît au cours de leur ontogénie (Fig. 22) (cf. §1.4, Niches écologiques).

4.4. Niches trophiques

La niche isotopique peut être utilisée comme un proxy pour étudier la niche trophique d'une espèce (cf. §1.4, Niches écologiques). Dans notre assemblage, les niches isotopiques montrent des variations de tailles (SEA), de formes et d'orientations dans le temps et l'espace (Figures 16, 17, 20, 21). Dans la littérature, cette variabilité des niches isotopiques est expliquée par des différences de niches trophiques (différences de composition du bol alimentaire, des proportions des espèces qui composent le régime alimentaire, de composition isotopique des sources, etc.), des différences du comportement trophique des consommateurs (généralistes vs spécialistes, cultivateurs vs fouilleurs, etc.) ou est liée à des changements d'habitat [Flaherty et Ben-David, 2010]. Les variations de niches trophiques dans le temps et l'espace observées dans nos données semblent donc être en accord avec la littérature, et suggèrent l'existence d'une certaine plasticité trophique chez les morfo-espèces présentant des variations importantes de niches isotopiques.

Nos données montrent également des niches isotopiques relativement différenciées pour la plupart des morphotypes étudiés. Cela est généralement indicateur d'une grande diversité de comportements trophiques et de bols alimentaires variés dans l'assemblage.

Par ailleurs, toutes les niches obtenues montrent un certain recouvrement avec d'autres niches isotopiques (Figures 16, 17, 20 et 21). Cela est indicateur d'un partage de ressources alimentaires entre les morphotypes (cf. §1.4, Niches écologiques). Ainsi, malgré des gammes de valeurs isotopiques très larges, un grand nombre de morphotypes retrouvés dans les herbiers du GRT semble en réalité partager des sources alimentaires similaires. Dans nos données, un regroupement plus important de niches isotopiques est visible dans la zone de l'espace isotopique identifiée précédemment comme celle correspondant aux omnivores à dominance invertivores (Fig. 16, 20, 27).

4.5. Comparaison temporelle

Parmi les morphotypes présents sur minimum deux années d'échantillonnages (n=13 morphotypes), onze montrent une différence temporelle significative pour le $\delta^{13}\text{C}$, six pour le $\delta^{15}\text{N}$ et seulement deux pour le $\delta^{34}\text{S}$. À noter que les mesures isotopiques du soufre n'ont pas pu être réalisées pour tous les morphotypes.

Nos résultats semblent en accord avec l'étude réalisée par Laroche *et al.*, 1997 qui met en lumière la variabilité temporelle existant entre les différents morphotypes de poissons présents dans le GRT [Laroche *et al.*, 1997]. Les variations temporelles observées dans nos résultats peuvent résulter de variations dans la composition isotopique des sources consommées, de différences de comportements trophiques ou encore de variations d'habitat. Les rapports isotopiques du carbone présentent les différences temporelles les plus fortes entre les morphotypes. Cela laisse imaginer une utilisation des sources relativement variable dans le temps et suggère l'existence d'une certaine plasticité trophique chez les morpho-espèces concernées (*Aeoliscus punctulatus*, *Amblygobius sphyinx*, *Cheilio inermis*, *Fistularia commersonii*, *Lethrinus mahsena*, *Oplopomus oplopomus*, *Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131*, *Saurida sp. BOLD:AAH0503*, *Siganus sutor*, *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716* et *Stethojulis strigiventer*). D'autres morphotypes ne montrent pas de variation de composition isotopique dans le temps, suggérant un régime alimentaire plus constant (Tableau 2).

Il convient de garder à l'esprit qu'une grande source de variabilité peut être causée par un trop faible effectif d'échantillonnage. Par exemple, *Aeoliscus punctulatus* montre une SEA pour l'azote et le carbone qui double entre l'année 2016 et l'année 2017 (Tab. 3). Cependant, le nombre d'individus capturés en 2017 (n=11) est aussi presque trois fois plus important qu'en 2016 (n=4) (Tab. 3). L'importance de ce facteur de variabilité s'observe également pour *Calotomus spinidens*, dont le nombre d'individus capturés varie fortement au cours du temps (n=8 en 2016, n=70 en 2017 et n=10 en 2018 à Ankilibe). La SEA de ses ellipses temporelles semble aussi suivre la même évolution (0,5‰² en 2016, 1,2‰² en 2017 et 0,6‰² en 2018) (Tab. 3).

4.6. Comparaison spatiale

Il existe peu de différences spatiales significatives entre les sites d'Ankilibe et de Sarodrano pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (Tableau 4). Seule l'espèce *Oplopomus oplopomus*, une espèce résidente zooplanctonophage (Tab. 1), présente des différences spatiales significatives pour l'azote. En revanche, pour les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$, un plus

grand nombre de morphotypes (n=3 sur 7) affiche des différences significatives (*Oplopomus oplopomus*, *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716* et *Stethojulis strigiventer*). Le soufre montre quant à lui peu de différences significatives entre les sites, excepté pour *Sphyraena sp. BOLD:ACV9716*.

Les ellipses spatiales calculées montrent de légères variations d'orientations et de tailles, dépendant selon les morphotypes considérés (Figures 20, 21). Les différences spatiales observées dans nos données peuvent s'expliquer par le fait que chaque site présente des caractéristiques propres et possède sa communauté d'organismes propre. Il est ainsi possible qu'une même espèce se nourrisse différemment selon qu'elle vive sur le site d'Ankilibe ou sur celui de Sarodrano, bien que ces deux sites fassent partie d'un même ensemble récifal. Cette capacité à pouvoir adapter son régime alimentaire selon le milieu et le type de sources de nourriture présentes est appelée la plasticité trophique [Bowen et Allanson, 1982]. Ainsi, les espèces concernées par des différences spatiales seraient possiblement capables de plus de plasticité trophique que les autres.

Par ailleurs, des différences spatiales entre les niches isotopiques peuvent être aussi liées à des variations isotopiques de la composition des sources de nourriture. Par exemple, le rapport isotopique de l'azote dans les phanérogames et dans leurs épiphytes va dépendre de la source d'azote inorganique utilisée par la plante (nitrate ou ammonium), de la composition du sédiment et de la composition chimique de l'eau. Ainsi, des différences importantes peuvent exister entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de deux populations d'une même espèce, proches spatialement mais associées à des micro-habitats différents [Lepoint *et al.*, 2016].

De son côté, la composition isotopique du carbone retrouvée dans les organismes photosynthétiques primaires sera principalement dépendante de la forme inorganique du carbone incorporée pendant la photosynthèse (forme bicarbonate ou CO_2 dissous) et du taux de photosynthèse. En conséquence, elle variera selon l'apport en lumière et donc selon la profondeur. Le $\delta^{13}\text{C}$ est ainsi susceptible de varier temporellement selon les saisons et de varier spatialement selon la profondeur [Lepoint *et al.*, 2008].

Selon la complexité structurelle, la composition spécifique et la localisation de l'herbier, les espèces associées peuvent être très différentes et montrer des fortes variations de composition isotopique. Cela peut expliquer en partie les variations isotopiques entre deux communautés d'un même morphotype localisées à très petite distance l'une de l'autre.

4.7. Réflexion sur les communautés

Les enveloppes convexes associées aux différentes communautés spatiales et temporelles de notre assemblage montrent de grandes différences de formes et de superficies. Cela peut être lié à des variations rapides de la diversité des morphotypes présents dans l'assemblage ou de leur importance en termes de biomasse. Cela peut aussi résulter de variabilités isotopiques importantes entre micro-habitats.

De plus, la comparaison des différentes métriques de Layman [Layman *et al.*, 2007] semble indiquer une diversité trophique qui évolue dans le temps et l'espace. À noter tout de même qu'un certain noyau commun de comportements trophiques apparaît dans les différentes communautés étudiées (Figures 23, 24, 25 et 26).

L'étude des enveloppes convexes permet d'émettre l'hypothèse d'une diversité trophique et fonctionnelle plus importante sur le site de Sarodrano que sur celui d'Ankilibe, situé en face d'un village de pêcheurs très actifs dans la pêche aux juvéniles [Jaonalison, 2019]. En effet, la position d'Ankilibe comme zone d'herbier la plus importante du lagon du GRT [Harmelin-Vivien, 1978] rend ce site très attractif pour les pêcheurs des villages alentours qui se déplacent en nombre pour y déployer leurs filets. Cette forte pression de pêche résulte en une biomasse capturée plus élevée à Ankilibe [Ory, 2008] et applique probablement un stress plus important sur l'écosystème [Jaonalison, 2019], conduisant ainsi à une baisse de biodiversité présente.

4.8. Commentaires et perspectives

Ce travail a permis d'étudier, avec un certain angle d'approche, les données isotopiques des poissons téléostéens récoltés dans les herbiers du Grand Récif de Tuléar. Les résultats obtenus contribuent à étoffer un peu plus les connaissances de l'écologie trophique des poissons associés à cette zone, encore trop peu étudiée.

À noter tout de même que les données utilisées dans le cadre de ce mémoire reposent sur un échantillonnage de taille relativement restreint et fractionné par site et par année. Le manque d'individus pour certains morphotypes, associé à un échantillonnage qui apparaît très variable selon les années, semble indiquer une méthode d'échantillonnage trop peu précise ou un échantillonnage incomplet.

Si un nouvel échantillonnage devait être réalisé, la récolte d'un plus grand nombre de données permettrait d'affiner les résultats de ce mémoire et de réduire la part de variabilité liée à l'échantillonnage. Il serait aussi intéressant de mesurer la longueur standard d'un nombre plus important d'individus, et, si possible, d'avoir des mesures de longueur standard pour tous les morphotypes. Un nouvel échantillonnage plus complet permettrait de comparer, de discuter et d'affiner les résultats obtenus dans le cadre de ce travail.

Par ailleurs, la récolte de sources de nourritures potentielles des morphotypes étudiés et l'analyse isotopique de ces sources permettrait d'aller encore plus loin dans l'étude de l'écologie trophique du GRT. La composition isotopique de ces sources permettrait de faire tourner des modèles de mélanges afin de renseigner de manière plus précise sur les régimes trophiques consommés par les différents morphotypes. À noter que ces sources potentielles devraient idéalement être collectées à la même période et sur le même site que les individus, afin de limiter les biais liés à la variabilité naturelle des compositions isotopiques des sources dans le temps et l'espace.

Les données récoltées ont tout de même permis d'obtenir de nombreux résultats et d'améliorer les connaissances actuelles sur l'écologie trophique de l'assemblage de poissons téléostéens associés aux herbiers de phanérogames au Sud-Ouest de Madagascar.

Conclusion

Le Grand Récif de Tuléar était connu par le passé comme le récif de l'océan Indien affichant la plus grande biodiversité [Andréfouet *et al.*, 2013]. Aujourd'hui, il s'est fortement dégradé, principalement en raison des pressions anthropiques qui n'ont cessé de s'intensifier avec le temps. Il est très probable que cette dégradation se poursuive dans les prochaines décennies, en raison notamment d'une croissance démographique encore positive à Madagascar et d'un secteur halieutique en constant développement.

La richesse ichtyologique spécifique observée actuellement dans le GRT est inférieure à celle présente dans le Nord-Ouest du pays [Hantanirina et Benbow, 2013], mais le GRT n'en reste pas moins un écosystème abritant une diversité fonctionnelle et trophique importante, en témoignent les 73 morphotypes de 29 familles différentes retrouvés dans notre échantillonnage.

Cette importante diversité s'observe également avec les larges gammes de valeurs isotopiques retrouvées dans l'échantillonnage, mais aussi avec l'identification de shifts trophiques parmi certains morphotypes.

De plus, la présence d'espèces résidentes et transitoires dans les herbiers étudiés laissent entrevoir la large diversité d'écologie trophique présente dans le GRT.

La comparaison des communautés spatiales semble indiquer la présence d'une plus grande diversité trophique et fonctionnelle sur le site de Sarodrano, ce qui pourrait être expliqué par l'effort de pêche plus important sur le site d'Ankilibe que sur celui de Sarodrano.

Enfin, nos résultats semblent mettre en avant la plasticité trophique de certaines espèces ichtyologiques retrouvées dans notre échantillonnage. Ainsi, le caractère non figé des niches trophiques dans le temps et l'espace suggère une certaine capacité de résilience des assemblages du Grand Récif de Tuléar face aux variations environnementales, ce qui est encourageant pour l'évolution future du GRT.

D'autres études seront nécessaires pour affiner et compléter nos résultats, mais aussi pour mieux comprendre les relations trophiques, et plus largement les relations écologiques, qui rythment les assemblages de poissons téléostéens du Grand Récif du Tuléar à Madagascar.

Annexes

Annexe 1. Ensemble des échantillonnages classés par morphotypes, par années et par sites. Avec n le nombre d'individus, SL la gamme des longueurs standards mesurées (mm), TL max la longueur totale maximale (mm) trouvée dans la littérature, mC les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), sdC les écarts-types du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), mN les valeurs moyennes du $\delta^{15}\text{N}$ (‰), sdN les écarts-types du $\delta^{15}\text{N}$ (‰), mS les valeurs moyennes $\delta^{34}\text{S}$ (‰) et sdS les écarts-types du $\delta^{34}\text{S}$ (‰)

Morphotypes	Familles	Date	Sites	n	SL	TL max	mC	sdC	mN	sdN	mS	sdS
<i>Acanthuridae_sp1</i>	Acanthuridae	2018	Sarodrano	6	NA	NA	-18.5	0.86	8.9	1.32	20.6	0.68
<i>Acanthurus mata</i>	Acanthuridae	2017	Ankilibe	4	30.5-40	500	-18.4	0.80	9.6	0.64	20	0.31
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Centriscidae	2016	Ankilibe	4	70-107	150	-12.7	1.17	7.6	0.37	17.1	1.20
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Centriscidae	2017	Ankilibe	11	69.5-90	150	-14.7	0.64	8.7	0.28	16.8	2.37
<i>Amblygobius sphynx</i>	Gobiidae	2016	Ankilibe	10	69.5-93	180	-12.4	0.54	6.5	0.27	17.8	3.07
<i>Amblygobius sphynx</i>	Gobiidae	2018	Sarodrano	5	NA	180	-11.2	0.82	5.3	0.83	12.8	2.01
<i>Apogonidae sp. BOLD:ADI1552</i>	Apogonidae	2017	Ankilibe	5	29.5-39	NA	-15.9	0.16	9.7	0.47	18.3	0.64
<i>Arothron hispidus</i>	Tetraodontidae	2016	Ankilibe	1	90	500	-14.1	NA	8.1	NA	15.9	NA
<i>Aulostomus chinensis</i>	Aulostomidae	2016	Ankilibe	1	169	800	-15.9	NA	8.5	NA	17.5	NA
<i>Bothus pantherinus</i>	Pleuronectiforme	2018	Sarodrano	1	NA	390	-12.6	NA	7.0	NA	17.4	NA
<i>Callionymus filamentosus</i>	Callionymidae	2016	Ankilibe	4	69.5-83.5	200	-12.1	0.54	7.4	1.06	NA	NA
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	2016	Ankilibe	8	40-67.5	300	-11.9	0.40	5.2	0.46	NA	NA
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	2017	Ankilibe	70	28.5-68	300	-12	0.87	4.8	0.47	16.8	1.42
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	2018	Ankilibe	10	NA	300	-11.8	0.84	4.7	0.42	16.1	0.94
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	2018	Sarodrano	9	NA	300	-12.6	1.04	5	0.83	17.2	0.84
<i>Canthigaster petersii</i>	Tetraodontidae	2018	Sarodrano	1	NA	90	-14.4	NA	8.2	NA	17.2	NA
<i>Canthigaster solandri</i>	Tetraodontidae	2016	Ankilibe	3	55.5-63.5	121	-13.5	0.51	7.9	0.37	15.2	0.80
<i>Cheilio inermis</i>	Labridae	2016	Ankilibe	7	54-92	500*	-12.9	0.43	7.2	0.47	18.3	1.87
<i>Cheilio inermis</i>	Labridae	2017	Ankilibe	1	45	500*	-10.9	NA	5.3	NA	19.0	NA
<i>Cheilio inermis</i>	Labridae	2018	Ankilibe	5	NA	500*	-12.2	0.31	5.8	0.02	18.5	0.35
<i>Cheilodipterus sp. BOLD:ABU8169</i>	Apogonidae	2017	Ankilibe	3	26-31.5	NA	-13.1	0.73	7.2	0.04	17.2	1.06
<i>Cymolutes torquatus</i>	Labridae	2018	Sarodrano	3	39.5-112	200	-11.8	0.95	7.5	0.67	15.8	1.04
<i>Diplogrammus infulatus</i>	Callionymidae	2018	Sarodrano	2	NA	120	-12.1	0.31	6.4	0.14	14.0	0.82
<i>Engyproson grandisquama</i>	Bothidae	2016	Ankilibe	2	72.5-83	150	-11.6	0.62	6.5	0.59	16.8	0.72
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	2016	Ankilibe	3	113-174	1600	-17.2	2.23	9.2	0.22	17.5	1.45
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	2018	Ankilibe	2	NA	1600	-13	1.38	8.7	0.01	15.5	0.79
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	2018	Sarodrano	4	NA	1600	-12.4	0.81	10.0	0.97	14.4	1.41
<i>Foa brachygramma</i>	Apogonidae	2016	Ankilibe	3	41-43.5	64*	-11.9	0.46	6.6	0.17	15.5	2.94
<i>Foa fo</i>	Apogonidae	2017	Ankilibe	2	23-26.5	35*	-12.7	0.98	6.3	0.72	18.6	0.62
<i>Foa fo</i>	Apogonidae	2018	Ankilibe	8	25.5-47.5	35*	-11.9	0.36	6.0	0.46	16.3	0.57
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	Gobiidae	2017	Ankilibe	11	42.5-57.5	NA	-13.0	2.19	6.9	0.82	14.8	4.57
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	Gobiidae	2018	Ankilibe	8	NA	NA	-11.8	0.69	6.1	0.72	13.8	0.81
<i>Gnatholepis sp. BOLD:AAI5395</i>	Gobiidae	2018	Sarodrano	4	NA	NA	-11.4	0.35	6.0	0.19	12	1.23
<i>Gobiidae_sp1</i>	Gobiidae	2018	Ankilibe	1	NA	NA	-11.0	NA	4	NA	13.7	NA
<i>Gobiidae_sp2</i>	Gobiidae	2018	Ankilibe	2	NA	NA	-11.9	0.19	6.6	0.23	14.6	0.29
<i>Halichoeres scapularis</i>	Labridae	2016	Ankilibe	1	59	200	-13.9	NA	9.1	NA	18.5	NA
<i>Halichoeres scapularis</i>	Labridae	2018	Sarodrano	7	NA	200	-12.4	0.42	8.0	0.30	15.9	0.78

<i>Hemiramphus far</i>	Hemiramphidae	2016	Ankilibe	2	125.5-139.5	450	-15.8	0.41	9.2	0.02	17.9	1.04
<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Clupeidae	2017	Ankilibe	17	38.5-59	250*	-15.8	0.38	8	0.24	17.1	0.81
<i>Hippichthys cyanospilos</i>	Syngnathidae	2016	Ankilibe	4	117.5-136	160*	-11.8	0.59	6.8	0.16	NA	NA
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	Scaridae	2016	Ankilibe	4	30-34	352	-13.6	0.59	5.4	0.28	15.8	1.50
<i>Lethrinidae_sp1</i>	Lethrinidae	2018	Ankilibe	4	21-73	NA	NA	NA	NA	NA	14.0	2.50
<i>Lethrinus mahsena</i>	Lethrinidae	2017	Ankilibe	20	19.5-54	650	-13.6	0.84	7.3	0.34	15.0	2.23
<i>Lethrinus mahsena</i>	Lethrinidae	2018	Sarodrano	7	NA	650	-12.4	0.37	7.5	0.20	14.1	0.68
<i>Lethrinus sp. BOLD:AAB0511</i>	Lethrinidae	2017	Ankilibe	21	31-72.5	NA	-12.9	0.55	7.4	0.54	13.9	1.72
<i>Lethrinus sp. BOLD:AAC1521</i>	Lethrinidae	2017	Ankilibe	6	24.5-52	NA	-13.7	0.91	6.8	0.84	17.2	0.77
<i>Lethrinus sp. BOLD:ABY6363</i>	Lethrinidae	2017	Ankilibe	4	19-56	NA	-13.6	1.45	7.1	0.46	14.5	2.67
<i>Lethrinus_sp1</i>	Lethrinidae	2016	Ankilibe	10	28-48.5	NA	-13.3	0.51	7.6	0.37	NA	NA
<i>Lethrinus_sp2</i>	Lethrinidae	2016	Ankilibe	2	66-74.5	NA	-12.3	0.35	8.6	0.22	NA	NA
<i>Naso brevirostris</i>	Acanthuridae	2017	Ankilibe	6	33-37.5	600	-18.2	0.46	10.6	0.72	20.1	1.80
<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Labridae	2016	Ankilibe	4	48.5-74.5	160	-13	0.42	7.7	0.30	18.3	0.80
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	2016	Ankilibe	50	29.5-70.5	100*	-12.1	0.44	7.5	0.27	NA	NA
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	2018	Ankilibe	40	37.5-67	100*	-11.7	0.57	7.2	0.23	NA	NA
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	2018	Sarodrano	40	38.5-70.5	100*	-12.1	0.41	7.5	0.34	NA	NA
<i>Oplopomus sp. BOLD:AAI3352</i>	Gobiidae	2017	Ankilibe	47	34-70.5	NA	-12.7	0.46	7.4	0.30	NA	NA
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	Labridae	2016	Ankilibe	12	41-69.5	150	-13.6	0.48	8.3	0.24	18.7	1.48
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Platycephalidae	2016	Ankilibe	1	21.5	700	-11.4	NA	8.3	NA	15.7	NA
<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Monacanthidae	2016	Ankilibe	2	24.5-65.5	87*	-13.4	0.18	7.2	0.54	18.6	0.52
<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Monacanthidae	2018	Ankilibe	9	NA	87*	-13.3	0.64	6.9	0.42	16.9	0.60
<i>Parupeneus heptacanthus</i>	Mullidae	2016	Ankilibe	5	38-57	360	-15.8	1.65	7.8	0.26	18.7	2.88
<i>Parupeneus rubescens</i>	Mullidae	2018	Sarodrano	10	NA	430	-12.8	2.13	7.7	1.10	18.0	0.98
<i>Petroscirtes mitratus</i>	Blenniidae	2016	Ankilibe	10	38-57	85	-13.5	0.67	7.1	0.32	NA	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	Blenniidae	2017	Ankilibe	20	22-52	NA	-13.7	0.85	6.6	0.71	16.4	1.73
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	Blenniidae	2018	Ankilibe	10	NA	NA	-12.9	0.46	6.5	0.43	16.0	0.70
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6131</i>	Blenniidae	2018	Sarodrano	5	NA	NA	-12.1	1.39	6.1	0.46	15.3	0.64
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6132</i>	Blenniidae	2017	Ankilibe	1	20	NA	-13.7	NA	6.2	NA	15.6	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6133</i>	Blenniidae	2017	Ankilibe	1	33.5	NA	-12.6	NA	6.4	NA	15.6	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6134</i>	Blenniidae	2017	Ankilibe	1	30	NA	-13.0	NA	6.5	NA	16.3	NA
<i>Petroscirtes sp. BOLD:AAE6135</i>	Blenniidae	2017	Ankilibe	1	34	NA	-12.8	NA	6.3	NA	15.8	NA
<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	Blenniidae	2018	Sarodrano	2	NA	140	-13.8	1.20	10.5	0.95	18.3	0.01
<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	Haemulidae	2017	Ankilibe	1	39.5	500	-12.1	NA	6.9	NA	17.3	NA
<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	Haemulidae	2018	Ankilibe	5	NA	500	-12.9	0.41	7.0	0.28	16.1	0.49
<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pomacentridae	2018	Sarodrano	10	NA	100	-14.8	0.23	8.0	0.24	18.0	0.43
<i>Pteragogus flagellifer</i>	Labridae	2016	Ankilibe	6	41.5-50	200	-14.3	0.31	8.1	0.08	18.8	0.83
<i>Pteragogus sp. BOLD:AAZ4093</i>	Scaridae	2018	Ankilibe	5	NA	NA	-12.6	0.35	7.2	0.32	16.4	0.68
<i>Saurida nebulosa</i>	Synodontidae	2016	Ankilibe	20	62.5-118.5	165*	-11.9	0.73	8	0.38	NA	NA
<i>Saurida sp. BOLD:AAH0503</i>	Synodontidae	2017	Ankilibe	3	54-84	NA	-12.7	1.28	8.1	0.89	15.5	1.44
<i>Saurida sp. BOLD:AAH0503</i>	Synodontidae	2018	Ankilibe	11	NA	NA	-11.1	0.76	6.9	0.40	14.4	0.93

<i>Scarus fuscopurpureus</i>	Scaridae	2017	Ankilibe	41	27-65.5	380	-12.9	0.51	5.4	0.52	17.5	0.56
<i>Scorpaena scrofa</i>	Scorpaenidae	2016	Ankilibe	8	32-40	500	-11.9	0.25	6.3	0.50	17.2	2.45
<i>Sebastapistes sp. BOLD:AAC4543</i>	Scorpaenidae	2018	Ankilibe	7	27-40.5	NA	-11.9	0.44	5.6	0.38	15.6	0.56
<i>Secutor insidiator</i>	Leiognathidae	2016	Ankilibe	6	22-25	113*	-19.1	0.74	9.1	0.15	19.0	2.56
<i>Siganus laqueus</i>	Siganidae	2017	Ankilibe	3	18-19.5	400	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	2016	Ankilibe	37	29.5-53	450*	-18.6	0.86	8.8	0.90	NA	NA
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	2017	Ankilibe	78	20-52.5	450*	-17.6	0.94	7.6	0.78	NA	NA
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	2018	Ankilibe	40	27-121	450*	-16.2	1.01	7.6	0.56	NA	NA
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	2018	Sarodrano	40	28-95	450*	-16.1	0.90	7.6	0.70	NA	NA
<i>Solenostomus cyanopterus</i>	Solenostomidae	2016	Ankilibe	1	68.5	170	-12.4	NA	6.9	NA	17.1	NA
<i>Sphyaena sp. BOLD:ACV9716</i>	Sphyaenidae	2017	Ankilibe	19	48-118.5	NA	-16	0.57	8.5	0.50	16.9	0.89
<i>Sphyaena sp. BOLD:ACV9716</i>	Sphyaenidae	2018	Ankilibe	5	56-87	NA	-14.8	0.42	8.0	0.26	16.1	0.14
<i>Sphyaena sp. BOLD:ACV9716</i>	Sphyaenidae	2018	Sarodrano	10	NA	NA	-15.8	0.37	8.5	0.36	17.7	0.54
<i>Stethojulis interrupta</i>	Labridae	2016	Ankilibe	2	54.5-60.5	130	-12.1	0.18	6.8	0.33	NA	NA
<i>Stethojulis interrupta</i>	Labridae	2017	Ankilibe	5	40-48.5	130	-12.4	0.19	6.4	0.56	18.8	0.42
<i>Stethojulis sp. BOLD:ADI2646</i>	Labridae	2017	Ankilibe	62	30.5-62.5	NA	-12.3	1.16	6.7	0.89	17.7	1.64
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	2016	Ankilibe	14	50.5-63	150	-12	0.26	6.9	0.40	NA	NA
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	2018	Ankilibe	5	NA	150	-12.3	0.33	5.9	0.34	17.4	0.64
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	2018	Sarodrano	10	49.5-78	150	-11.2	0.67	6.7	0.76	17.1	0.58
<i>Stolephorus indicus</i>	Engraulidae	2016	Ankilibe	12	45.5-54	155*	-14.9	0.40	9.3	0.19	NA	NA
<i>Stolephorus sp. BOLD:AAG4825</i>	Engraulidae	2017	Ankilibe	3	41-46.5	NA	-15.5	0.56	9.4	1.20	16	0.61
<i>Syngnathidae_gen sp_12HJ</i>	Syngnathidae	2017	Ankilibe	9	66.5-92.5	NA	-16.5	1.90	7.8	0.77	16.8	3.61
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	Syngnathidae	2016	Ankilibe	4	174-187	290	-10.4	1.06	5.7	0.42	NA	NA
<i>Trachinocephalus myops</i>	Synodontidae	2016	Ankilibe	3	75-92	250	-12.5	0.07	8.8	0.11	15	0.31
<i>Trachinocephalus myops</i>	Synodontidae	2018	Ankilibe	1	NA	250	-10.4	NA	7.9	NA	12.1	NA

*Longueurs standards maximales

Annexe 2 : Rapports isotopiques moyens (et écarts-types) du carbone et de l'azote des morphotypes de minimum cinq individus également trouvés dans la thèse de Pierre Corbrion (2018). Avec n le nombre d'individus, mC les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), sdC les écarts-types du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), mN les valeurs moyennes du $\delta^{15}\text{N}$ (‰) et sdN les écarts-types du $\delta^{15}\text{N}$ (‰)

Morphotypes	Famille	n	mC	sdC	mN	sdN
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Centriscidae	15	-14.2	1.2	8.4	0.6
<i>Amblygobius sphyinx</i>	Gobiidae	15	-12.0	0.9	6.1	0.8
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	97	-12.0	0.9	4.8	0.5
<i>Cheilio inermis</i>	Labridae	13	-12.5	0.7	6.5	0.8
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	9	-14.1	2.7	9.4	0.8
<i>Lethrinus mahsena</i>	Lethrinidae	27	-13.3	0.9	7.4	0.3
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	130	-12.0	0.5	7.4	0.3
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	Labridae	12	-13.6	0.5	8.3	0.2
<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Monacanthidae	11	-13.3	0.6	6.9	0.4
<i>Parupeneus heptacanthus</i>	Mullidae	5	-15.8	1.6	7.8	0.3

<i>Petrosirtes mitratus</i>	Blenniidae	10	-13.5	0.7	7.1	0.3
<i>Pteragogus flagellifer</i>	Labridae	6	-14.3	0.3	8.1	0.1
<i>Saurida nebulosa</i>	Synodontidae	20	-11.9	0.7	7.9	0.4
<i>Scorpaena scrofa</i>	Scorpaenidae	8	-11.8	0.3	6.3	0.5
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	195	-17.2	1.3	7.8	0.9
<i>Stethojulis interrupta</i>	Labridae	7	-12.4	0.2	6.5	0.5
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	29	-11.7	0.6	6.6	0.6
<i>Stolephorus indicus</i>	Engraulidae	12	-14.9	0.4	9.3	0.2

Annexe 3 : Tableau récapitulatif de la diversité trophique des poissons capturés dans les herbiers récifaux de Tuléar Par Pierre Corbrion en 2018 sur base de l'analyse des contenus stomacaux

Espèces	Familles	Alimentation	Proies
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Centriscidae	Invertébrés démersaux (+ invertébrés benthiques)	Crevettes et mysidacea, amphipodes
<i>Amblygobius sphynx</i>	Gobiidae	Omnivore à tendance herbivore	Diatomées (79%), ostracodes, copépodes harpacticoïdes, amphipodes
<i>Arothron hispidus</i>	Tetraodontidae	Invertébrés benthiques (+ végétaux)	Éponges, crabes, phanérogames
<i>Aulostomus chinensis</i>	Aulostomidae	Piscivore	Poissons
<i>Callionymus filamentosus</i>	Callionymidae	Invertébrés benthiques vagiles	Brachyures, ostracodes, gastéropodes, bivalves et mysidacea
<i>Calotomus spinidens</i>	Scaridae	Herbivore (+ invertébrés benthiques vagiles)	Gastéropodes, phanérogames (44%)
<i>Canthigaster solandri</i>	Tetraodontidae	Proies benthiques animales et végétales variées	Gastéropodes, crabes, isopodes, échinodermes, amphipodes tubicoles, bryozoaires, hydriaires, foraminifères, spongières, phanérogames, algues
<i>Cheilio inermis</i>	Labridae	Piscivore (+ invertébrés benthiques)	Poissons, gastéropodes, crustacés
<i>Engyprosoon grandisquama</i>	Bothidae	Invertébrés démersaux et benthiques	Crevettes, grands mégaloopes, crabes (50%)
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	Piscivore (+ invertébrés démersaux)	Poissons, Mysidacea
<i>Foa brachygramma</i>	Apogonidae	Invertébrés démersaux (+ invertébrés benthiques)	Crevettes
<i>Halichoeres scapularis</i>	Labridae	Indéterminé	
<i>Hemiramphus far</i>	Hemiramphidae	Piscivore	Poissons, zooplanctons pélagiques
<i>Hippichthys cyanospilos</i>	Syngnathidae	Invertébrés benthiques (+ végétaux)	Invertébrés benthiques, mysidacea, phanérogames accidentels
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	Scaridae	Indéterminé	
<i>Lethrinidae sp.</i>	Lethrinidae	Invertébrés benthiques vagiles	Crustacés, crevettes, poissons
<i>Lethrinus sp.</i>	Lethrinidae	Invertébrés benthiques vagiles	
<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Labridae	Invertébrés benthiques vagiles (+ végétaux)	Gastéropodes, amphipodes et brachyures, phanérogames, algues, diatomées

<i>Oplopomus oplopomus</i>	Gobiidae	Omnivore à tendance d'invertébrés benthiques vagiles	Brachyures et amphipodes, phanérogames, diatomées, algues, zooplanctons
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	Labridae	Invertébrés benthiques (+ végétaux)	Brachyures, végétaux
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Platycephalidae	Piscivore	Poissons
<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Monacanthidae	Proies benthiques animales et végétales	Isopodes, amphipodes tubicoles, diatomées, algues, phanérogames
<i>Parupeneus heptacanthus</i>	Mullidae	Invertébrés démersaux (+ invertébrés benthiques)	Caridea et mysidacea (crevettes)
<i>Petrosirtes mitratus</i>	Blenniidae	Omnivore à tendance herbivore	Phanérogames (38%), diatomées, amphipodes
<i>Pteragogus flagellifer</i>	Labridae	Invertébrés benthiques vagiles	Brachyours (71%), gastéropodes, échinodermes
<i>Saurida nebulosa</i>	Synodontidae	Piscivore (+ invertébrés démersaux)	Poissons, crevettes, calmars
<i>Scorpaena scrofa</i>	Scorpaenidae	Invertébrés benthiques vagiles	Brachyours (62%), crevettes
<i>Secutor insidiator</i>	Leiognathidae	Indéterminé	
<i>Siganus sutor</i>	Siganidae	Omnivore à tendance herbivore	Végétaux, algues, diatomées, hydrides, gastéropodes
<i>Solenostomus cyanopterus</i>	Solenostomidae	Indéterminé	
<i>Stethojulis interrupta</i>	Labridae	Invertébrés benthiques vagiles (+ végétaux)	Invertébrés benthiques, phanérogames (15%), algues, diatomées
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	Invertébrés benthiques vagiles (+ végétaux)	Invertébrés benthiques, phanérogames, algues, diatomées
<i>Stolephorus indicus</i>	Engraulidae	Invertébrés benthiques vagiles	Gastéropodes (84%), bivalves, crustacés et mysidacea
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	Syngnathidae	Invertébrés démersaux	Caridea et mysidacea (crevettes)
<i>Trachinocephalus myops</i>	Synodontidae	Invertébrés démersaux (+ poissons)	Crevettes, céphalopodes, poissons

Références

- Battistini, R. (1959). Observations sur les récifs coralliens du Sud-Ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7(4), 341-346.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & MacLeod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*, 73(5), 1007-1012.
- Benavides, A. G., Cancino, J. M., & Ojeda, F. P. (1994). Ontogenetic changes in gut dimensions and macroalgal digestibility in the marine herbivorous fish *Aplodactylus punctatus*. *Functional Ecology*, 46-51.
- Black J., Hashimzade N. et Myles G. (2009) *A Dictionary of Economics*. 3ème ed. ISBN 9780199237043. Version en ligne consultée le 25 août 2022 à 13h54.
- Bowen, S. H., & Allanson, B. R. (1982). Behavioral and trophic plasticity of juvenile *Tilapia mossambica* in utilization of the unstable littoral habitat. *Environmental Biology of Fishes*, 7(4), 357-362.
- Bruggemann, J. H., Rodier, M., Guillaume, M. M., Andréfouët, S., Arfi, R., Cinner, J. E., ... & McClanahan, T. R. (2012). Wicked social-ecological problems forcing unprecedented change on the latitudinal margins of coral reefs: the case of southwest Madagascar. *Ecology and Society*, 17(4).
- Burke, L., Reyntar, K., Spalding, M. and Perry, A. (eds.) 2011. *Reefs at Risk Revisited*. World Resources Institute (WRI), Washington, D. C. [http:// pdf.wri.org/reefs_at_risk_revisited.pdf](http://pdf.wri.org/reefs_at_risk_revisited.pdf)
- Chabanet, P., & Durville, P. (2005). Reef fish inventory of Juan de Nova's natural park (western Indian Ocean). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 4(2), 145-162.
- Chabanet, P. (1994). *Étude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichtyologiques sur le complexe récifal de Saint-Gilles-La Saline (île de la Réunion)*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille III.
- Chabanet, P., Tessier, E., Durville, P., Mulochau, T., & René, F. (2002). Peuplement ichtyologique des bancs de Geysier et Zéléé (océan Indien occidental). *Cybium*, 26(1), 11-26.
- Chevalier, C., Devenon, J. L., Rougier, G., & Blanchot, J. (2015). Hydrodynamics of the Toliara reef lagoon (Madagascar): example of a lagoon influenced by waves and tides. *Journal of Coastal Research*, 31(6), 1403-1416.
- Cooke, A., Ratomahenina, O., Ranaivoson, E., & Razafindrainibe, H. (2000). Madagascar.
- Corbrion, P. (2018). Diversité trophique de la communauté de poissons juvéniles des herbiers récifaux de Tuléar. *Mémoire, Université de la Sorbonne, France*
- Cocheret de la Morinière, E. C., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., Hemminga, M. A., Huiskes, A. H. L., & van der Velde, G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 279-289.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 42(5), 495-506.
- Durville, P., Chabanet, P., & Quod, J. P. (2003). Visual census of the reef fishes in the natural reserve of the Glorieuses Islands (Western Indian Ocean). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 2(2), 95-104.
- FAO (2021). Liste des pays à faible revenu et à déficit vivrier (PFRDV). Juin 2021. <https://www.fao.org/countryprofiles/lifdc/fr/> consulté le 2 janvier 2023 à 15h20
- Flaherty, E. A., & Ben-David, M. (2010). Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos*, 119(9), 1409-1416.
- Frédérich, B., Michel, L. N., Zaedytydt, E., Bolaya, R. L., Lavitra, T., Parmentier, E., & Lepoint, G. (2017). Comparative feeding ecology of cardinalfishes (Apogonidae) at Toliara Reef, Madagascar. *Zoological studies*, 56.

- Fry, B., Cieri, M., Hughes, J., Tobias, C., Deegan, L. A., & Peterson, B. (2008). Stable isotope monitoring of benthic–planktonic coupling using salt marsh fish. *Marine Ecology Progress Series*, 369, 193-204.
- Gabriel, K. R. (1971). The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika*, 58(3), 453-467.
- Gillanders, B. M. (2007). Seagrasses, fish, and fisheries. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*, 503-505.
- Gillibrand, C. J., Harris, A. R., & Mara, E. (2007). Inventory and spatial assemblage study of reef fish in the area of Andavadoaka, South-West Madagascar (Western Indian Ocean). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 6(2).
- Gullström, M., de la Torre Castro, M., Bandeira, S. O., Björk, M., Dahlberg, M., Kautsky, N., ... & Öhman, M. C. (2002). Seagrass ecosystems in the western Indian Ocean. *AMBIO: a Journal of the Human Environment*, 31(7), 588-596.
- Hantanirina, J. M. O., & Benbow, S. (2013). Diversity and coverage of seagrass ecosystems in south-west Madagascar. *African Journal of Marine Science*, 35(2), 291-297.
- Harmelin-Vivien, M. L. (1978). Comparative feeding behaviours of marine and terrestrial vertebrates (Fish and Mammals) in a tropical environment. *Contrast in behaviour. Adaptations in the aquatic and terrestrial Environments*. John Wiley and Sons, EE. UU.
- Harmelin-Vivien, M. L. (1981). Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar). *Oceanologica Acta*, 4(3), 365-374.
- Hily C., Duchêne J., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Gigou A., Payri C., Védie F. (2010). Les herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer français. Hily C., Gabrié C., Duncombe M. coord. IFRECOR, Conservatoire du littoral, 140.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... & Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530), 629-637.
- Jaonalison, H. (2019). *Les premiers stades de vie des poissons dans le SO de Madagascar: éléments pour une meilleure connaissance de la biodiversité et une meilleure gestion des ressources exploitées*. Thèse de doctorat. Université de la Réunion; Institut halieutique et des sciences marines (Tuléar, Madagascar).
- Jaonalison, H., Durand, J. D., Mahafina, J., Valade, P., Collet, A., Cerqueira, F., & Ponton, D. (2022). Application of DNA Barcoding for Monitoring Madagascar Fish Biodiversity in Coastal Areas. *Diversity*, 14(5), 377.
- Kimirei, I. A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., Van Hoytema, N., Hoeijmakers, D., ... & Rypel, A. (2013). What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems*, 16(5), 783-796.
- Kuo, S. R., & Shao, K. T. (1991). Feeding habits of damselfishes (Pomacentridae) from the southern part of Taiwan. *臺灣水產學會刊*, 18(3), 165-176.
- Laroche, J., Baran, E., & Rasoanandrasana, N. B. (1997). Temporal patterns in a fish assemblage of a semiarid mangrove zone in Madagascar. *Journal of Fish Biology*, 51(1), 3-20.
- Laroche, J., & Ramanarivo, N. (1995). A preliminary survey of the artisanal fishery on coral reefs of the Tulear Region (southwest Madagascar). *Coral reefs*, 14(4), 193-200.
- Larousse (2022). Version en ligne consultée le 18 novembre 2022 à 16h15. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/ontogen%C3%A8se/56065>.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42-48.
- Leis, J. M., & McCormick, M. I. (2002). The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*, 171-199.

- Lepoint, G., Frédéric, B., Gobert, S., & Parmentier, E. (2008). Isotopic ratios and elemental contents as indicators of seagrass C processing and sewage influence in a tropical macrotidal ecosystem (Madagascar, Mozambic channel). *Scientia Marina*, 72(1).
- Lepoint, G., Michel, L. N., Parmentier, E., & Frédéric, B. (2016). Trophic ecology of the seagrass-inhabiting footballer demoiselle *Chrysiptera annulata* (Peters, 1855); comparison with three other reef-associated damselfishes. *Belgian Journal of Zoology*, 146(1).
- Lepoint, G., Michel, L. (2021). *Étude des isotopes stables et applications au milieu marin*. Cours de master en océanographie (OCEA0027-1). Année 2021-2022. Université de Liège
- Lieske, E., Myers, R. (1995). *Guide des poissons des récifs coralliens*. Ed. Delachaux & Niestle, 400.
- Li, X., Yang, W., Sun, T., & Gaedke, U. (2021). Quantitative food web structure and ecosystem functions in a warm-temperate seagrass bed. *Marine Biology*, 168(5), 1-17.
- McCormick, M. I., & Makey, L. J. (1997). Post-settlement transition in coral reef fishes: overlooked complexity in niche shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 153, 247-257.
- Micheli, F., & Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400.
- Nagelkerken, I., Roberts, C. V., Van Der Velde, G., Dorenbosch, M., Van Riel, M. C., De La Moriniere, E. C., & Nienhuis, P. H. (2002). How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine ecology progress series*, 244, 299-305.
- Nagelkerken, I., & Van der Velde, G. (2002). Do non-estuarine mangroves harbour higher densities of juvenile fish than adjacent shallow-water and coral reef habitats in Curaçao (Netherlands Antilles) ?. *Marine Ecology Progress Series*, 245, 191-204.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Ory, N., (2008). *Study of the biological communities of potential MPA within the Bay of Ankilibe, Southwest of Madagascar*. https://www.researchgate.net/profile/Nicolas-Ory/publication/242360486_Study_of_the_biological_communities_of_the_potential_MPAs_for_the_Ankilibe_Bay_Southwest_of_Madagascar/links/596c8218458515e9afb40811/Study-of-the-biological-communities-of-the-potential-MPAs-for-the-Ankilibe-Bay-Southwest-of-Madagascar.pdf
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., ... & Jackson, J. B. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301(5635), 955-958.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 293-320.
- Raharinaivo, L. R., Jaonalison, H., Mahafina, J., & Ponton, D. (2020). How to efficiently determine the size at maturity of small-sized tropical fishes: A case study based on 144 species identified via DNA barcoding from southwestern Madagascar. *Journal of Applied Ichthyology*, 36(4), 402-413.
- Randall, J. E. (1998). Zoogeography of shore fishes of the Indo-Pacific region. *Zoological Studies*, 37(4), 227-268.
- Ravelohasina, H. B. (2021). *Etude de la variation spatiale et interannuelle de la diversité des proies des poissons associés aux herbiers marins, par l'étude des contenus digestifs et de l'isotope stable (dans la baie de Toliara)*. Mémoire. Université de Toliara. Institut Halieutique et des Sciences Marines (Madagascar).
- Richmond, M. D. (1997). *A guide to the seashores of Eastern Africa and the Western Indian Ocean islands*. Edited by Matthew D. Richmond. Published by Swedish International Development Cooperation Agency (Sida). Department for Research Cooperation, SAREC, 448.
- Roncalli, L. (2020). *Diversité ichthyologique des herbiers à angiospermes marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar)*. Mémoire. Faculté des Sciences. Université de Liège.

- Sampey, A., McKinnon, A. D., Meekan, M. G., & McCormick, M. I. (2007). Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 243-257.
- Short, R., Gurung, R., Rowcliffe, M., Hill, N., & Milner-Gulland, E. J. (2018). The use of mosquito nets in fisheries: A global perspective. *PloS one*, 13(1), e0191519.
- Szpak, P., & Buckley, M. (2020). Sulfur isotopes ($\delta^{34}\text{S}$) in Arctic marine mammals: indicators of benthic vs. pelagic foraging. *Marine Ecology Progress Series*, 653, 205-216
- Talapko, J., Škrlec, I., Alebić, T., Jukić, M., & Včev, A. (2019). Malaria: the past and the present. *Microorganisms*, 7(6), 179.
- Taquet, M., & Diring, A., (2012). *Poissons de l'océan Indien et de la mer Rouge*. Guide pratique. Editions Quae., 680 pp.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57(1), 32-37.
- Vander Zanden, M. J., & Rasmussen, J. B. (1996). A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological monographs*, 66(4), 451-477.
- Vander Zanden, M. J., & Rasmussen, J. B. (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 1395-1404.
- Vasseur, P. (1997). Écosystèmes côtiers en danger dans la région de Tuléar. Analyse des agressions humaines et problèmes de gestion. *Iles et Archipels*, 23(1), 97-120.
- Vieira, M. L. M., de Lima, C. L. A., de Souza, J. R. B., & Feitosa, J. L. L. (2020). Effects of beach seine fishing on the biodiversity of seagrass fish assemblages. *Regional Studies in Marine Science*, 40, 101527.
- Waples, R. S. (1981). A biochemical and morphological review of the lizardfish genus *Saurida* in Hawaii, with the description of a new species. *The University of Hawai'i Press. Pacific Science*, 35 (3)
- Werner, E. E. (1988). Size, scaling, and the evolution of complex life cycles. In *Size-structured populations* (pp. 60-81). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2015a). dplyr: A grammar of data manipulation. *R package version 0.4, 3*, p156.
- Wickham, H., Hester, J., Francois, R., Team, R. C., Jylänki, J., Jørgensen, M., & Hester, M. J. (2015b). Package 'readr'.
- Wickham, H. (2009). plyr: Tools for splitting, applying and combining data. *R package version 0.1, 9*, p. 651.
- Wickham, H. (2016). Programming with ggplot2. In *ggplot2* (pp. 241-253). Springer, Cham.
- Wickham, H. (2017). reshape2: flexibly reshape data: a reboot of the reshape package. *R package version, 1*(3).
- Worldbank (2020). <https://www.worldbank.org/en/news/feature/2020/06/08/madagascar-balancing-conservation-and-exploitation-of-fisheries-resources> consulté le 10/07/2022 ; https://datacommons.org/place/country/MDG?utm_medium=explore&mprop=count&popt=Person&hl=fr consulté le 2/08/2022.
- FishBase. <https://www.fishbase.se/> consulté en juillet et août 2022.