

Mémoire

Auteur : Cornet, Victor

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

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/21004>

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.

Utilisation des compositions isotopiques du cristallin pour retracer l'ontogénie de six espèces de poissons coralliens



Victor Cornet

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

Année académique 2023-2024,
Université de Liège, Belgique

Promoteurs :

Dr. Gilles Lepoint, Laboratoire d'Écologie Trophique et Isotopique (LETIS).

Dr. Bruno Frédérick, Laboratoire d'Écologie Évolutive (LEE).

Remerciements

Je voudrais commencer par remercier mes deux promoteurs, Gilles Lepoint et Bruno Frédéric, pour leur supervision, leur disponibilité ainsi que les nombreux conseils et orientations qu'ils ont pu m'apporter durant la réalisation de ce mémoire. Merci pour le temps passé sur le marché de Toliara à négocier les poissons, ainsi que pour leurs nombreux et précieux conseils d'écriture et relectures. Merci également pour l'opportunité et l'accompagnement lors des démarches administratives pour mon séjour à Madagascar.

« Misaotra » à Jao et Helga et à tous les membres de l'IH.SM que j'ai rencontrés pour leur accueil, leur hospitalité et leur gentillesse lors de mon périple à Madagascar.

Merci à Mabel, Julien, Camille et Claude ainsi qu'aux membres des délégations de l'Uliège et Umons pour m'avoir fait passer un agréable séjour à Madagascar.

Merci à tous les membres du laboratoire d'océanologie pour leur accueil, leur aide et le temps passé à répondre à mes questions lors de mes manipulations et de la rédaction de ce mémoire.

Je remercie également mes parents pour leur soutien et leurs relectures et conseils tout au long de ce mémoire et, plus largement, tout au long de mes études.

Je remercie également mes collègues mémorants pour le soutien et la bonne ambiance dans la salle mémorant.

Enfin, merci à tous mes amis pour leur soutien et leurs encouragements tout au long de ce mémoire.

Résumé

Le Grand Récif de Toliara (GRT) est une formation récifale du sud-ouest de Madagascar. Le GRT présente une grande diversité de poissons et est composé de nombreux habitats différents comme des mangroves, un lagon présentant des herbiers mixtes de Magnélophytes et un récif corallien. Ces habitats interconnectés ont une importance capitale pour le développement de nombreuses espèces de poissons. Six espèces de poissons téléostéens, cibles de la pêche artisanale, ont été échantillonnées sur le GRT pour effectuer une analyse isotopique des couches de leur cristallin. Chaque couche garde la composition isotopique de l'individu au moment de sa formation. L'analyse isotopique de chaque couche permet ainsi de créer des trajectoires isotopiques représentatives de l'histoire de vie de chaque individu.

Les valeurs isotopiques de carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et d'azote ($\delta^{15}\text{N}$) des cristallins et de muscles ont été mesurées pour chaque espèce dans le but de confirmer la méthode d'analyse et de mettre en lumière les différences écologiques au cours de l'ontogénie des différentes espèces.

Les résultats montrent des morphologies de cristallin légèrement différentes pour chaque espèce probablement dues à l'écologie et milieu dans lequel elle évolue. L'analyse de l'ensemble des couches de chaque espèce a montré des différences isotopiques pouvant être associées à la variabilité des habitats et du régime alimentaire entre les différentes espèces ainsi qu'au sein d'une même espèce. Les trajectoires isotopiques ont montré que les six espèces voient leurs niveaux trophiques augmenter au cours de leur vie mais à des degrés variables. Certaines espèces comme *A. hololepidotus* montre une faible variabilité intra-populationnelle ainsi que peu de changements d'habitats tandis que *L. harak*, par exemple, montre un changement d'habitats clair en début de vie pour tous les individus ainsi que de grandes différences d'occupation d'habitats à l'âge adulte, tant au niveau individuel que populationnel.

L'étude confirme l'utilisation de l'isotopie du cristallin de poissons dans l'approximation du niveau trophique et des changements d'habitats liés à l'ontogénie. L'étude de l'ontogénie via les isotopes stables est donc un bon outil pour contribuer à la gestion d'aires protégées qui incluraient tous les habitats nécessaires au développement des espèces.

Abstract

The « Grand Récif de Toliara » (GRT) is a barrier reef located in the south-west of Madagascar. The GRT has a great diversity of fish species and is composed by various habitats such as mangroves, coral reefs and reef flats with seagrass beds. These habitats are interconnected and show a great importance for the development of many fish species. The eye lenses of six species of teleostean fish (targeted by fisheries) were sampled on the GRT for an isotopic analysis. Eye lens is an eye structure formed by successive layers formed along the fish life. Each layer preserves the isotopic composition of the fish at the time it was formed. The isotopic analysis of each layer allows to reconstruct the ontogenetic development of fishes.

The isotopic values of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of each layer of the lenses have been measured to confirm the technique and to show the ontogenetic differences between the species.

The results show morphological differences of the eye lenses between species. These differences are probably due to the different ecology and habitats of species. The isotopic analyses of all the eye lens layers show clear ecological and trophic differences between the species. All six species have an increase of their trophic level during their lives. Some species, such as *A. hololepidotus* present a low intra-population variability and few habitat changes while others, such as *L. hara*, present a clear habitat shift in early life and significant differences in habitat use through their lives and between individuals.

The present study confirms the use of fish eye lenses to approximate the trophic levels as much as ontogenetic habitat changes. Stable isotope is a useful tool in the study of ontogenetic shifts and can therefore contribute to the management of marine protected area that include all the habitats used by fish during their development.

Glossaire

GRT : Grand Récif de Toliara, formation récifale située au sud-ouest de Madagascar, dans le Canal du Mozambique.

IH.SM : Institut Halieutique et des Sciences Marines de Toliara.

δ (‰) : notation d'un rapport isotopique, se mesure en pour milles.

$\delta^{13}\text{C}$ (‰) : rapport isotopique du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)

$\delta^{15}\text{N}$ (‰) : rapport isotopique de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)

Longueur standard (LS) : mesure depuis le rostre du poisson jusqu'à la base de la nageoire caudale

Enveloppe convexe : polygone de surface minimum englobant tous les points dans un espace isotopique à deux dimensions ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour ce mémoire) (Layman et al. 2007).

TA (Total Area) : aire totale (Total Area) d'une enveloppe convexe, se mesure en ‰².

Ellipse : forme ellipsoïdale rassemblant 40% de la variabilité d'un échantillon dans un espace isotopique à deux dimensions ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour ce mémoire) (Jackson et al. 2011)

SEA (Standard Ellipses Area) : aire d'une ellipse, se mesure en ‰².

Table des matière

1 Introduction	1
1.1 Les récifs coralliens.....	1
1.1.1 Cycle de vie des poissons récifaux.....	3
1.1.2 Principe de nurserie.....	4
1.1.3 Mouvements ontogéniques.....	5
1.2 Le cas de Toliara.....	6
1.3 Étude des changements ontogéniques : utilisation de la composition isotopique du cristallin	7
1.4 Isotopie.....	8
1.4.1 Principes d'isotopie.....	8
1.4.2 Niche tropique et isotopique.....	10
1.4.3 Isotopie des couches du cristallin.....	11
1.5 Questions de recherche	11
2 Matériels et Méthodes	12
2.1 Site d'étude.....	12
2.2 Échantillonnage des espèces de poissons	13
2.3 Préparation des échantillons	16
2.4 Dissection des cristallins	17
2.5 Analyses isotopiques	18
2.6 Traitement des données.....	18
3 Résultats.....	21
3.1 Description morphologique	21
3.2 Comparaison des valeurs isotopiques des muscles et des dernières couches du cristallin.....	22
3.3 Comparaison entre les différentes espèces	24
3.4 Trajectoires isotopiques de carbone et d'azote de chaque individu de chaque espèce.....	26
3.5 Comparaison de la diversité isotopique du cristallin entre les différents individus de chaque espèce.....	31
4 Discussion	34
4.1 Morphologie des cristallins	34
4.2 Comparaison muscles-couches.....	35
4.3 Comparaison entre les différentes espèces	36
4.4 Comparaison entre individus	40
5 Conclusion et Perspectives	45

Références	47
Annexes.....	55

En plus d'être une source d'habitats et de nourriture, les récifs jouent un rôle de protection du littoral et permettent le développement d'activités comme le tourisme (de Ville d'Avray, 2018). Les récifs coralliens fournissent un grand nombre de services écosystémiques qui en font une ressource d'une grande valeur qu'il est primordial de préserver (de Ville d'Avray, 2018).

Une barrière récifale est constituée de différents environnements interconnectés. Ces différents habitats ont des rôles capitaux dans le développement d'une série d'espèces marines (McMahon et al., 2012). Les habitats majeurs composant un récif barrière sont, du large vers la côte, la pente externe, le front récifal, le platier récifal (Figure 2) suivi d'une pente interne, d'un lagon et d'une zone intertidale où l'on peut retrouver selon les lieux des récifs coralliens frangeants, des herbiers à magnélophytes marins et enfin, des mangroves dans la partie supérieure de l'estran (Peyrot-Clausade et al., 1971). Même si tous les récifs ne sont pas composés de la même manière, ces différents environnements s'y retrouvent fréquemment. Ces milieux communiquent entre eux et permettent aux espèces inféodées au récif de passer de l'un à l'autre, que ce soit dans des cycles journaliers pour se nourrir ou des changements à plus long terme liés à leur développement et cycle de vie (i.e. ontogénie) (Peyrot-Clausade et al., 1971).

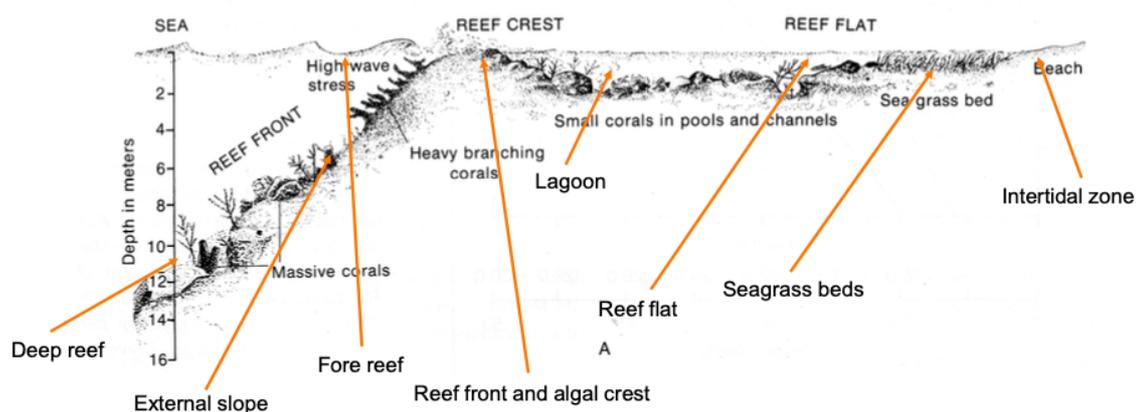


Figure 2 : morphologie typique d'une formation récifale de type barrière (repris de Roberty, 2024).

1.1.1 Cycle de vie des poissons récifaux

Les poissons marins récifaux ont souvent des cycles de vie complexes associés aux milieux qu'ils fréquentent. Leur vie est divisée en deux grandes phases, la phase océanique et la phase lagonaire (Maamaatuaiahutapu et al., 2006). La phase océanique correspond généralement au stade larvaire de l'individu (Fig. 3). La phase lagonaire commence lorsque les larves (ou juvéniles, selon les espèces) reviennent sur le récif, on parle alors de colonisation. Elles s'installent ensuite dans les diverses zones associées aux récifs qui jouent un rôle de nurseries et subissent des métamorphoses, c'est-à-dire un changement de morphologie, de comportement et d'alimentation. Ces changements leur font perdre leurs caractéristiques morphologiques et écologiques liées au mode de vie pélagiques pour s'adapter à leur nouvel environnement. Enfin, les juvéniles atteignent la maturité sexuelle et rejoignent l'environnement qu'ils occuperont lors de leur vie d'adulte et où ils pourront se reproduire (Maamaatuaiahutapu et al., 2006 ; Lecchini et l., 2012).

Chez ces poissons, il y a une grande diversité d'adaptations et de stratégies pour la reproduction afin d'assurer la pérennité de l'espèce. Les pondeurs migrants sont les plus fréquents avec 60% des espèces de récif. Cette stratégie consiste à effectuer de petites migrations vers des zones ouvertes sur l'océan où les œufs seront directement emportés vers le pélagos (Shapiro et al., 1988). D'autres stratégies moins fréquentes sont mises en place par certaines espèces comme celle des pondeurs non migrants qui est utilisée par 20% des espèces de récif, dont certains Scaridae, Labridae et Mullidae (Randall & Randall, 1963). Cette stratégie consiste à effectuer la reproduction proche de leur habitat de vie habituel et à relâcher des œufs proches de la surface qui vont dériver avec les courants dans le pélagos (Shapiro et al., 1988). Il existe les pondeurs sur substrat (20 % des espèces) où les individus relâchent des œufs qui vont couler et ainsi éclore dans les alentours proches des parents qui, dans certains cas, pourront alors prendre soins des jeunes. Enfin, il existe l'incubation buccale, qui consiste à garder les œufs dans la bouche d'un des parents jusqu'à leur éclosion. Un parent va ensuite garder les juvéniles dans sa cavité buccale (Johannes, 1978). Pour ces deux dernières stratégies, il n'y a pas de stade océanique pour les larves.

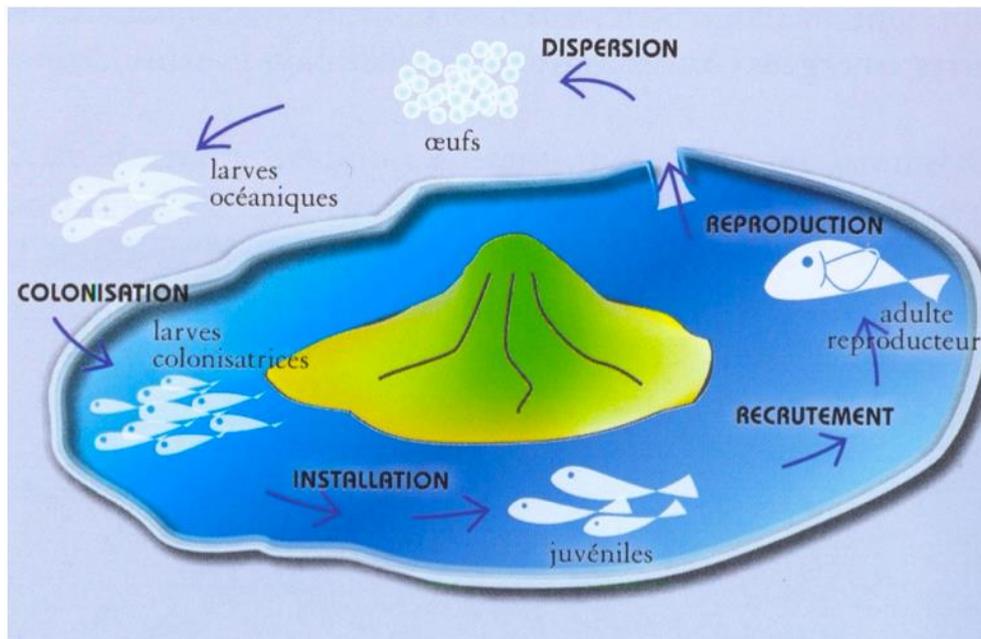


Figure 3 : cycle de vie d'un poisson de récif avec un cycle incluant un passage dans l'océan ouvert.

(Source : Maamaatuaiahutapu et al., 2006).

Les pondeurs migrants et pondeurs non migrants sont les stratégies les plus répandues et consistent à relarguer les œufs fécondés en dehors du récif (fig. 3). Les œufs ou larves écloses vont dériver avec les courants pendant une durée variable allant de quelques heures à plusieurs mois (Victor & Wellington, 2000). Après un temps passé en mer propre à chaque espèce, ils vont être ramenés vers la côte où ils pourront trouver un environnement favorable à leur développement. Cette stratégie implique un grand taux de mortalité et donc une production massive de ces œufs pour assurer le succès de la descendance. Les larves utilisent l'ouïe et la vue pour se diriger vers des zones où leur développement sera plus favorable ; l'ouïe et la vue sont donc des sens que les larves développent dès les premiers stades de leur développement (Dahm et al., 2007).

1.1.2 Principe de nurseries

Les nurseries (stades les plus jeunes) et les nourriceries (juvénile, subadulte) sont des environnements où les individus vont pouvoir croître en subissant une pression de prédation moindre (Nagelkerken & van der Velde, 2002). Ces milieux permettent d'atteindre la maturité sexuelle plus rapidement et plus sûrement. Les herbiers marins et les mangroves sont des nurseries pour différentes espèces qui peuplent le récif. Les juvéniles pourront y trouver de la nourriture, que ce soient les magnétophytes elles-

mêmes ou les organismes végétaux et animaux qui y sont associés. Ces formations offrent des refuges via leur structure qui peut être complexe (Nagelkerken & van der Velde, 2002 ; Almany, 2004). En l'absence de telles nurseries, un recrutement de ces espèces est possible via des nurseries alternatives comme des récifs de coraux peu profonds (moins de 3 mètres). Ces nurseries alternatives permettent de recruter des juvéniles et d'alimenter le récif, bien que les taux de colonisation du récif soient nettement inférieurs à ceux observés avec des nurseries habituelles. Les juvéniles ont donc des nurseries de prédilection mais peuvent, lorsqu'ils y sont contraints, utiliser d'autres zones qui leur permettront de grandir et d'atteindre leur taille adulte (Nagelkerken van der Velde., 2002 ; Nagelkerken & van der Velde, 2002).

1.1.3 Mouvements ontogéniques

Les mouvements ontogéniques décrivent les différents mouvements d'un individu qui sont liés à son développement (Lecchini et al., 2012). Lors de ces mouvements, l'individu va passer d'un environnement à un autre. Ils sont liés à plusieurs facteurs comme l'abondance de nourriture, la croissance, le régime alimentaire. Le facteur qui semble le plus affecter ces changements est la prédation (Nagelkerken van der Velde, 2002). Les juvéniles restent dans les zones de nurserie tant que le risque de prédation est plus élevé sur le récif. Ils peuvent parfois opérer des migrations pour trouver leur nourriture, qui est parfois moins abondante dans les nurseries (Kimirei et al., 2013).

Ces changements d'habitats ont lieu également suite à la recherche de nouvelles proies lorsqu'ils grandissent (Lecchini et al., 2012). En effet, certaines espèces de poissons changent d'alimentation et de position trophique au cours de leur croissance. Par exemple, certains piscivores à l'état adulte commencent par se nourrir de zooplancton puis d'invertébrés benthiques jusqu'à devenir des prédateurs de poissons (McMahon et al., 2012). Nagelkerken van der Velde, (2002) montrent que, sur les 50 espèces les plus abondantes d'un récif, 21 espèces effectuent de gros changements d'habitats durant leur ontogénie et vont utiliser une nurserie avant de migrer vers le récif. Les poissons ont donc des cycles de vie complexes et très différents selon les espèces. Sans connectivité entre les différents habitats du récif, le cycle des espèces peut être perturbé et cela impacte le renouvellement des stocks de poissons de récifs qui baissent

et mène inévitablement à une diminution de l'abondance des espèces sur le récif (Lima et al., 2023).

Les différents habitats du récif sont donc connectés au cours du cycle de vie des poissons. En plus de l'importance pour le développement, les poissons occupent parfois différents habitats à l'âge adulte. Ils se déplacent de l'un à l'autre par des cycles journaliers pour se nourrir ou plus largement, occupent différents habitats selon les saisons (Mellin et al., 2006). Cette variabilité d'habitat à l'état adulte est moins bien étudiée et est une des questions abordées dans ce mémoire.

1.2 Le cas de Toliara

La ville de Toliara est l'une des plus grandes villes du sud de Madagascar, abritant notamment le deuxième plus grand port du pays. Elle se situe en face d'une grande formation récifale nommée « Le grand récif de Toliara » (GRT). Cette ville a vu sa population fortement augmenter ces dernières années (Harris et al., 2010 ; Mahafina, 2011). Plusieurs facteurs expliquent cette augmentation, dont le changement climatique qui perturbe les cycles saisonniers et rend le climat de plus en plus aride. Les populations migrent de plus en plus vers cette ville côtière et se tournent vers la mer pour trouver des sources de nourriture et de revenu (Andréfouët et al., 2013). Cette hausse de population induit une augmentation de la demande en nourriture et donc de la pêche sur le récif. La pêche pratiquée est principalement artisanale, mais le nombre élevé de pêcheurs induit une forte pression sur la population du récif (Brenier et al., 2011).

Le GRT a été largement étudié dans les années 1960. À cette époque, il était l'un des récifs les plus diversifiés de l'Indopacifique, avec 62 genres de coraux (Harris et al., 2010). Beaucoup d'études récentes montrent la grande diversité d'espèces et d'habitats ainsi que la complexité des relations écologiques et trophiques au sein du GRT (Frédérich et al., 2010 ; Lepoint et al., 2016 ; Jaonalison et al., 2016 ; Ravelohasina et al., 2024). Au fil du temps, il a été possible de constater les dommages subis, notamment une diminution de la couverture corallienne au profit d'algues, ainsi qu'une réduction de la surface occupée par les herbiers marins et un changement de composition des espèces qui peuplent le lagon (Andréfouët et al., 2013 ; Bruggemann et al., 2012). Ces

changements sont dus à plusieurs facteurs. Premièrement, le réchauffement climatique a un fort impact sur cet écosystème. La température moyenne de surface a augmenté d'environ 1°C en 40 ans (des années 1960 à 2008) (Harris et al., 2010). La dégradation des coraux ainsi que la montée des eaux, même minime, ont également un impact sur l'érosion côtière et sur les herbiers marins intertidaux. La pollution et le déversement des rivières environnantes ont aussi des effets négatifs sur la qualité et la clarté de l'eau (Harris et al., 2010).

Enfin, le manque de gestion des ressources halieutiques ainsi qu'une situation difficile (niveau de vie, pauvreté, etc.) pour les populations locales entraînent une surpêche (Brenier, 2009). Cette pêche intensive sur le récif affecte grandement les populations et les stocks de poissons, qui sont en déclin. Elle induit une destruction de l'habitat, une perturbation de la composition trophique et une réduction de l'abondance des poissons (Laroche et al., 1995). Les changements de populations dus à la surpêche sur le récif peuvent altérer le rôle des nurseries. En effet, la principale motivation des juvéniles pour utiliser les nurseries est d'éviter la prédation : une diminution de cette pression peut réduire la nécessité d'utiliser ces sites (Grol et al., 2011). Malgré cela, la diminution de l'abondance incite les pêcheurs à se tourner vers de nouvelles zones de pêche comme les nurseries et l'emploi de filets à moustiquaire non sélectifs et ne laissant pas suffisamment de temps aux juvéniles pour atteindre la maturité et se reproduire (Brenier et al., 2011 ; Mahafina, 2011).

1.3 Étude des changements ontogéniques : utilisation de la composition isotopique du cristallin

La vue est un sens essentiel pour la plupart des poissons dès le stade larvaire ; elle sert notamment à s'orienter et à éviter les prédateurs. Le cristallin est une structure anatomique nécessaire à la vue, il se développe donc dès les premiers stades de vie, quelques jours seulement après la fécondation de l'œuf (Dahm et al., 2007). Il se forme à partir de cellules qui subissent une apoptose partielle, c'est-à-dire qu'elles se vident de leurs organites et deviennent inertes (Wallace et al., 2014). Tout au long de la vie de l'organisme, de nouvelles cellules vont recouvrir les anciennes et ainsi former des couches de cellules inertes qui pourront être épluchées à la manière d'un oignon. En

épluchant ce cristallin, il est donc possible d'accéder à des couches qui ont été formées à tous les stades de la vie de l'individu, depuis sa forme larvaire jusqu'à sa mort (Harada et al., 2022 ; Wallace et al., 2014, 2023). Le cristallin est composé de protéines et contient donc du carbone et de l'azote organique. Cette propriété permet d'analyser la composition isotopique de ces couches et, potentiellement, d'en déduire des informations concernant l'évolution de l'alimentation et de l'habitat de l'individu au cours de son ontogénie (Al Mamry et al., 2012 ; Bell-Tilcock et al., 2021 ; Harada et al., 2022).

1.4 Isotopie

1.4.1 principes d'isotopie

Les isotopes stables sont les formes d'un même atome différant par leurs nombres de neutrons et qui ne se désintègrent pas avec le temps, par opposition aux isotopes radioactifs. Les valeurs isotopiques correspondent à la déviation du rapport d'un isotope lourd sur son homologue léger en comparaison avec une valeur de référence. Dans ce cas-ci, les rapports calculés sont ceux du Carbone 13/ Carbone 12 qui sera noté $\delta^{13}\text{C}$, ainsi que ceux de l'Azote 15/ Azote 14 qui sera noté $\delta^{15}\text{N}$. Les rapports de référence sont les VPDB (Vienna Peedee Belemnite) (Hoffman & Rasmussen, 2022) pour le carbone et l'azote atmosphérique (air-N) (Rashmi et al., 2017) pour l'azote. Ces valeurs de référence correspondent donc à un $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de 0. La déviation aux standards se mesure en pour milles (‰).

La composition isotopique d'un individu est utilisée en écologie trophique car un être vivant utilise ce qu'il mange pour créer sa matière organique. La composition isotopique des tissus qu'il produit reflète donc celle de son régime alimentaire. Cependant, « On est ce que l'on mange... plus quelques pour milles » (DeNiro & Epstein, 1978), car il existe des modifications de la composition isotopique lors des différents processus d'assimilation et de biosynthèse. C'est le phénomène de fractionnement isotopique. Ce phénomène est induit par la discrimination d'un isotope par rapport à un autre lors d'une réaction (Schoeller, 1999). Ce fractionnement induit un enrichissement ou une déplétion d'un isotope par rapport à l'autre dans un tissu. Il est donc important de tenir compte du tissu analysé. Les différents tissus formant un individu ont des temps de

renouvellement différents et des taux de fractionnement également variables (Schoeller, 1999 ; Wyatt et al., 2010).

En tenant compte des fractionnements isotopiques par tissu et par isotope, il est possible de déterminer le niveau trophique des individus (Schoeller, 1999 ; Newsome et al., 2007). L'azote nous renseigne particulièrement sur le niveau trophique et les sources d'azote (Bearhop et al., 2004). Étant présent principalement dans les acides aminés qui composent les protéines, il est assimilé par l'organisme via l'alimentation. Un enrichissement en azote 15 (et donc du $\delta^{15}\text{N}$) a été mis en évidence lorsque la position trophique augmente. La valeur de l'enrichissement est variable, mais, chez les poissons carnivores elle est d'environ 2,3 ‰ par niveau trophique (de la Morinière et al., 2003 ; Post, 2003 ; Blanco-Parra et al., 2010).

Le carbone est souvent associé au milieu dans lequel l'organisme évolue (Cummings et al., 2012). Les différents milieux qui composent les récifs ont un impact sur la composition isotopique de l'organisme qui les fréquente. Les environnements côtiers présentent des valeurs de carbone plus enrichies en C13 (un $\delta^{13}\text{C}$ plus élevé aux alentours de -10‰ à -15‰ dans le papier de Blanco-Parra et al. 2010) que les environnements océaniques (Blanco-Parra et al., 2010 ; Gajdzik et al., 2016) Ces différences de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont dues à une discrimination différente du carbone par les producteurs primaires ce qui induit un effet bottom-up sur toute la chaîne trophique (Post, 2002)

Nakamura et al., (2008) ont montré que les contenus stomacaux d'individus provenant d'environnements différents avaient des valeurs isotopiques significativement différentes. Les individus provenant des mangroves présentaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ allant de -23‰ à -17‰ tandis les valeurs des individus présents sur les herbiers oscillaient entre -16‰ et -8‰ (Nakamura et al., 2008). L'azote diffère également et est impacté par l'anthropisation. Bien que, à Toliara, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées sur les plages soient plus faibles que celles des mangroves, l'anthropisation génère un enrichissement du $\delta^{15}\text{N}$ dans les phanérogames marines (Lepoint et al., 2008).

1.4.2 Niche trophique et isotopique

La niche écologique d'une espèce est l'espace multidimensionnel qu'elle occupe dans son environnement. On peut parler de niche bionomique, qui correspond à ce qu'une espèce consomme ainsi que de niche scénopoétique, qui correspond aux habitats qu'une espèce va occuper. La niche écologique, composée d'une multitude de facteurs, peut varier au sein d'une même espèce et d'une même population et est donc complexe à mesurer (Newsome et al., 2007). La niche écologique d'un individu évolue tout au long de sa vie par sa croissance et les mouvements ontogéniques qu'il effectue. L'analyse isotopique est un outil qui sert à évaluer les dimensions d'une niche. En effet, plus une espèce est généraliste, plus la composition isotopique de sa population sera large. En revanche, plus l'espèce est spécialisée, plus sa niche est petite et moins importantes seront les variations isotopiques de sa population. Il est possible de déterminer le recouvrement des niches de différentes espèces/individus grâce à l'analyse isotopique en examinant le chevauchement de celles-ci (Bearhop et al., 2004 ; Hobson, 1999).

L'analyse des niches par l'isotopie a néanmoins des limitations et nécessite des hypothèses. Elle se limite à quelques éléments, le carbone et l'azote dans notre cas, et ne reflète que les informations interprétables à partir de ces éléments. Par exemple, il est impossible d'établir avec précision les régimes alimentaires ou les localisations temporelles et spatiales à l'aide de ces méthodes. De plus, il est important de prendre en compte le fait que le changement isotopique dans les tissus se produit avec un certain délai et que le déplacement isotopique dépend du temps de renouvellement du tissu étudié (Cummings et al., 2012) ainsi que de certains facteurs environnementaux. Il n'est pas possible de quantifier le niveau trophique exact d'une espèce mais l'isotopie peut nous donner une approximation de la position trophique d'une espèce. (Newsome et al., 2007)

1.4.3 Isotopie des couches du cristallin

De nombreuses études isotopiques sur les contenus stomacaux et les muscles ont été réalisées. Cependant, ces analyses ne donnent que les compositions isotopiques des derniers jours/mois des individus. En analysant les couches successives du cristallin, l'isotopie du cristallin permet de retracer la vie des organismes marins via les variations isotopiques présentes dans ces derniers. Cela permet donc d'approximer le niveau trophique ainsi que le milieu dans lequel l'organisme se trouvait à différents moments de son développement et de sa vie.

1.5 Questions de recherche

Mon travail a pour objectif général de valider l'utilisation d'analyses isotopiques effectuées sur les couches du cristallin de poissons récifaux ciblés par la pêche locale pour obtenir une information sur les changements d'alimentation et d'habitat durant leur ontogénie et la variabilité inter-individuelle à l'état adulte.

Ces données sont importantes dans un cadre de conservation. En effet, la création de réserves naturelles se base sur les milieux de vie des espèces pour permettre aux poissons de bénéficier d'une aire sans pression anthropique à chaque étape de sa vie.

Spécifiquement, le premier objectif du mémoire est d'identifier les éventuels changements d'écologie au cours de l'ontogénèse de six espèces de poissons téléostéens peuplant le Grand Récif de Toliara au moyen d'analyses isotopiques appliquées sur les tissus du cristallin. Ces espèces ont été sélectionnées sur base de leur taxonomie et de leur écologie contrastée à l'âge adulte. Le second objectif est d'identifier des différences individuelles au sein d'une même espèce.

2 Matériels et méthodes

2.1 Site d'étude

Le grand récif de Toliara (GRT) est un récif barrière qui se trouve au large de la ville de Toliara, au Sud-Ouest de Madagascar (Fig. 4). Cette formation récifale a une longueur de 18 km et une largeur qui varie entre 950 à 3000m, pour un total de 33 km² (Pichon, 1978 ; Harmelin-Vivien, 1981). Le lagon qui sépare la côte du récif a une largeur de 1300 à 8000 mètres et est relié à la pleine mer par deux entrées, la passe nord et la passe sud (Pichon, 1978). La profondeur du lagon ne dépasse les 10 mètres de profondeur que dans le sillon central. Un récif frangeant est présent, essentiellement dans la partie sud du lagon. Il y a également une forte couverture d'herbiers mixtes de phanérogames (Pichon, 1978). Le GRT est délimité par le fleuve temporaire Fiherenana au nord et par le fleuve Onilahy qui se déverse dans la baie de Saint Augustin au sud (Peyrot-Clausade et al., 1971). Ce système offre de nombreux environnements différents comme des zones à coraux vivants et constructeurs, des herbiers, des zones de macro-algues, des zones sableuses avec ou sans micro-atolls, ou encore des mangroves (Peyrot-Clausade et al., 1971).



Figure 4 : Localisation par vue satellite du Grand Récif de Toliara (GRT) dans le Sud-Ouest de Madagascar (source : Google Earth).

2.2 Échantillonnage des espèces de poissons

Six espèces ont été étudiées et trois individus par espèce ont été échantillonnés. Ces espèces ont été choisies sur base de critères écologiques et taxonomiques. Elles présentent des régimes alimentaires différents et possèdent des modes de vie variés à l'âge adulte. Ces six espèces (Fig. 5) sont très couramment rencontrées, cibles de la pêche artisanale à Toliara. Elles sont brièvement décrites ci-dessous.

Argyrosomus hololepidotus (maigre du sud) (Figure 5a) est une espèce de Sciaenidae vivant dans des eaux parfois saumâtres, à des profondeurs allant de 15 à 400 m. Il peut atteindre 135 cm de longueur totale et vivre une trentaine d'années. Ce sont des prédateurs de poissons, de décapodes et de vers qui chassent généralement la nuit ou dans des eaux turbides (Froese & Pauly, 2000 ; Heemstra et al., 2013).

Scarus ghobban (poisson-perroquet à bandes bleues) (Figure 5b) est un Scaridae qui occupe les récifs peu profonds et les zones sableuses du lagon. Il peut atteindre 90 cm et vivre jusqu'à 13 ans (Heemstra et al., 2013). Cette espèce montre un changement drastique d'habitats entre les stades juvéniles et adultes. Les juvéniles se trouvent dans des habitats côtiers dominés par des algues et les adultes vivent dans les herbiers et le récif à proximité où ils se nourrissent des algues présentes sur les rochers et les coraux (Froese & Pauly, 2000; Mellin et al., 2006).

Lethrinus harak (capitaine saint-pierre) (Figure 5c) est une espèce de Lethrinidae présente, tant les juvéniles que les adultes, sur les récifs coralliens et les habitats associés tels que les mangroves et les herbiers. Ils se nourrissent de petits poissons, de mollusques et de crustacés. Ils peuvent atteindre 50 cm et vivre une quinzaine d'année (Froese & Pauly, 2000; Heemstra et al., 2013). Les Lethrinidae ont généralement une ontogénie complexe avec beaucoup de changements d'habitats et reste peu connue sur le GRT.

Strongylura incisa (poisson aiguille) (Fig. 5d) est un Belonidae vivant dans les zones côtières à proximité des récifs. On le rencontre généralement en petits bancs, proches de la surface (dans les trois premiers mètres de la colonne d'eau) où il chasse la

macrofaune. Ils ont une taille moyenne de 60 cm (Froese & Pauly, 2000; Heemstra et al., 2013).

Cheilio inermis (longue girelle) (Fig. 5e) est un poisson Labridae des récifs tropicaux. On le retrouve principalement dans les herbiers ainsi que sur les platiers recouverts d'algues, nageant généralement entre 2 et 30 m de profondeur. Il peut atteindre 50cm. Il se nourrit essentiellement de crustacés et de petits mollusques (Froese & Pauly, 2000 ; Heemstra et al., 2013).

Parupeneus indicus (rouget-barbet indien) (Fig. 5f) est un Mullidae vivant principalement dans le lagon et ses herbiers où il se nourrit d'invertébrés benthiques et de petits poissons. Il a une longueur totale moyenne de 35 cm (Froese & Pauly, 2000 ; Heemstra et al., 2013).

a. *Argyrosomus hololepidotus*



b. *Scarus ghobban*



c. *Lethrinus harak*



d. *Stangylura incisa*



e. *Cheilio inermis*



f. *Parupeneus indicus*



Figure 5 : photos d'un individu de chaque espèce collectée. Les photos ont été prises juste avant les dissections des yeux avec un repère de taille (règle de 20 (a, b et d) ou 30 cm (c, e et f))

Les individus de *A. hololepidotus* ont été obtenus de manière opportuniste. Des étudiants de l'IH.SM devaient effectuer des dissections sur ceux-ci et j'en ai profité pour prélever les cristallins ainsi que des bouts de tissus. Ces individus ont été collectés dans des eaux plus profondes, proches de la baie de Saint-Augustin. Cette zone est l'embouchure de fleuve Onilahy à l'extrême sud du GRT. A cet endroit, un canyon sous-marin descend rapidement à des grandes profondeurs. Les individus de *Cheilio inermis* ont été obtenus via une employée de l'IH.SM (mareyeuse). Ceux-ci ont été apportés congelés deux jours après avoir été commandés. Malheureusement, je n'ai pas

d'information sur la date précise de capture. Les quatre dernières espèces ont été achetées au principal marché aux poissons de Toliara. Les plus grands individus de chaque espèce ont été sélectionnés. Le marché aux poissons de Toliara n'ouvre qu'en fin de journée et les premiers exposants commencent à étaler le produit de leur pêche vers 16h30. L'achat des poissons a donc été réalisé en fin de journée et en 2 passages au marché. Tous ces poissons ont été capturés dans le système récifal de Toliara mais il n'est pas possible de savoir avec précision à quel endroit du récif ils ont été pêchés. Lorsque c'était possible, les individus d'une même espèce ont été achetés chez le même vendeur.

Tous les individus ont été directement congelés pour être disséqués les jours suivants. Chaque espèce a été identifiée à l'aide de guides illustrés (Lieske & Myers, 2005) et de la clé d'identification présente dans « coastal fishes of the Western Indian ocean » (Heemstra et al., 2013).

2.3 Préparation des échantillons

Chaque individu a été photographié en parfaite vue latérale, avec l'apposition d'une référence pour la longueur (règle graduée de 20 ou 30 cm). La longueur standard (mesure depuis le rostre du poisson jusqu'à la base de la nageoire caudale) du poisson a ensuite été mesurée avec le programme « imageJ » (Rasband, 2018).

Le cristallin de chaque œil a été prélevé. Pour ce faire, une incision est faite dans l'œil et le cristallin est directement retiré avec une pince de taille adaptée. La taille du cristallin varie beaucoup chez les espèces allant d'un diamètre de plus de 1 cm pour *A. hololepidotus* à moins de 3 mm pour *C. inermis*. Pour chaque individu, le cristallin droit est conservé dans de l'éthanol 70%. Le cristallin de l'œil gauche est quant à lui congelé. Un échantillon de nageoire et de tissu musculaire (+/- 0,5 cm³) est prélevé et conservé dans de l'éthanol 100%. Ces échantillons pourront servir à de futures analyses génétiques. Enfin, un second échantillon de muscle (+/- 0,5 cm³) est prélevé sur la face gauche du poisson, proche de la nageoire caudale. Ces muscles, destinés à des analyses isotopiques, ont été séchés durant un minimum de 72h à une température de 60°C.

2.4 Dissection des cristallins

Les cristallins ont été disséqués sous une loupe binoculaire STEMI2000-C de la marque ZEISS. Pour ce faire, les couches du cristallin sont enlevées une par une à l'aide de pinces fines, de la même manière qu'on épluche un oignon. A chaque retrait de couche, le cristallin est photographié avec un papier millimétré en arrière-plan (Fig. 6) au moyen d'une caméra ISH500 de la marque Tucsen montée sur la loupe binoculaire. Son diamètre est mesuré sur chaque photo au moyen du programme ImageJ (Rasband, 2018). Chaque couche est ensuite placée dans une cupule d'étain préalablement pesée à l'aide d'une balance Mettler Toledo XS3DU de précision 2-3 μg . Chaque couche est séchée pendant minimum 48h à 60°C. Une fois sèche, les cupules pleines sont pesées pour avoir la masse sèche.

Les échantillons de muscles séchés sont broyés à l'aide d'un mortier. Une fois réduit en poudre, 2,5 mg sont mis en cupules avec une quantité équivalente d'oxyde de Tungstène.

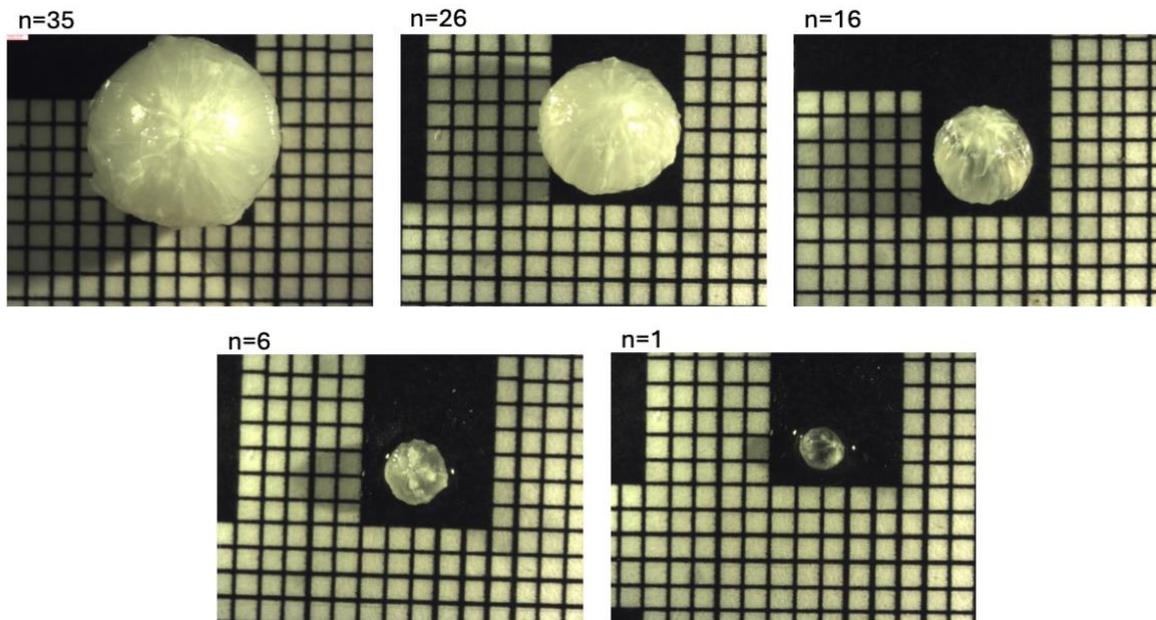


Figure 6 : photos de différents stades de dissection du cristallin d'un individu de *A. hololepidotus* (SPA01). Le n représente le numéro de la couche, n = 1 désignant la couche la plus interne. Une photo a été prise entre chaque couche pour mesurer le diamètre du cristallin. Un même grossissement a été utilisé pour toutes les photos.

2.5 Analyses isotopiques

Les valeurs isotopiques correspondent à la déviation du rapport d'un isotope lourd sur son homologue léger en comparaison d'une valeur de référence. Dans ce cas-ci, les rapports calculés sont ceux du Carbone 13/ Carbone 12 qui sera noté $\delta^{13}\text{C}$, ainsi que ceux de l'Azote 15/ Azote 14 qui sera noté $\delta^{15}\text{N}$. Les rapports de références sont les VPDB (Vienna Peedee Belemnite) (Hoffman & Rasmussen, 2022) pour le carbone et l'azote atmosphérique (air-N) (Rashmi et al., 2017) pour l'azote.

L'instrument de mesure utilisé pour l'analyse isotopique est un spectromètre de masse à rapport isotopique (IRMS) couplé à un analyseur élémentaire (EA). L'analyseur élémentaire mesure les pourcentages de carbone et d'azote contenu dans chaque échantillon et l'IRMS permet de calculer le rapport isotopique.

Les différents échantillons sont placés dans des plaques 96 puits. Des blancs et substances certifiées sont placées à intervalle réguliers dans ces plaques pour s'assurer du bon fonctionnement de l'analyse isotopique. Les substances certifiées sont l'IAEA-C6 (sucrose ; $\delta^{13}\text{C} = -10,8 \pm 0,5\text{‰}$; moyenne \pm SD) pour le carbone, le IAEA-N1 (sulfate d'ammonium, $\delta^{15}\text{N} = 0,4 \pm 0,2\text{‰}$; moyenne \pm SD). Des substances de référence sont également utilisées : la glycine et le réplica « seabass », internes au laboratoire.

2.6 Traitement des données

Le Logiciel R studio (version 4.3.2) (Rstudio team, 2020) ainsi qu'Excel (Microsoft Corporation, 2018) ont été utilisés pour trier et traiter les données ainsi que pour produire les graphiques. Les R-packages SIBER (Jackson et al., 2011), dplyr (Wickham et al., 2015) et ggplot2 (Wickham, 2016) ont essentiellement été utilisés pour réaliser les analyses décrites ci-dessous.

Premièrement, j'avais pour objectif de vérifier un éventuel lien entre différents traits en regroupant et étudiant tous les individus, espèces confondues. Ainsi, la corrélation entre (a) le nombre de couches et le diamètre du cristallin, (b) la longueur standard des poissons et le diamètre de leur cristallin, et (c) la longueur standard des poissons et le nombre de couches du cristallin a été vérifiée au moyen du test non-

paramétrique de Spearman. (Des tests de Shapiro-Wilk ont montré que toutes les données ne suivent pas une distribution normale ($p > 0,05$), un test non-paramétrique a donc été effectué).

Deuxièmement, les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote des muscles ont été comparées avec celles des dernières et avant dernières couches du cristallin afin de vérifier si ces différents tissus capturent la même information écologique. Tout d'abord, les ΔC et ΔN ($\delta_{\text{muscle}} - \delta_{\text{couche}}$), c'est-à-dire la différence entre les valeurs de carbone et d'azote du muscle moins les mêmes valeurs des couches (mise en valeur absolue), ont été calculés pour la dernière couche (n). Les mêmes deltas ont été calculés pour l'avant dernière couche (n-1). Si les valeurs isotopiques observées au niveau des dernières couches du cristallin reflètent exactement les valeurs observées dans le tissu musculaire, il est attendu d'observer un coefficient de corrélation égal à l'unité entre ces valeurs. J'ai donc vérifié cette hypothèse au moyen de tests de Pearson en combinant les observations de toutes les espèces confondues. L'utilisation de ce test paramétrique a été validé par un test de Shapiro-Wilk et un test de Breusch-Pagan.

Troisièmement, mon objectif était de comparer entre espèces la diversité de l'ensemble des valeurs isotopiques obtenues à partir de chaque couche du cristallin des trois individus. Les différences de distributions du carbone et de l'azote ont été testées avec un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, permettant une validation de la variation de l'écologie générale de chaque espèce en montrant des différences significatives de leurs compositions isotopiques de carbone et d'azote. Des enveloppes convexes ont ensuite été calculées pour capturer l'ensemble de la variabilité d'une espèce et les comparer (Layman et al., 2007). Pour ce faire, toutes les données relatives à une même espèce ont été rassemblées en un groupe et les espèces ont été comparées entre elles. Ces enveloppes convexes ont été réalisées à l'aide du package SIBER (Jackson et al., 2011) de R studio. L'aire totale d'enveloppe convexe (TA, aire minimum comprenant tous les points) nous renseigne sur la diversité ontogénique et sur la spécialisation d'une espèce. À l'inverse d'une enveloppe convexe de grande taille, une petite aire suggérerait soit (a) une ontogénie peu variable d'un point de vue écologique, soit (b) une faible variabilité intra-populationnelle. Les différences de valeurs de carbone et d'azote des espèces (C_{range} et N_{range}) sont également liées à l'ontogénie et seront

plus élevées pour les espèces occupants différents habitats et une alimentation changeante au cours de leur développement. Je voulais donc vérifier ces deux composantes au moyen d'analyses complémentaires présentées ci-après.

Des trajectoires isotopiques ont été tracées pour le carbone et pour l'azote. Celles-ci sont exprimées par des graphiques illustrant la variation du carbone et de l'azote selon les couches du cristallin, en commençant par la couche la plus interne (n°1) et finissant par la couche externe. En complément de cette analyse visuelle offerte par les trajectoires isotopiques, j'ai quantifié la diversité individuelle pour pouvoir ensuite les comparer. Ainsi, des ellipses capturant la variabilité isotopique de chaque individu ont été calculées et comparées. Pour chaque espèce, les SEA (standard ellipses area) de trois ellipses (une par individu) ont été calculées et représentées avec les valeurs par défaut du package SIBER, chaque ellipse inclue 40% de la variabilité de l'individu (moins sensible aux petits nombres de donnée (Jackson et al. 2011)) Les ellipses serviront de support visuel et comparatif des valeurs isotopiques de carbone et d'azote entre individus d'une même espèce. Les aires de recouvrements ont été également calculées entre les différents individus d'une même espèce en termes de surface ($\%^{o^2}$) et en termes absolue (aire du recouvrement/(aire 1 + aire 2 - aire du recouvrement)). L'aire de recouvrement varie de 0 à 1 et est utilisée pour comparer les niches isotopiques. Plus le recouvrement est important (1), plus les deux individus comparés partagent l'espace isotopique et sont susceptibles d'avoir des habitats et alimentations similaires.

3 Résultats.

3.1 Description morphologique

Les cristallins des poissons étudiés ont des diamètres variant de 1,6 à 11,4 mm (Tableau 1, annexe 1) et le nombre de couches observé varie de 5 à 36 (Tableau 1, annexe 1). Le test de corrélation de Spearman révèle une relation positive et significative ($p < 0,05$) entre la taille du cristallin et le nombre de couches présent au sein de celui-ci (Fig. 7A) ainsi qu'entre le diamètre du cristallin et les longueurs standards (Fig. 7C). En revanche, il n'y a pas de relation ($p > 0,05$) entre la taille du poisson et le nombre de couches (Fig. 7B).

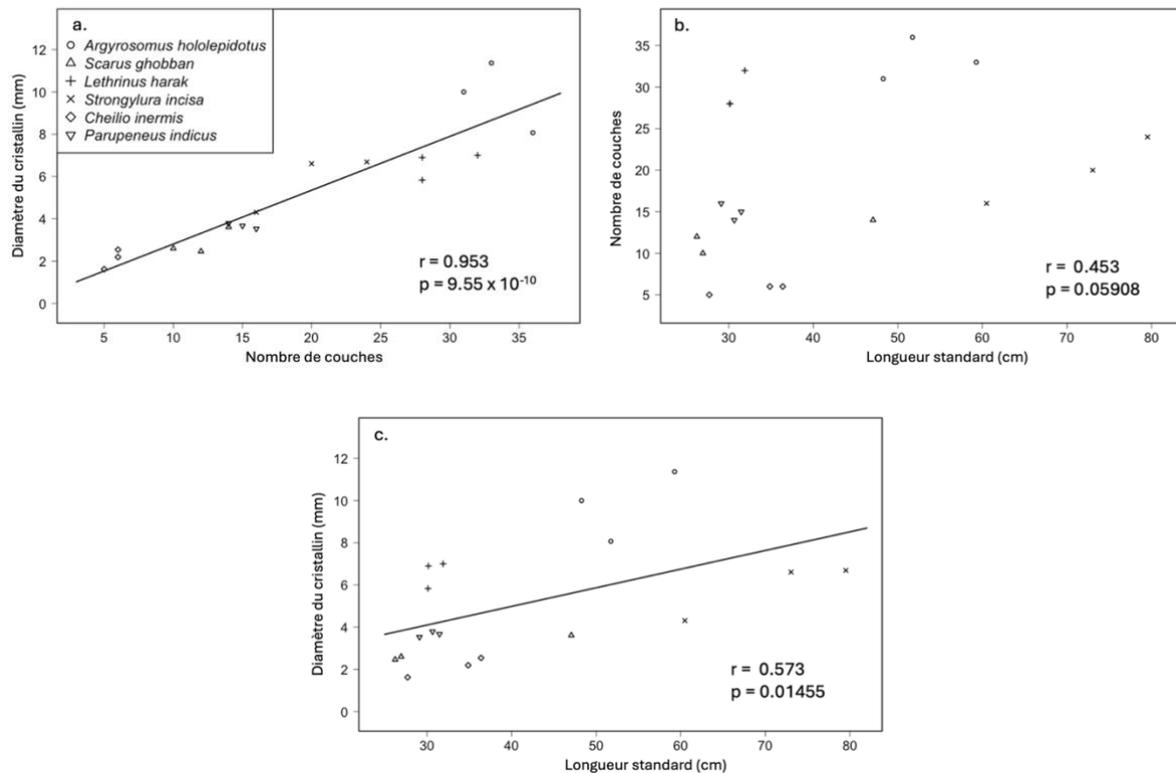


Figure 7 : a) diamètre du cristallin en mm en fonction du nombre de couches par individu. Les symboles regroupent les espèces entre elles. b) nombre de couches du cristallin en fonction de la longueur standard (LS) de l'individu en cm. c) Diamètre du cristallin en fonction de la longueur standard (LS) de l'individu en cm. Un test non paramétrique de Spearman a été réalisé, les r et les p-value sont indiquées dans chaque graphe.

Tableau 1. Valeurs moyennes des longueurs standards (LS, mm), Nombre de couches du cristallin et Diamètre du cristallin (mm) avec écarts-types.

Espèce	Longueur standard (mm)	Nombre de couches	Diamètre du cristallin (mm)
<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	530,8 (±45,9)	33,3 (±2,1)	9,9 (±1,2)
<i>Scarus ghobban</i>	334,1 (±96,6)	12,0 (±1,7)	2,9 (±0,5)
<i>Lethrinus harak</i>	307,2 (±08,3)	29,3 (±1,9)	6,6 (±0,5)
<i>Strongylura incisa</i>	710,2 (±78,9)	20,0 (±3,3)	5,9 (±1,1)
<i>Chielio inermis</i>	329,8 (±37,8)	5,7 (±0,5)	2,1 (±0,4)
<i>Parupeneus indicus</i>	304,1 (±9,8)	15,0 (±0,8)	3,7 (±0,1)

3.2 Comparaison des valeurs isotopiques des muscles et des dernières couches du cristallin

Les valeurs de delta pour le carbone présentent des valeurs allant de 0,1 (±2,4) à 4,5 (±0,4) pour le ΔC et de 4,6 (±0,4) à 0,08 (±0,1) pour le $\Delta C-1$ (Tableau 2). Les tests de corrélation de Pearson révèlent une relation significative ($p < 0,05$) entre les valeurs isotopiques du C des muscles avec les valeurs observées pour les deux dernières couches du cristallin (Fig. 8). Le coefficient de corrélation r varie entre 0,81 pour le ΔC et 0,77 pour le $\Delta C-1$, suggérant un lien plus important entre le muscle et la dernière couche du cristallin.

Tableau 2 : Différences (valeurs absolues) et écart-type des $\delta^{13}C$ (ΔC) et $\delta^{15}N$ (ΔN) entre le muscle et la dernière couche du cristallin (n) ainsi que le muscle et l'avant dernière couche du cristallin (n-1) pour les différentes espèces.

Espèce	ΔC (n)	ΔN (n)	ΔC (n-1)	ΔN (n-1)
<i>A. hololepidotus</i>	4,5 (±0,4)	0,7 (±0,1)	4,6 (±0,3)	0,8 (±0,1)
<i>S. ghobban</i>	0,1 (±2,4)	1,1 (±1,2)	1,3 (±3,1)	0,3 (±1,1)
<i>L. harak</i>	0,9 (±0,4)	0,4 (±0,8)	1,8 (±0,2)	0,3 (±0,8)
<i>S. incisa</i>	0,8 (±0,8)	0,3 (±0,4)	0,6 (±0,6)	0,2 (±0,9)
<i>C. inermis</i>	0,4 (±0,3)	1,2 (±0,6)	0,1 (±1,0)	1,1 (±1,0)
<i>P. indicus</i>	1,3 (±1,8)	0,2 (±0,4)	2,1 (±1,3)	0,7 (±0,5)

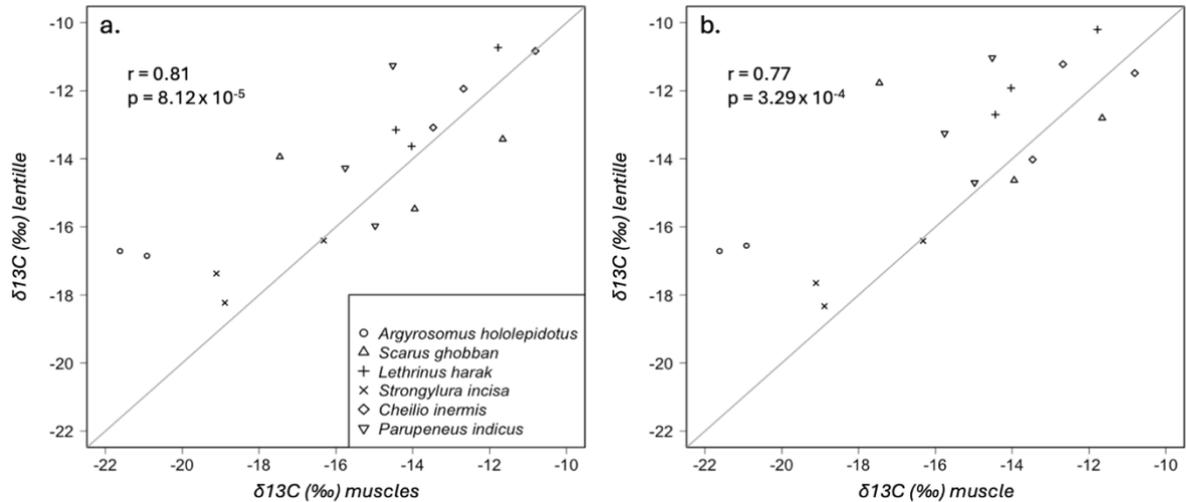


Figure 8 : a. Comparaison de l'isotopie du carbone entre le muscle et la couche externe (dernière couche) du cristallin de chaque individu. Chaque point est un individu, les symboles regroupent les espèces. b. Comparaison de l'isotopie du carbone entre le muscle et l'avant-dernière couche du cristallin de chaque individu. Chaque point est un individu, les symboles regroupent les espèces. Une droite d'équation $x=y$ est présente comme référence.

Les valeurs de delta pour l'azote présentent des valeurs absolues allant de 0,2 ($\pm 0,4$) à 1,2 ($\pm 0,6$) pour le ΔN et de 1,1 (± 1) à 0,2 ($\pm 0,9$) pour le $\Delta N-1$ (Tableau 2). Les tests de corrélation de Pearson révèlent une relation significative ($p < 0,05$) entre les valeurs isotopiques du N des muscles avec les valeurs observées pour les deux dernières couches du cristallin (Fig. 9). Le coefficient de corrélation r varie entre 0,75 pour le ΔN et 0,77 pour le $\Delta N-1$, suggérant un lien plus important entre le muscle et l'avant dernière couche du cristallin.

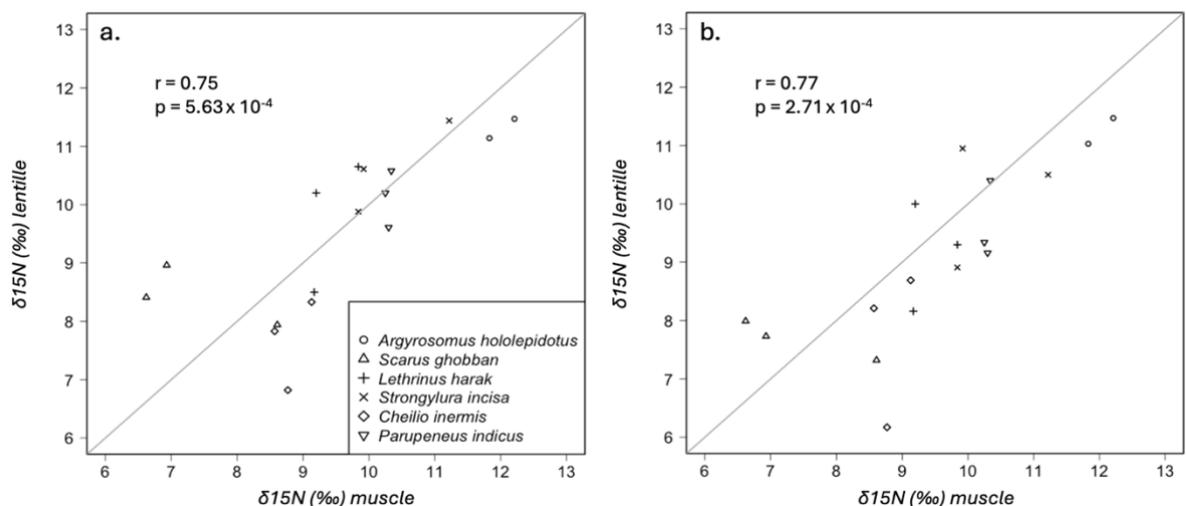


Figure 9 : a. Comparaison de l'isotopie de l'azote entre le muscle et la couche externe (dernière couche) du cristallin de chaque individu. Chaque point est un individu, les symboles regroupent les espèces. b. Comparaison de l'isotopie de l'azote entre muscle et l'avant-dernière couche du cristallin de chaque individu. Chaque point est un individu, les symboles regroupent les espèces. Une droite d'équation $x=y$ est présente comme référence.

3.3 Comparaison entre les différentes espèces

Les deux tests de Kuskall-Wallis entre les 6 espèces (carbone : $p = 2,2 \times 10^{-16}$; azote : $p = 2,2 \times 10^{-16}$) révèlent des différences significatives, illustrant des stratégies ontogénétiques et des écologies différentes entre celles-ci. Les espèces *A. hololepidotus* et *S. incisa* ont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus négatives. Ces deux espèces ont également les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus hautes. Au contraire, *S. ghobban* et *C. inermis* présentent les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus hautes et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus basses.

Les enveloppes convexes montrent des tailles très variables (fig. 10, Tableau 3). L'aire la plus grande est celle de *L. harak* ($\text{TA} = 41,6\text{‰}^2$, fig. 10C, tableau 3), elle présente les C_range et N_range les plus élevés (respectivement 11,1‰ et 6,32‰). *S. incisa* présente l'aire la plus petite ($\text{TA} = 7,4\text{‰}^2$, fig.10D, tableau 3). Les espèces *A. hololepidotus* et *C. inermis* ont également des petites aires ($\text{TA} = 9,9\text{‰}^2$ pour les deux espèces, fig. 10A, E ; tableau 3). Les variations isotopiques du carbone sont très variables entre les espèces, passant de 2,4‰ pour *S. incisa* à 11,7‰ pour *L. harak* (fig. 10D, C ; tableau3). A l'inverse, les variations isotopique de l'azote sont similaires pour les différentes espèces allant d'une variation minimale de 4,4‰ pour *C. inermis* à une variation maximale de 6,3‰ pour *L. harak* (fig. 10E,C ; tableau3). Bien que les variations intra-populationnelles de $\delta^{15}\text{N}$ soient faibles, les différentes espèces montrent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ différentes. *A. hololepidotus* montre la plus grande valeur de $\delta^{15}\text{N}$ avec 11,7‰ (fig. 10A ; tableau 3). *S. ghobban* présente la valeur la plus faible avec 4,3‰ (fig.10B ;tableau3).

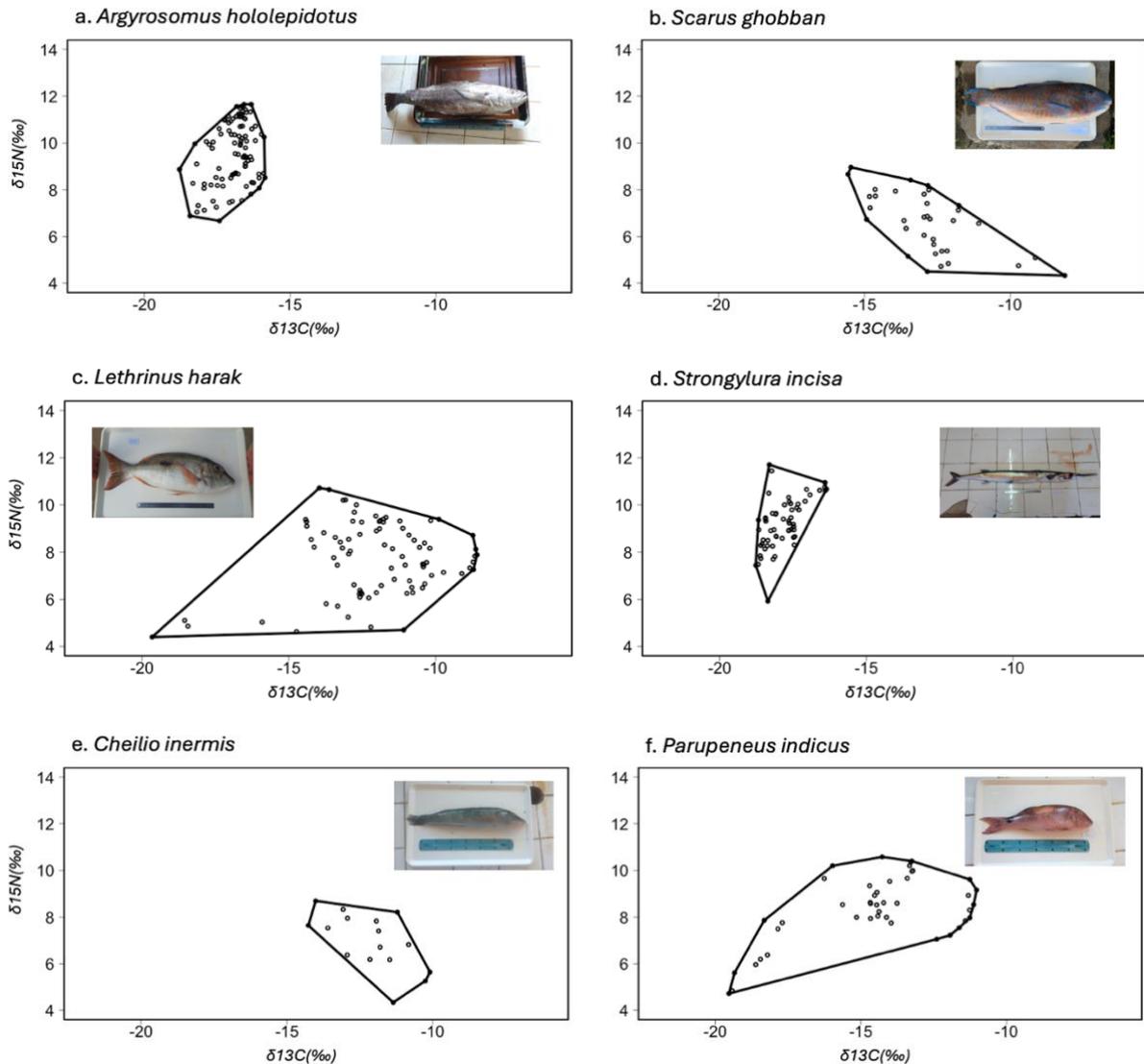


Figure 10 : représentation des enveloppes convexes regroupant toutes les valeurs isotopiques de carbone et d'azote des 6 espèces séparément. Chaque point représente les valeurs isotopiques d'une couche.

Tableau 3 : Tableau de valeurs de la figure 4. Le TA (aire totale des enveloppes convexes) (‰²) est l'aire totale de l'enveloppe convexe. Le C_min et C_max (‰) correspondent aux valeurs respectivement minimales et maximales en carbone pour chaque espèce. Le N_min et N_max (‰) correspondent aux valeurs respectivement minimales et maximales en azote pour chaque espèce. Le C_range et N_range correspondent à la gamme de valeurs dans laquelle se trouve chaque espèce (‰).

Espèce	TA	C_min	C_max	N_min	N_max	C_range	N_range
<i>A. hololepidotus</i>	9,9	-18,8	-15,9	6,7	11,65	2,9	5,0
<i>S. ghobban</i>	15,6	15,6	-8,1	4,3	9,0	7,4	4,6
<i>L. harak</i>	41,6	-19,7	-8,6	4,4	10,7	11,1	6,3
<i>S. incisa</i>	7,4	-18,8	-16,7	5,9	11,7	2,4	5,8
<i>C. inermis</i>	9,9	-14,3	-10,1	4,3	8,7	4,2	4,4
<i>P. indicus</i>	27,2	-19,5	-11,0	4,7	10,6	8,5	5,9

3.4 Trajectoires isotopiques de carbone et d'azote de chaque individu de chaque espèce

La dissection du cristallin permet d'avoir accès à des tissus qui se sont formés à différents stades de vie du poisson et sont restés inertes depuis leur formation. La première couche représente les premiers instants de sa vie et la dernière est représentative des derniers mois.

Les trois individus de *A. hololepidotus* présentent des courbes et valeurs qui sont très similaires (fig. 11A). Leurs trajectoires présentent une augmentation des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour les quinze premières couches et se stabilisent ensuite.

Deux des trois individus de *S. ghobban* voient leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ baisser progressivement au cours de leur vie (fig. 11B). Le troisième présente une trajectoire différente des deux autres, avec des variations importantes pour les premières et dernières couches. Les trajectoires montrent des valeurs différentes pour les trois individus.

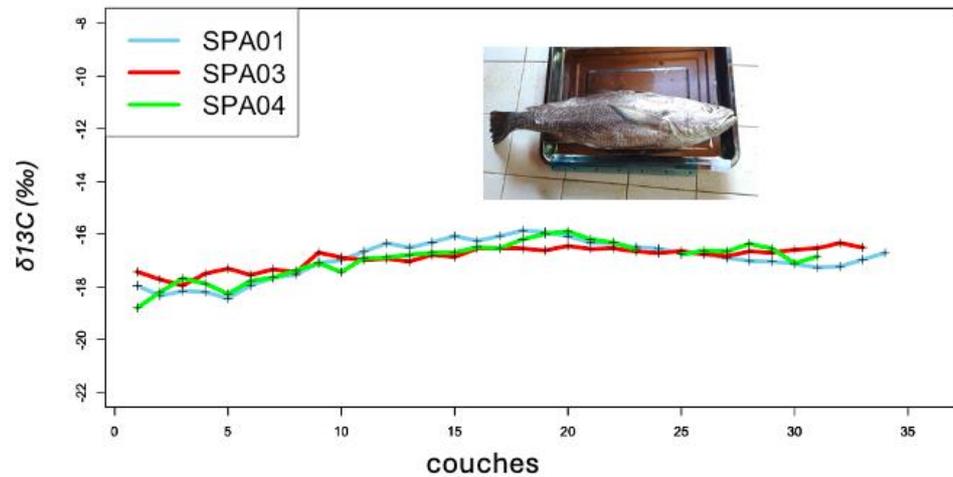
Les trajectoires isotopiques du carbone de *S. incisa* et de *C. inermis* ne présentent pas de grande variations au cours de la vie des individus excepté pour l'un des individus de *S. incisa* qui présente une diminution de sa valeur de $\delta^{13}\text{C}$ dans sa onzième couche (fig. 11D, E). Il y a par contre des variations notables entre individus chez ces deux espèces.

Les trajectoires isotopiques de carbone de *P. indicus* présentent de fortes augmentations pour leurs premières couches, elles se stabilisent ensuite mais montrent de fortes variations entre les différents individus (fig. 11F).

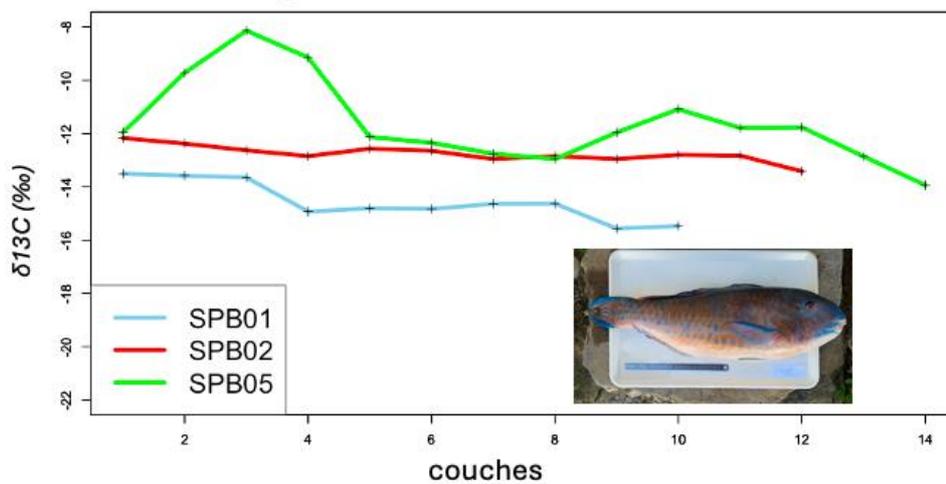
Enfin, les trois individus de *L. harak* montrent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui augmentent fortement jusqu'à la cinquième couche. Chaque trajectoire montre ensuite de grandes

variations dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, tant au niveau individuel qu'entre les différents individus (fig. 11C).

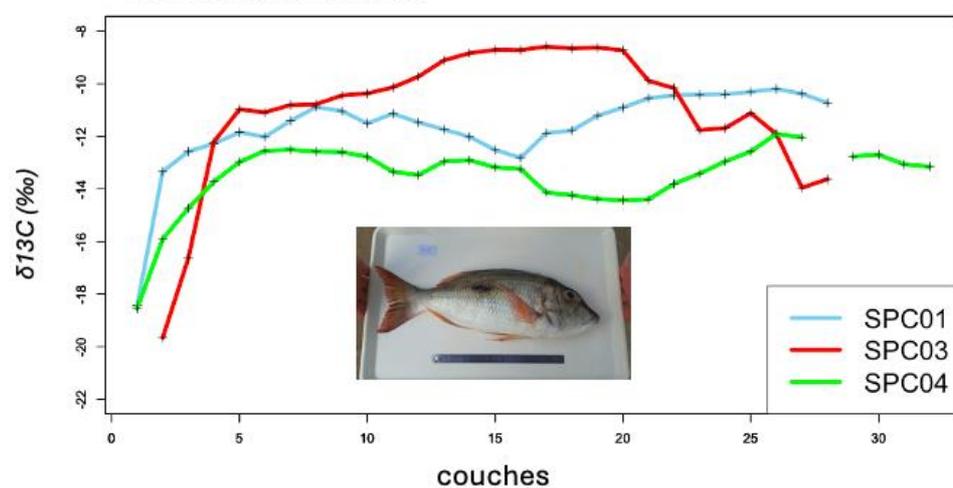
a. *Argyrosomus hololepidotus*



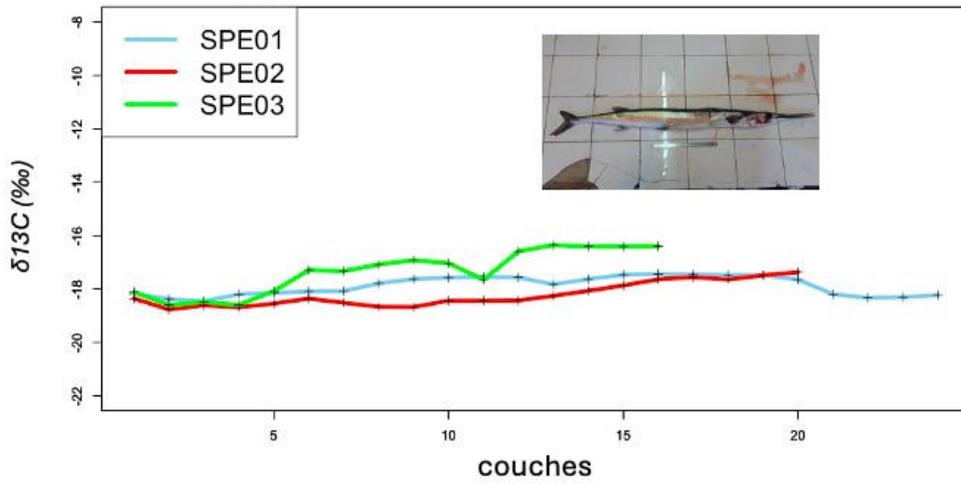
b. *Scarus ghobban*



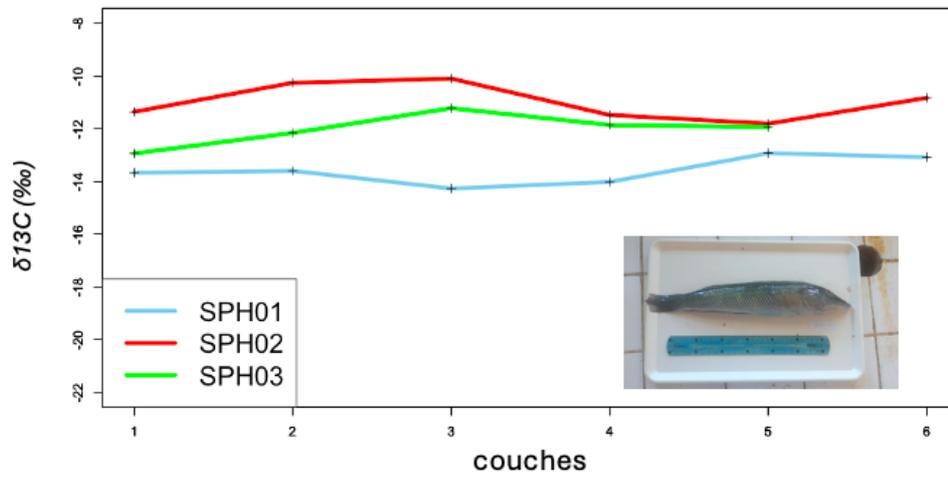
c. *Lethrinus harak*



d. *Strongylura incisa*



e. *Cheilio inermis*



f. *Parupeneus indicus*

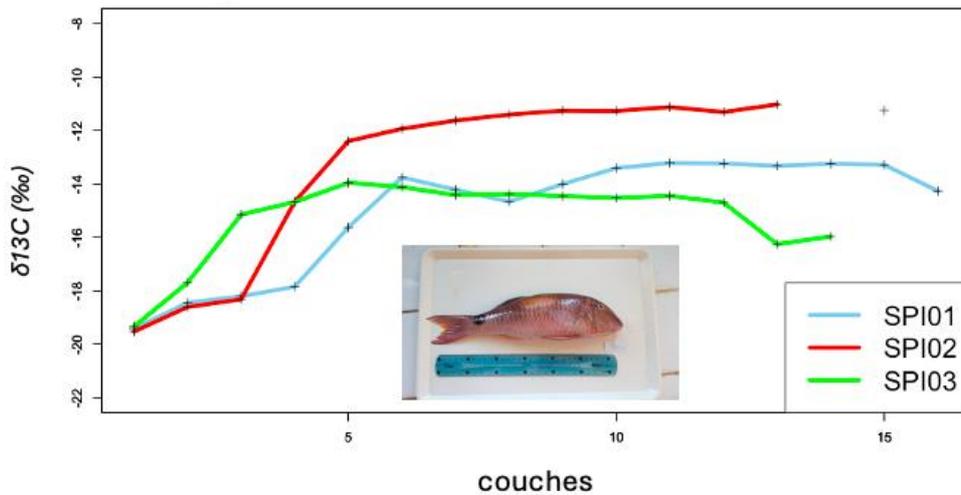
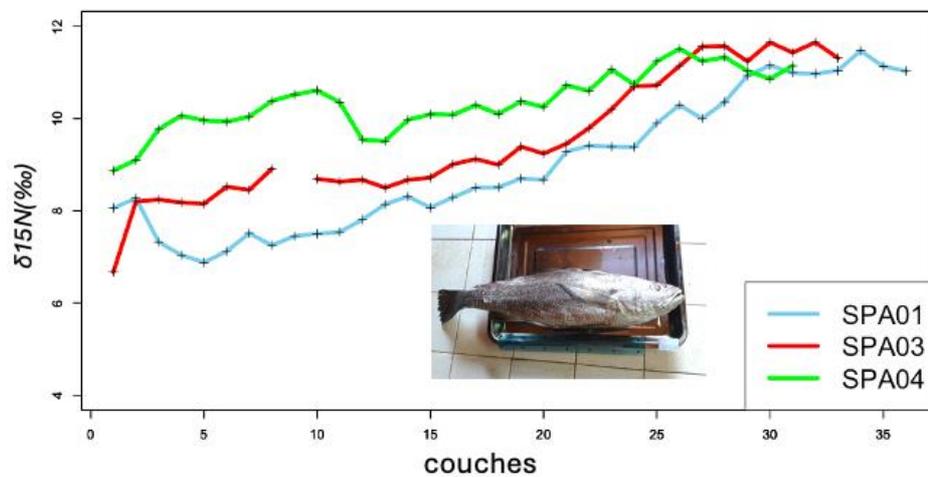


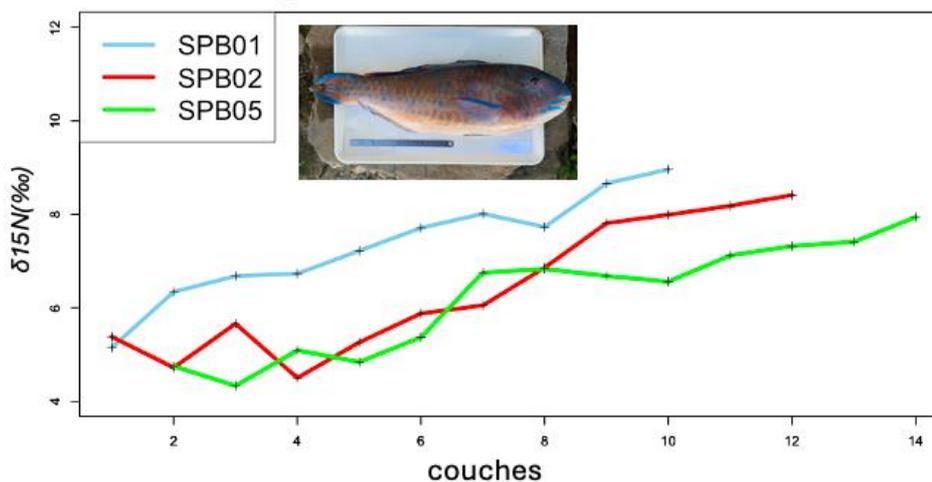
Figure 11 : Trajectoires isotopiques du carbone pour chaque espèce. Le premier individu de chaque espèce est représenté par la couleur bleue, le deuxième par la couleur rouge et le dernier par la couleur verte.

Toutes les espèces présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui augmentent au cours des couches à l'exception *L. harak* (Fug.12C) et de *S. incisa* (Fig.12D) pour lesquelles une diminution des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est visible sur les dernières couches. Il y a des différences entre individus pour chaque espèce. Les individus ne suivent pas tous les mêmes courbes bien que les tendances soient similaires. Il y a une forte variation entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour la première couche de *A. hololepidotus*, *S. incisa* et *C. inermis* tandis que les autres espèces présentent des valeurs relativement proches.

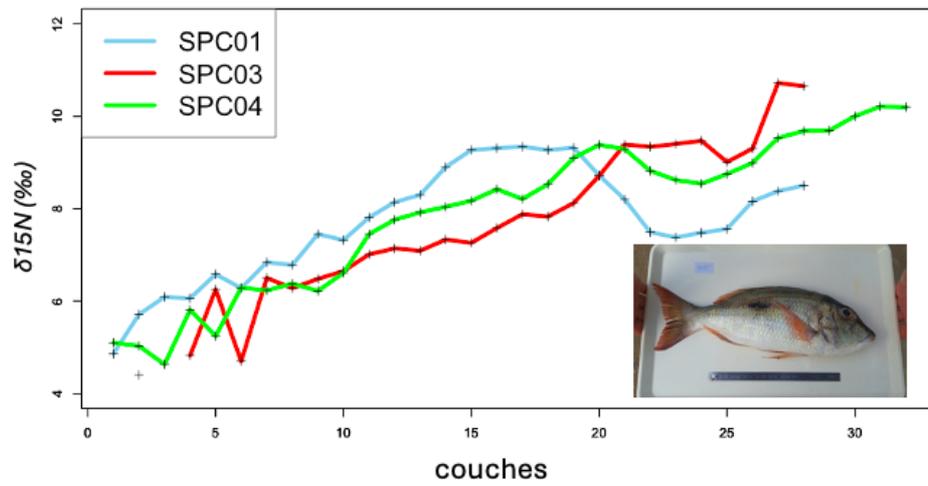
a. *Argyrosomus hololepidotus*



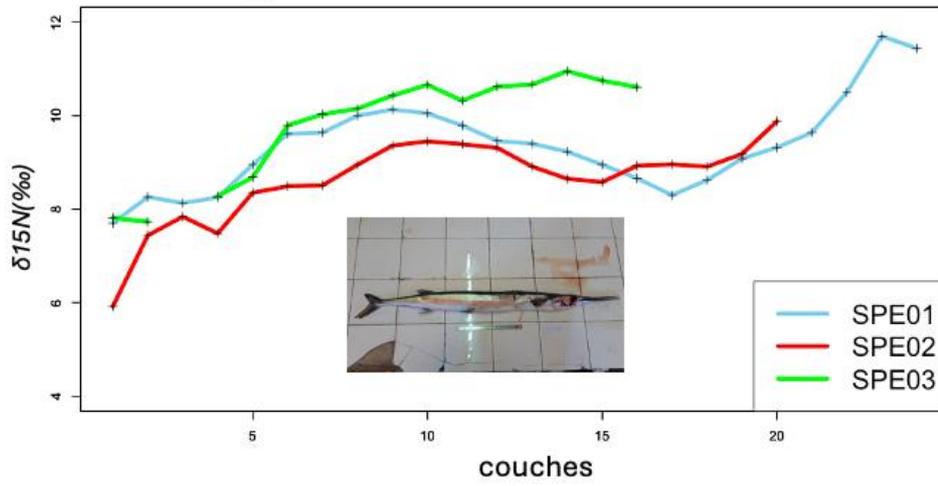
b. *Scarus ghobban*



c. *Lethrinus harak*



d. *Strongylura incisa*



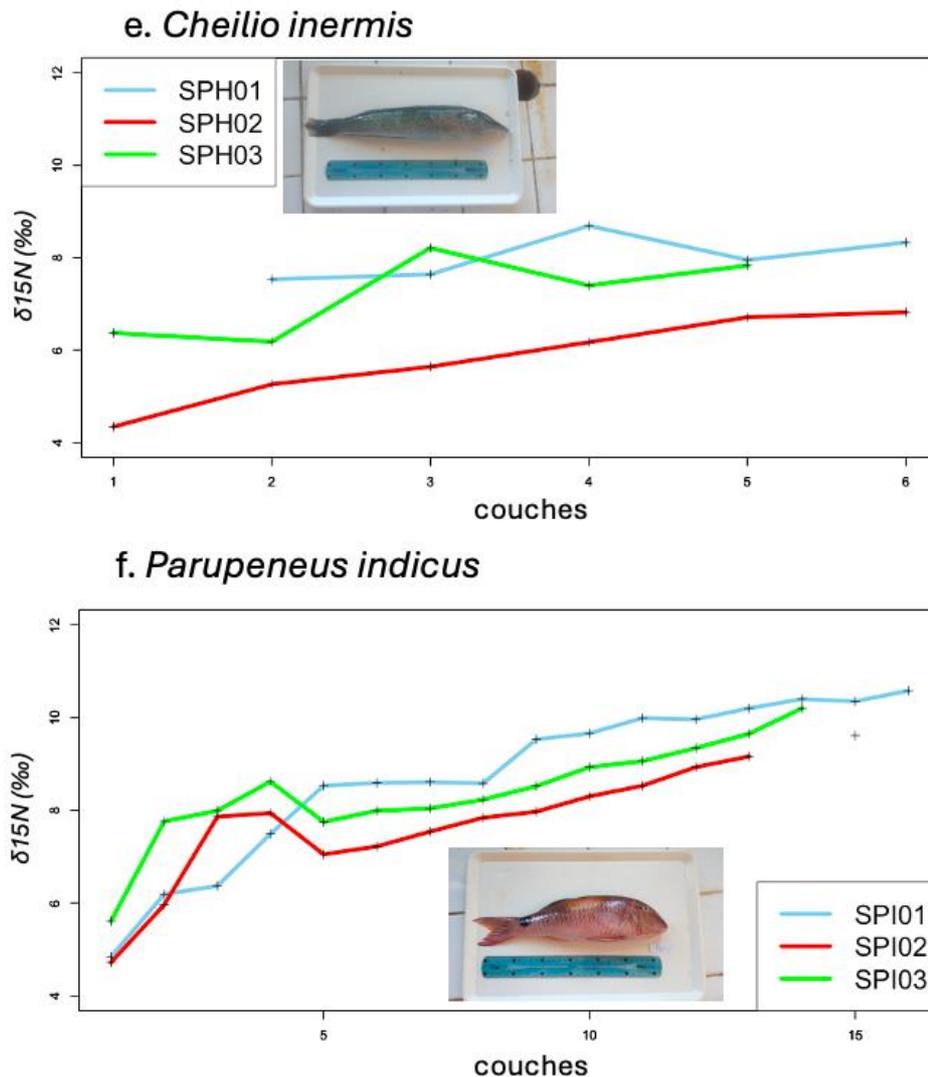


Figure 12 : Trajectoires isotopiques de l'azote pour chaque espèce. Le premier individu de chaque espèce est représenté par la couleur bleue, le deuxième par la couleur rouge et le dernier par la couleur verte.

3.5 Comparaison de la diversité isotopique du cristallin entre les différents individus de chaque espèce

Les surfaces de chaque ellipse incluant les observations de chaque couche de chaque individu ont été calculées (fig. 13 ; Tableau 4). L'aire peut être variable selon les espèces. L'espèce qui montre les aires les plus grandes et les plus variables est *L. harak* avec des valeurs de 5,4 à 12,5 ‰². Par contre, *S. incisa* et *C. inermis* montrent des aires plus petites, de l'ordre de l'unité, et moins variables entre individus (variations maximum de 0,1 ‰² pour *S. incisa* et de 1,1 ‰² pour *C. inermis*) (fig. 13D, E ; Tableau 4). *A. hololepidotus*, *S. ghobban* et *P. indicus* présentent deux individus avec des aires similaires tandis que le troisième à une aire plus grande (fig. 13A, B et F ; Tableau 4).

Les mesures de recouvrement entre ellipses permettent également d'évaluer la variabilité de la diversité isotopique entre individus. Un recouvrement égal à 0 indique que les deux individus ont des niches isotopiques différentes ce qui est le cas pour les individus de *C. inermis* (Annexe 2). De fort taux de recouvrements entre deux individus, comme c'est le cas pour deux individus de *L. harak*, peuvent être dus à une séparation des niches mais peut également être causée par une utilisation large des ressources. De faibles taux de recouvrement peuvent être induits par la différenciation d'un seul isotope comme c'est le cas pour *A. hololepidotus* et *S. incisa* où les ellipses ont des largeurs (valeurs de $\delta^{13}\text{C}$) qui se superposent mais présentent de plus larges variations dans leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$.

Les différentes ellipses présentent des taux de recouvrement très différents les unes avec les autres. C'est le cas pour *A. hololepidotus*, *S. incisa* et *P. indicus* (fig. 13A, B et F) où deux ellipses ont un recouvrement faible voir nul tandis que la troisième présente un grand recouvrement avec les deux autres créant ainsi un lien entre les trois ellipses.

Tableau 4 : SEA ($\% \text{ }^2$) des différentes ellipses de la figure 13.

Espèce	Individu	SEA
<i>A. hololepidotus</i>	1	3.1
<i>A. hololepidotus</i>	2	1.3
<i>A. hololepidotus</i>	3	1.2
<i>S. ghobban</i>	1	1.4
<i>S. ghobban</i>	2	1.1
<i>S. ghobban</i>	3	4.0
<i>L. harak</i>	1	5.4
<i>L. harak</i>	2	12.5
<i>L. harak</i>	3	6.2
<i>S. incisa</i>	1	1.1
<i>S. incisa</i>	2	1.2
<i>S. incisa</i>	3	1.1
<i>C. inermis</i>	1	0.9
<i>C. inermis</i>	2	2.0
<i>C. inermis</i>	3	1.0
<i>P. indicus</i>	1	4.0
<i>P. indicus</i>	2	8.5
<i>P. indicus</i>	3	4.7

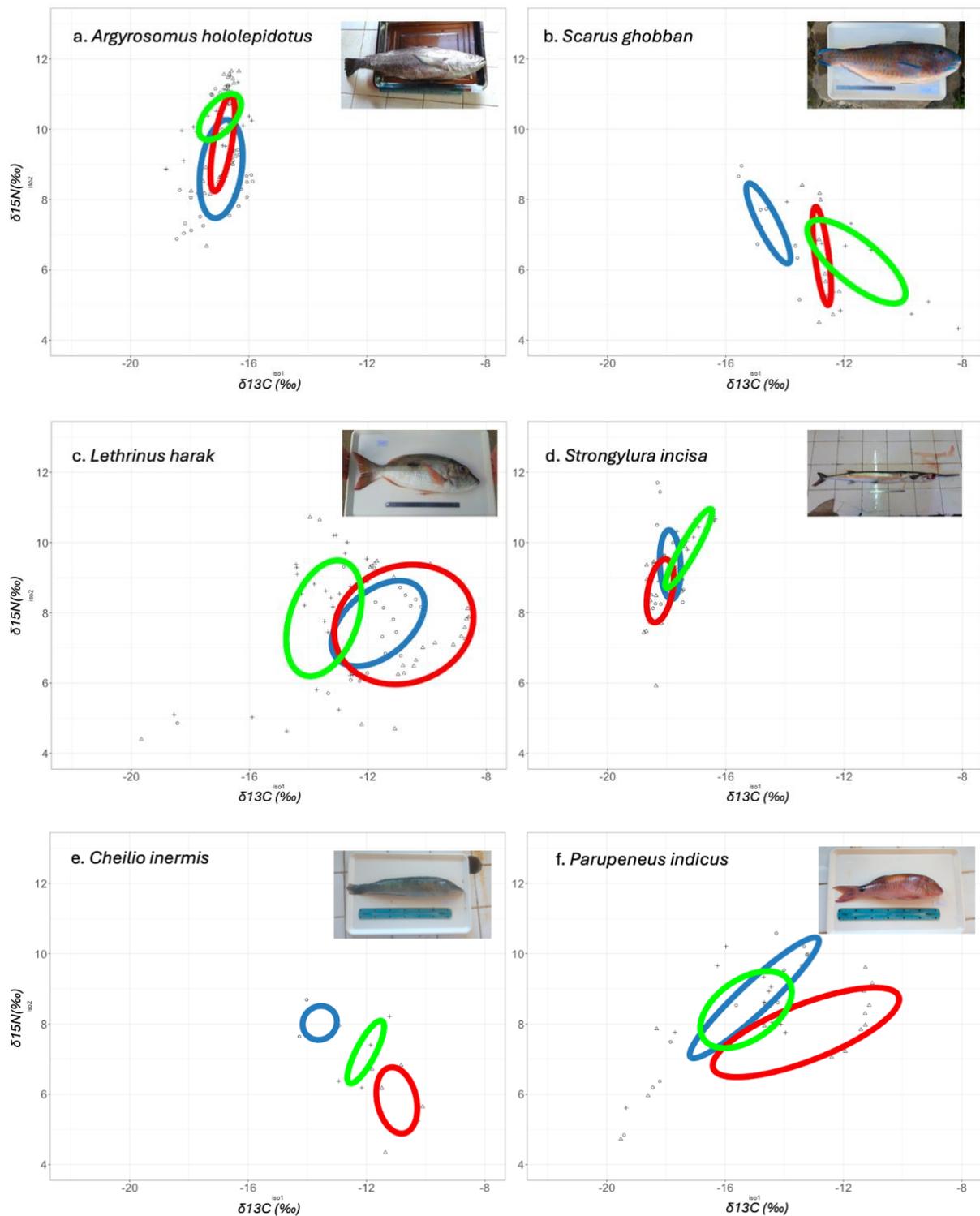


Figure 13 : ellipses des différents individus de chaque espèce. Les différentes couleurs et symboles sont associés aux individus. Le premier individu de chaque espèce est représenté par les ronds et la couleur bleue, le deuxième par les triangles et la couleur rouge et le dernier par les croix et la couleur verte. Les ellipses prennent 40% de la variabilité.

4 Discussion

4.1 Morphologie des cristallins

Les résultats montrent une corrélation entre le nombre de couches et le diamètre du cristallin (Fig. 7A). Bien qu'il y ait des différences entre les cristallins des différentes espèces de Téléostéens (Dahm et al., 2007), ce résultat suggère que la taille des cristallins augmente de façon régulière avec une accumulation des couches. Le rapport diamètre-nombre de couches du cristallin reste probablement constant chez la plupart des poissons téléostéens. Les faibles différences structurales observées entre les différentes espèces sont peut-être liées à l'habitat majoritairement utilisé par celles-ci. En effet, le cristallin est une structure essentielle à la vue et sa morphologie peut légèrement varier en fonction de la lumière ou de la turbidité du milieu que l'espèce fréquente (Kröger, 2013).

Lorsque toutes les espèces sont comparées ensembles, sans distinction entre les espèces, la longueur standard de chaque individu (LS, cm) montre une corrélation avec le diamètre de son cristallin (Fig. 7C) mais non pas avec le nombre de couches (Fig. 7B). Bien qu'il y ait une corrélation entre la LS et le diamètre du cristallin, celle-ci n'est pas très forte et peut être induite par le peu d'individu de chaque espèce. Les individus d'une même espèce sont visiblement regroupés entre eux (fig. 7B, C) et montrent des morphologies semblables. Les morphologies des cristallins sont donc également dues à l'écologie de chaque espèce. Par exemple, *A. hololepidotus*, qui présente les plus gros cristallins, est un prédateur qui vit dans des eaux profondes et turbides, nécessitant donc une bonne vision (Smale, 1984). Les différences morphologiques entre les espèces ont également un impact certain sur les relations entre le cristallin et les longueurs standards. L'espèce *S. incisa* présente les plus longues LS et de grands cristallins. Cette espèce est un chasseur de pleine eau et nécessite également une bonne vision (Astakhov, 2023).

Le cristallin est une structure connue pour évoluer en fonction de l'âge de l'individu (Dahm et al., 2007 ; Kröger, 2013). Il serait donc possible, pour les espèces échantillonnées, d'établir un lien entre le diamètre du cristallin et l'âge de chaque

individu comme ce fut déjà démontré par Al-mamry et al., 2012 pour une espèce de Siganidae. Il faudrait cependant établir le lien entre les diamètres et les âges séparément pour chaque espèce. Comme discuté précédemment, les différentes morphologies des espèces influent sur leurs longueurs standards ainsi que sur les diamètres de leurs cristallins. Les otolithes, structures internes de l'oreille qui évoluent tout au long de la vie des individus (Wallace et al., 2014), sont utilisées pour retracer l'âge des individus. Lier l'étude des otolithes et des cristallins permettrait de lier les isotopes de carbone, d'azote, l'âge et la longueur des individus étudiés.

4.2 Comparaison muscles-couches.

Les résultats de l'isotopie du carbone et de l'azote montrent une forte corrélation entre les muscles et les dernières couches (Fig. 8 ; Fig. 9). Les dernières couches, formées plus récemment, sont représentatives des derniers instants de la vie de l'individu (Kröger, 2012). Les muscles sont également représentatifs des derniers mois de la vie du poisson (Sweeting, 2005 ; wyatt et al., 2010). Il y a tout de même de grande incertitudes quant au temps de renouvellement du muscle qui est fort variable et dépend notamment de l'âge de l'individu (Sweeting, 2005). Les couches de cristallin se forment également selon des durées variables. Seize jours sont nécessaires pour que l'alimentation induise un changement isotopique dans le cristallin mais l'assimilation n'est complète qu'au bout de 54 jours (Granneman, 2018 ; Peebles & Hollander 2020). Les fortes corrélations indiquent donc que les temps d'assimilation de l'alimentation dans les muscles et dans le cristallin sont similaires comme il a été montré dans d'autres études (Bell-Tilcock, 2020).

Les corrélations entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ sont contradictoires. Le carbone présente une corrélation plus forte avec la dernière couche (Fig. 8) tandis que pour l'azote, la corrélation avec l'avant dernière couche est plus élevée (Fig. 9). Ce résultat peut être dû à différents fractionnements des deux isotopes selon le tissu (Schoeller 1999 ; Wyatt et al., 2010). Les deux tissus sont composés majoritairement de protéines mais, le cristallin est composé des cellules vidées et isolées du reste des tissus (Kröger, 2012). Le muscle est en revanche encore vascularisé et sensible aux changements isotopiques jusqu'à la mort de l'individu. Bien qu'il faille du temps pour que le tissu musculaire se renouvelle et

reflète l'alimentation, le changement est progressif et a donc pu induire cette différence (Peebles & Hollander, 2020). De plus, les échantillons de muscle n'ont subi aucun traitement pour éliminer les potentielles traces de graisses. Les lipides ont un rapport C/N élevé (Peebles & Hollander, 2020) ce qui a pu engendrer une différence dans l'analyse isotopique et induire de plus faibles valeurs isotopiques de carbone pour les muscles. La présence de graisse dans le muscle de *A. hololepidotus* pourrait donc expliquer le grand ΔC que l'espèce présente. Le $\delta^{13}C$ montre des valeurs d'enrichissement plus faibles pour l'alimentation. Cette différence peut également expliquer que les corrélations d'azote et de carbone soient différentes entre les deux couches et le muscle.

4.3 Comparaison entre les différentes espèces.

Les aires des enveloppes convexes (TA) reflètent l'ensemble de la variabilité isotopique de carbone et d'azote de chaque espèce. La variabilité des aires est donc dépendante des compositions isotopiques des deux éléments et est un bon outil pour comparer les différentes espèces entre elles (Layman et al., 2007). Les compositions isotopiques de carbone sont généralement associées au milieu dans lesquels vivent les individus, du fait des différences de fractionnement isotopiques par les producteurs primaires, bien qu'une petite partie vienne également de l'alimentation (Deniro & Epstein, 1978 ; Post, 2002). Les compositions isotopiques d'azote sont représentatives du niveau trophique des espèces. Pour une même variation trophique, il y a un enrichissement de 2,3‰ pour l'azote et un enrichissement de 0 à 1‰ pour le carbone (McCutchan et al., 2003).

Les aires et positions des enveloppes convexes dans l'espace isotopique (fig. 10) permettent de rassembler les espèces en trois groupes :

Le premiers groupe est composé de *A. hololepidotus* et *S. incisa*. Ces deux espèces présentent les plus petites TA. Cette faible aire d'enveloppe convexe indique que ces espèces ne subissent que peu de changement d'habitat et/ou de niveau trophique au cours de leurs développements (Layman et al., 2012).

Les deux espèces présentent les plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, entre -20‰ et -15‰. De plus, leurs variations de $\delta^{13}\text{C}$ (C_range) sont faibles, autour de 2,5‰ (Fig.10A, D). Les faibles variations dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ indiqueraient que ces individus n'effectuent pas de grands changements d'habitats et occupent les mêmes zones toute leur vie (Post., 2002 ; Bearshop et al, 2004).

Les deux espèces présentent pourtant des modes de vie sensiblement différents. *A. hololepidotus* est un prédateur qui peut vivre à de grandes profondeurs en dehors de la barrière récifale et qui peut également occuper des eaux saumâtres et des plumes fluviales (Froese & Pauly, 2000 ; Smale et al., 1984). Ces faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent être expliquées à la fois par un habitat externe au récif et influencé par la production primaire océanique (et non récifale) et/ou par un habitat situé dans les zones influencées par la décharge du fleuve Onilahy, qui se déverse dans la baie de Saint-Augustin. Les zones de décharge de rivière induisent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ faibles dues à la présence de matière organique terrestre (Letourneur et al., 2013). Il existe également un gradient lié à la profondeur, les zones profondes présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus basses que les eaux de surface (Radabauh et al., 2014). Les deux hypothèses ne sont pas exclusives. Nos informations indiquent qu'ils ont été pêchés dans des zones relativement profondes externes aux récifs et influencées par la plume du fleuve.

S. incisa est une espèce carnivore inféodée à la colonne d'eau du lagon du récif ; elle occupe aussi la colonne d'eau à l'extérieur du récif (Froese & Pauly, 2000 ; Astakhov, 2023). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ mesurés pour cette espèce reflètent ce mode de vie dépendant de la colonne d'eau. En effet, la production primaire pélagique d'origine externe au récif présente généralement des $\delta^{13}\text{C}$ plus négatifs que la production primaire liée au lagon (Gazdik et al., 2016). Une autre interprétation pourrait être l'influence de la production primaire des mangroves qui présentent aussi des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ généralement très négatives (Vaselet et al., 2015). Bien que cette hypothèse ne soit pas totalement exclue, la taille des mangroves dans la zone est relativement modeste et cette espèce n'est pas particulièrement pêchée dans ces zones mais plutôt en pente externe du récif.

Les deux espèces, *A. hololepidotus* et *S. incisa*, présentent également des valeurs et variations de $\delta^{15}\text{N}$ similaires (Fig. 10A et C). Les valeurs sont situées entre 6‰ et 12‰ pour les deux espèces (Tableau 3). Le fractionnement entre une proie et son prédateur est d'approximativement 2,3‰ (de la Morinière et al., 2003 ; Post, 2003 ; Blanco-Parra et al. 2010) mais varie entre 3‰ et 5‰ (Nagelkerken & van der Velde, 2004). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont relativement hautes et indiquent que les deux espèces occupent une position trophique relativement élevée.

Le deuxième groupe comprend *C. inermis* et *S. ghobban*, les deux espèces présentent des aires d'enveloppes convexes de tailles différentes. Celle de *C. inermis* est petite (fig. 10, Tableau 3) et suggère donc peu de changements d'habitats durant la vie de l'individu (Layman et al., 2012). La TA de *S. ghobban* est plus large (15‰² ; fig. 10 ; Tableau 3) et indique une utilisation plus large des ressources. Cette utilisation plus large peut être due à un changement d'habitats ou d'alimentation durant le développement mais peut aussi être causée par une utilisation large des ressources à un stade de vie spécifique.

Les deux espèces présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre -14,3‰ et -10,1‰ pour *C. inermis* (Fig.10E) et entre -15,6‰ et -8,1‰ pour *S. ghobban* (Fig.10B). Ces valeurs correspondent à un environnement côtier (Radabaught et al., 2014) dominé par la production primaire récifale (benthique et planctonique) (Lepoint et al., 2016 ; Frédérick et al. 2017). La lumière joue un rôle dans la séquestration du carbone par les producteurs primaires et induit un enrichissement d'environ 5‰ des algues benthiques par rapport au phytoplancton, ce qui impacte les valeurs du milieu (Radabaught et al., 2014). De plus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des herbiers à angiospermes marines sont généralement moins négatives que la production primaire d'origine océanique. Les macrophytes du lagon de Toliara présentent des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ de -9‰ (Lepoint et al. 2008). On peut donc conclure que ces espèces sont nettement plus dépendantes de la production primaire récifale et, en particulier de la production benthique. *C. inermis* est une espèce connue pour fréquenter régulièrement les herbiers (Nagelkerken van der Velde, 2004 ; Vaselet et al., 2015). *S. ghobban* est probablement moins lié à un habitat en particulier. D'ailleurs, les deux espèces montrent une variabilité de $\delta^{13}\text{C}$ différente (i.e. C_range) ;

celle de *C. inermis* est de 4,2‰ ce qui relativement faible et suggérerait une faible variabilité d'habitats ou de sources de nourriture (Layman et al. 2007). A l'inverse, *S. ghobban* a un C_range de 7,4‰ ce qui suggérerait que l'espèce occupe une plus large variété d'habitats sur le récif ou dans le lagon (Gajzdik et al., 2016).

Les deux espèces présentent également les mêmes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, allant de 4 à 9‰ avec un N_range de 4,5‰ (Fig. 10B et E ; Tableau 3). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ relativement faibles indiquent que ces deux espèces se placent probablement à un niveau trophique moins élevé que les espèces précédentes (de la Morinière et al., 2003 ; Post, 2003, Blanco-Parra et al. 2010).

Enfin, le derniers groupe est composé de *L. harak* et *P.indicus*. Les aires de ces deux espèces sont grandes, de respectivement 27,1‰² et 41,6‰² (fig. 10C, F ; Tableau 3). Une grande aire peut être induite par des changements conséquents dans le type d'habitats et d'alimentation au cours de l'ontogénie des espèces et/ou une utilisation large de toutes des ressources et habitats à un moment de la vie du poisson (Post., 2002).

Les variations isotopiques de carbone s'étendent de -20‰ à -9‰ pour les deux espèces indiquant une utilisation de plusieurs habitats. *L. harak* est connu pour effectuer de nombreux déplacements au sein du récif (y compris en pente externe) sans privilégier de zones (Trianni, 2015). Les valeurs de carbone reflètent bien cette tendance. Les faibles valeurs peuvent être associées au platier et/ou aux herbiers tandis que les hautes valeurs correspondraient plus à la mangrove, aux patches de macroalgues ou à la pente externe (Vaselet et al., 2015 ; Gajzdik et al., 2016). Pour *P. indicus*, les variations de carbone peuvent correspondre au lagon ou zones sableuses dans lesquelles il évolue (Mittelheiser et al. 2022). Les valeurs les plus négatives étant associées aux mangroves ou aux zones sableuses au-delà de la pente externe tandis que valeur de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées correspondent aux bancs de sable se trouvant sur le récif et le lagon (Gajzdik et al., 2016).

Les deux espèces, *L. harak* et *P. indicus*, présentent également les mêmes variations de $\delta^{15}\text{N}$ allant de 4‰ à 11‰ pour les deux espèces. Les fortes variations

indiquent que ces deux espèces présentent de forts changements dans leurs habitudes alimentaires au cours du temps (Layman et al., 2012). Le changement est probablement dû à la croissance des individus qui augmenterait de niveau trophique au cours de leurs développements (McCutchan et al., 2003).

Les TA sont représentatives de l'espèce dans sa globalité et indiquent donc la variabilité de tous les individus d'une même espèce. En effet, la variabilité entre individus a un impact sur l'aire totale. Si l'un des individus présente des valeurs extrêmes, celles-ci impactent toute l'aire de l'enveloppe convexe en l'étendant d'un côté ou de l'autre (Layman et al., 2007). Il faut donc s'intéresser plus en détails à la variation entre individus. De plus, les enveloppes convexes cumulent toutes les couches et sont représentatives de toute la vie des individus. Une grande aire totale (TA) peut donc être expliquée soit par une niche trophique large de l'espèce à un de ces stades de vie, soit par un changement ontogénique. Le changement ontogénique peut être dû à un changement d'alimentation, ou de l'habitat qu'il occupe (Post, 2002).

4.4 Comparaison entre les individus par espèce.

Afin de comparer les individus entre eux, nous avons établi les trajectoires isotopiques du carbone (Fig.11) et de l'azote (Fig.12) de chaque individu. Nous avons utilisé l'approche par ellipse (moins sensible aux valeurs extrêmes, Fig.13) et calculé la surface de ces ellipses (SEA, Tableau 4). Bien que certaines espèces présentent des trajectoires isotopiques de carbone ou d'azote semblables, aucune espèce ne présente les mêmes variations pour les deux isotopes. Nous allons donc discuter des trajectoires espèce par espèce.

Les ellipses de *A. hololepidotus* ont des SEA de 1.21‰², 1.33‰² et 3.1‰² (Fig. 13 ; Tableau 4). Le recouvrement des ellipses est assez faible et est principalement causé par les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont très similaires pour les trois individus. Ceci est confirmé par les trajectoires isotopiques des individus qui sont sensiblement semblables tout au long de leur vie et ne montrent qu'une faible augmentation en début de vie suivi d'une stabilisation (Fig.11A). La composition isotopique de l'azote montre une plus grande disparité pour les trois individus mais semble se stabiliser en fin de vie

(Fig.12A). Comme le suggérait l'étude des enveloppes convexes, l'espèce ne change pas ou peu d'habitat lors de son développement. Cependant, il est possible que *A. hololepidotus* utilise différents habitats dont des zones moins profondes et des estuaires au début de leur vie ce qui expliquerait les plus faibles valeurs des premières couches (Smale, 1984). Les niveaux trophiques augmentent au cours de leur vie ce qui est certainement dû à la croissance des individus. Les individus de plus grandes tailles mangent des proies de plus grandes tailles occupant elle-même des positions trophiques plus élevées (Frédérich et al., 2010). Les différences de $\delta^{15}\text{N}$ dans les premières couches peuvent être expliquées par plusieurs facteurs. Premièrement, l'accès à la nourriture induit une différence dans le fractionnement. Lorsque cet accès est réduit, toute la matière ingérée sera utilisée dans la croissance et donc la valeur isotopique en sera impactée (Bearshop et al. 2004 ; Sweeting et al., 2005). Une autre hypothèse est simplement la variabilité entre chaque individu. Les différents individus peuvent se nourrir de proies qui sont différentes et donc présentent des valeurs isotopiques différentes qui se refléteront dans leurs couches. (Bearshop et al. 2004).

Les trois individus de *S. incisa* ont des SEA très similaires (Tableau 4) et un recouvrement d'ellipse de 6% à 21%. A l'instar de *H. hololepidotus*, la variabilité isotopique du carbone entre les trois individus est plus faible que celle de l'azote (Fig.13D). Les basses valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des trois individus peuvent être associées à un environnement pélagique (Frédérich et al., 2010 ; Lepoint et al., 2016 ; Gajzdik et al. 2016), en accord avec l'écologie de cette espèce qui chasse des poissons pélagiques sur la bordure du récif (Astakhov, 2023). Les trajectoires du carbone de deux individus sont similaires tandis que le troisième présente des valeurs légèrement supérieures (Fig.11D). L'individu qui présente les plus hautes valeurs $\delta^{13}\text{C}$ est le plus petit des trois (annexe 1). *S. incisa* est une espèce qui se déplace et chasse en bancs, il est possible que cette différence soit induite par l'appartenance à des bancs distincts qui se seraient développés dans des environnements différents, plus proches des côtes où les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ sont plus élevées (Gajzdik et al. 2016). Ce résultat montre donc une variabilité dans les zones de répartition de l'espèce qui occuperait, selon les groupes, des zones légèrement différentes. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus éparpillées, elles sont néanmoins élevées et indiquent une haute position trophique (piscivore : Astakhov, 2023) ou liées à

la production planctonique pélagique. Les trajectoires indiquent une augmentation générale du $\delta^{15}\text{N}$ pour tous les individus au cours du temps (Fig.12D). Paradoxalement, l'individu qui présentait la plus petite taille présente également les plus fortes valeurs $\delta^{15}\text{N}$, ce qui induit qu'il a un plus haut niveau trophique. Cependant, l'habitat influence également le $\delta^{15}\text{N}$: il a été montré que les zones côtières, influencées par l'homme présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées (Lepoint et al., 2008). Ceci peut donc expliquer à la fois les compositions isotopiques de carbone et d'azote de cet individu. Malgré la tendance générale d'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$, deux individus montrent des valeurs en baisse entre les couches 10 et 17. Les trajectoires isotopiques de carbone ne montrent pas de changements similaires et indiquent donc que cette baisse est induite uniquement par un changement dans l'alimentation.

Bien que les SEA soient similaires, *C. inermis* est la seule espèce ne présentant aucun recouvrement pour les trois individus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont sensiblement différentes pour les trois individus (Fig.13E) ce qui indique de fortes différences d'occupation de l'espace et d'alimentation entre ceux-ci (Frédérich et al., 2017). Cette espèce est sédentaire et occupe des zones constituées de coraux ainsi que les herbiers (Shibuno et al., 2008 ; Mayekiso et al., 2020). Les trois individus occupaient donc des territoires différents. Malgré des compositions isotopiques différentes, l'évolution des trois individus au cours des couches est semblable pour les deux isotopes (Fig. 11E et 12E). Le $\delta^{13}\text{C}$ varie légèrement pour chaque individu confirmant la sédentarité des individus. Les valeurs isotopiques sont congruentes avec les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ des herbiers et du platier sur lesquelles ils évoluent (Nagelkerken & van der Velde 2004 ; Gajzdik et al., 2016). Le $\delta^{15}\text{N}$ augmente légèrement pour les trois individus indiquant une élévation du niveau trophique durant leur vie (Layman et al., 2012). Les différences de niveaux entre chaque individu sont probablement dues aux différents milieux et donc sources de nourriture auxquelles ils ont accès.

L'un des individus de *S. ghobban* présente une SEA plus grande que les deux autres et les aires de recouvrement entre les individus sont faibles (Fig.13B ; Tableau 4). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ sont sensiblement différentes indiquant une forte variabilité dans

l'habitats entre les individus. L'individu ayant une grande SEA présente une trajectoire différente des deux autres (Fig.11B), signifiant qu'il a changé d'habitats à plusieurs reprises. Il semble qu'il ait occupé le même environnement qu'un autre pendant un temps au moins car leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont sensiblement identiques pendant quelques couches. L'espèce est connue pour effectuer un changement drastique d'habitat au cours de son développement, depuis les herbiers à phanérogames marines à un environnement dominé par des coraux (Mellin et al., 2006). Le changement n'apparaît clairement que dans les valeurs isotopiques d'un seul individu où les faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont associées à l'herbier tandis que les valeurs autour de 14‰ seraient donc associées à une couverture corallienne (Frédérich et al., 2012). Il est cependant à noter que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ baissent au cours de la vie des deux autres individus, confirmant un changement d'habitats. Les trajectoires isotopiques d'azote présentent des évolutions vers des valeurs plus grandes pour les trois individus mais indiquent de grosses différences entre individus (Fig.12B). L'évolution des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est probablement due à son mode d'alimentation qui consiste à gratter les algues sur les rochers et coraux, se déplaçant vers les zones dominées par les coraux à l'âge adulte (Froese & Pauly, 2000), il est probable qu'il ingère des petits invertébrés associés aux coraux, expliquant l'augmentation de $\delta^{15}\text{N}$.

Les trois individus de *P. indicus* ont des SEA fort différentes malgré des allures de trajectoires isotopiques de carbone et d'azote similaires (Tableau 4). Deux des trois individus ne présentent pas de recouvrement de leurs ellipses tandis que la troisième a un fort recouvrement avec chacun des autres individus (Fig.13F). Il y a donc une grande plasticité dans leurs développements. Les trajectoires du carbone indiquent que les trois individus étaient présents dans le même habitat au début de leur vie et ont ensuite divergé vers des habitats différents (Fig.11F). Les basses valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent être dues une période pélagique au stade larvaire, les individus s'installeraient ensuite dans le lagon (Mittelheiser et al., 2022). Cependant, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ correspondent au lagon pour seulement un des individus tandis que les deux autres présentent des valeurs plus basses qui peuvent être associées au platier récifal (Frédérich et al., 2012) ou à la mangrove (Vaselet et al., 2015). Les courbes de $\delta^{15}\text{N}$ sont similaires et augmentent avec

le temps (Fig.12F). La stabilisation des courbes se situe aux mêmes couches pour le carbone et l'azote, suggérant que le changement d'habitats coïncide avec la stabilisation de l'alimentation. Cette stabilisation est suivie d'une augmentation progressive du niveau trophique qui doit être simplement liée à la croissance des individus. Les valeurs correspondent à l'alimentation des Mullidae qui se nourrissent d'invertébrés benthiques enfuis dans le sédiment (Mittelheiser et al., 2021). *P. indicus* montre un net changement dans son ontogénie qui est visible dans l'évolution isotopique.

Enfin, les individus de *L. harak* montrent une SEA très différente dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont fort variables tandis que leurs gammes de $\delta^{15}\text{N}$ sont similaires indiquant des habitats différents (Fig.13C). Les trajectoires isotopiques du carbone montrent, à l'instar de *P. indicus*, une importante augmentation dans les premières couches, probablement due à un stade larvaire pélagique (Fig.11C) (Nakamura et al., 2009). L'évolution des individus est très différente et confirme la grande variation d'habitats. Il semblerait que *L. harak* effectue de nombreux mouvements à travers les différents habitats à l'âge adulte et que la variabilité entre chaque individu est très grande (Nakamura et al. 2009). Les trois individus ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ similaires pour leurs premières couches mais suivent des courbes différentes ensuite (Fig.12C) indiquant une grande variabilité entre individus dans leurs alimentations et une alimentation changeante au cours du temps pour un même individu. Il y a néanmoins une forte augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour les 3 individus qui, à l'âge adulte, présentent une alimentation composée d'invertébrés benthiques et de petits poissons (Trianni, 2015). *L. harak* est une espèce dont l'ontogénie est complexe et indique une croissance dans différents habitats ainsi qu'une évolution de son alimentation au cours de sa vie. C'est une espèce très généraliste avec une grande variabilité entre individus.

5 Conclusion et Perspectives

Les données morphologiques des cristallins ont permis de conclure que le cristallin est bien représentatif de l'évolution de la vie des différentes espèces étudiées. Le diamètre et nombre de couches varient entre chaque espèce. L'étude de chaque espèce séparément devrait permettre d'établir des corrélations entre la morphologie du cristallin et la morphologie de l'espèce.

L'étude de l'isotopie de toutes les couches confondues d'une espèce permet de révéler des différences écologiques entre les espèces. Il est cependant difficile d'expliquer les causes de la variabilité au sein d'une espèce lorsque les couches sont confondues. Cette variabilité peut être due à une large utilisation des ressources lors d'une période spécifique de la vie de l'individu ou à des changements ontogéniques induisant des changements d'habitats ou de régime alimentaire. L'analyse de la successivité temporelle des couches du cristallin permet de palier à ces incertitudes en illustrant les variations temporelles de chaque individu. Il a été mis en évidence grâce aux isotopes stables que certaines espèces effectuent des migrations claires d'habitats durant leurs ontogénies (*P. indicus* et *L. harak*) tandis que d'autres occupent le même habitat tout au long de leur vie (*A. hololepidotus*). La variabilité entre individus a également pu être mise en évidence. Bien que cette variabilité soit propre à chaque espèce, les individus montrent des différences dans les habitats et/ou leur alimentation.

Il est nécessaire d'avoir une bonne connaissance du milieu d'étude et des variations isotopiques qui le composent. Bien que les isotopes ne montrent pas les habitats ni les comportements alimentaires exacts, une meilleure connaissance isotopique des milieux et lignes de bases du Grand récif de Toliara devraient aider à reconstituer avec une meilleure précision les déplacements ontogéniques des espèces étudiées. Cependant, l'étude de l'ontogénie via les isotopes stables restent un bon outil pour contribuer à la gestion d'aires protégées qui incluraient tous les habitats nécessaires au développement des espèces. De plus, une meilleure connaissance du développement du cristallin, notamment la relation âge – couche, permettrait d'attribuer

avec plus de précision les variations d'habitats observées aux différents stades de développement des différentes espèces.

Bibliographie

- Al-Mamry, J., Jawad, L., Al-Busaidi, J., Al-Mamari, A., & Al-Mamry, S. (2012). The use of eye lens diameter and weight in age determination in *Siganus canaliculatus* (Park, 1797)(Perciformes, Siganidae) collected from the Arabian Sea coasts of Oman. *Natura Montenegrina*, 11(1), 73-78.
- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia*, 141(1), 105-113. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1617-0>
- Andréfouët, S., Guillaume, M. M. M., Delval, A., Rasoamanendrika, F. M. A., Blanchot, J., & Bruggemann, J. H. (2013). Fifty years of changes in reef flat habitats of the Grand Récif of Toliara (SW Madagascar) and the impact of gleaning. *Coral Reefs*, 32(3), 757-768. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1026-0>
- Astakhov, D. A. (2023). Hunting of the Reef Needlefish *Strongylura incisa* (Belonidae) for Small Schooling Pelagic Fishes on Shallow Lagoonal Reefs of Innafushi Mini-Atoll (Indian Ocean, Maldives, Ari Atoll). *Journal of Ichthyology*, 63(4), 843-847. <https://doi.org/10.1134/S003294522304001X>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Bell-Tilcock, M., Jeffres, C. A., Rypel, A. L., Sommer, T. R., Katz, J. V. E., Whitman, G., & Johnson, R. C. (2021). Advancing diet reconstruction in fish eye lenses. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(3), 449-457. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13543>
- Blanco-Parra, M.-P., Galván-Magaña, F., Márquez-Farías, J. F., & Niño-Torres, C. A. (2012). Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 65-77. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9862-7>
- Brenier, A. (2009). Pertinence des approches participatives pour le suivi écosystémique des pêcheries récifales. *PROJET*, 2(1), 2.
- Brenier, A., Ferraris, J., & Mahafina, J. (2011). Participatory assessment of the Toliara Bay reef fishery, southwest Madagascar. *Madagascar Conservation & Development*, 6(2), 60-67. <https://doi.org/10.4314/mcd.v6i2.4>
- Bruggemann, J. H., Rodier, M., Guillaume, M. M. M., Andréfouët, S., Arfi, R., Cinner, J. E., Pichon, M., Ramahatratra, F., Rasoamanendrika, F., Zinke, J., & 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), art47. <https://doi.org/10.5751/ES-05300-170447>

- Clausade, M., Gravier, N., Picard, J., Pichon, M., Roman, M. L., Thomassin, B., Vasseur, P., Vivien, M., & Weydert, P. (1971). Coral reef morphology in the vicinity of Tuléar (Madagascar) : Contribution to a coral reef terminology. *Téthys Supplément*, 2, 1-74.
- Cummings, D. O., Buhl, C., Lee, R. W., Simpson, S. J., & Holmes, S. P. (2012). Estimating niche width using stable isotopes in the face of habitat variability : a modelling case study in the marine environment. *PLoS ONE*, 7(8), e40539. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040539>
- Dahm, R., Schonhaler, H. B., Soehn, A. S., Van Marle, J., & Vrensen, G. F. J. M. (2007). Development and adult morphology of the eye lens in the zebrafish. *Experimental Eye Research*, 85(1), 74-89. <https://doi.org/10.1016/j.exer.2007.02.015>
- De La Morinière, E. C., Pollux, B., Nagelkerken, I., Hemminga, M., Huiskes, A., & 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. <https://doi.org/10.3354/meps246279>
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- de Ville d'Avray, L. T. (2018). Identification et évaluation des services écosystémiques rendus par les habitats coralligènes [PhD Thesis, Aix-Marseille]. <https://theses.fr/2018AIXM0186>
- Frédérich, B., Lehanse, O., Vandewalle, P., & Lepoint, G. (2010). Trophic niche width, shift, and specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*, 2010(2), 218-226. <https://doi.org/10.1643/CE-09-031>
- Frederich, B., Michel, L., Zaeytydt, E., Lingfofo Bolaya, R., Lavitra, T., Parmentier, E., & Lepoint, G. (2017). Comparative Feeding Ecology of Cardinalfishes (Apogonidae) at Toliara Reef, Madagascar. *Zoological Studies*, (56). <https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-10>
- Gajdzik, L., Parmentier, E., Sturaro, N., & Frédéricich, B. (2016). Trophic specializations of damselfishes are tightly associated with reef habitats and social behaviours. *Marine Biology*, 163(12), 249. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3020-x>
- Granneman, J. E. (2018). Evaluation of trace-metal and isotopic records as techniques for tracking lifetime movement patterns in fishes. University of South Florida.
- Grol, M. G. G., Nagelkerken, I., Rypel, A. L., & Layman, C. A. (2011). Simple ecological trade-offs give rise to emergent cross-ecosystem distributions of a coral reef fish. *Oecologia*, 165(1), 79-88. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1833-8>
- Harada, Y., Ito, S., Ogawa, N. O., Yoshikawa, C., Ishikawa, N. F., Yoneda, M., & Ohkouchi, N. (2022). Compound-specific nitrogen isotope analysis of amino acids in eye lenses as a new tool to reconstruct the geographic and trophic histories of fish. *Frontiers in Marine Science*, 8, 796532. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.796532>

- Harmelin-Vivien, M.L. (1981). Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar). *Oceanologica Acta*, 4(3), 365-374.
- Harmelin-Vivien, M. L. (2002). Energetics and fish diversity on coral reefs. In *Coral Reef Fishes* (p. 265-274). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012615185-5/50016-5>
- Harris, A., Manahira, G., Sheppard, A., Gough, C., & Sheppard, C. (s. d.). (2010) Demise of Madagascar once great barrier reef – change in coral reef condition over 40 years. *Atoll research bulletin*, no.574. (18p)
- Heemstra, P. C., Heemstra, E., Elbert, D. A., Holleman, W., Randall, J. E. (2022). Coastal fishes of the western Indian Ocean. *South African institute for Aquatic Biodiversity*, vol1-5.
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes : A review. *Oecologia*, 120(3), 314-326. <https://doi.org/10.1007/s004420050865>
- Hoffman, D. W., & Rasmussen, C. (2022). Absolute Carbon Stable Isotope Ratio in the Vienna Pee Dee Belemnite Isotope Reference Determined by ¹ H NMR Spectroscopy. *Analytical Chemistry*, 94(13), 5240-5247. <https://doi.org/10.1021/acs.analchem.1c04565>
- 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: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jaonalison, H., Mahafina, J., & Ponton, D. (2016). Fish post-larvae assemblages at two contrasted coral reef habitats in southwest Madagascar. *Regional Studies in Marine Science*, 6, 62-74. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.03.002>
- Johannes, R. E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes*, 3(1), 65-84. <https://doi.org/10.1007/BF00006309>
- Kimirei, I. A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., Van Hoytema, N., Hoeijmakers, D., Huijbers, C. M., Mgaya, Y. D., & Rypel, A. L. (2013). What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems*, 16(5), 783-796. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9645-4>
- Kröger, R. H. H. (2013). Optical plasticity in fish lenses. *Progress in Retinal and Eye Research*, 34, 78-88. <https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2012.12.001>
- Laroche, J., & Ramanarivo, N. (s. d.). (1995) A preliminary survey of the artisanal fishery on coral reefs of the Tulear Region (southwest Madagascar). *Coral Reefs*, 14, 193-200.

- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M., & Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure : An overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3), 545-562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- 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. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Lecchini, D., Carassou, L., Frédérick, B., Nakamura, Y., Mills, S. C., & Galzin, R. (2012). Effects of alternate reef states on coral reef fish habitat associations. *Environmental Biology of Fishes*, 94(2), 421-429. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9958-0>
- Lepoint, G., Frédérick, 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, Mozambique Channel). *SCI. MAR*.
- Lepoint, G., Michel, L. N., Parmentier, E., & Frédérick, B. (2020). 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). <https://doi.org/10.26496/bjz.2016.36>
- Letourneur, Y., Lison De Loma, T., Richard, P., Harmelin-Vivien, M. L., Cresson, P., Banaru, D., Fontaine, M.-F., Gref, T., & Planes, S. (2013). Identifying carbon sources and trophic position of coral reef fishes using diet and stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses in two contrasted bays in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*, 32(4), 1091-1102. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1073-6>
- Lieske, E., & Myers, R. F. (2005). Guide des poissons des récifs coralliens: plus de 2000 espèces décrites et illustrées. *Delachaux et Niestlé*.
- Lima, A. L. R., Eggertsen, L. M., Teixeira, J. L. S., Schiavetti, A., Félix-Hackradt, F. C., & Hackradt, C. W. (2023). The influence of marine protected areas on the patterns and processes in the life cycle of reef fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 33(4), 893-913. <https://doi.org/10.1007/s11160-023-09761-y>
- Maamaatuaiahutapu, M., Remoissenet, G., Galzin, R., & Coral Reef Initiatives for the Pacific (Nouméa, N. C.) (2006). Guide d'identification des larves de poissons récifaux de Polynésie française. *Téthys*, (108p)
- Mahafina, J. (s. d.). (2011) Perception et comportement des pêcheurs pour une gestion durable de la biodiversité et de la pêche récifale : Application au niveau des réserves marines temporaires du Sud Ouest de Madagascar. Université de la réunion et Université de Toliara

- Mayekiso, S., Gouws, G., Mwale, M., & Gon, O. (2020). Evidence of genetic differentiation in cigar wrasse *Cheilio inermis* (Labridae) within the western Indian Ocean. *Genome*, 63(10), 493-502. <https://doi.org/10.1139/gen-2019-0185>
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- McMahon, K. W., Berumen, M. L., & Thorrold, S. R. (2012). Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(38), 15372-15376. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206378109>
- Mellin, C., Kulbicki, M., & Ponton, D. (2006). Seasonal and ontogenetic patterns of habitat use in coral reef fish juveniles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75(4), 481-491. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.026>
- Microsoft Corporation. (2018). Microsoft Excel. Retrieved from <https://office.microsoft.com/excel>
- Mittelheiser, L., Lepoint, G., Gillet, A., & Frédérick, B. (2022). Ecomorphology of six goatfish species (Mullidae) from Toliara Reef, Madagascar. *Environmental Biology of Fishes*, 105(8), 1015-1032. <https://doi.org/10.1007/s10641-022-01308-7>
- 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. <https://doi.org/10.3354/meps245191>
- Nagelkerken, I., & van der Velde, G. (2004). Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds? *Marine Ecology Progress Series*, 274, 143-151. <https://doi.org/10.3354/meps274143>
- Nakamura, Y., Horinouchi, M., Sano, M., & Shibuno, T. (2009). The effects of distance from coral reefs on seagrass nursery use by 5 emperor fishes at the southern Ryukyu Islands, Japan. *Fisheries Science*, 75(6), 1401-1408. <https://doi.org/10.1007/s12562-009-0163-4>
- Nakamura, Y., Horinouchi, M., Shibuno, T., Tanaka, Y., Miyajima, T., Koike, I., Kurokura, H., & Sano, M. (2008). Evidence of ontogenetic migration from mangroves to coral reefs by black-tail snapper *Lutjanus fulvus*: Stable isotope approach. *Marine Ecology Progress Series*, 355, 257-266. <https://doi.org/10.3354/meps07234>
- 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. <https://doi.org/10.1890/060150.1>

- Peebles, E.B., Hollander, D., J. (2020). Combining isoscapes with tissue-specific isotope records to recreate the geographic histories of fish. *Scenarios and Responses to Future Deep Oil Spills : Fighting the Next War*. Springer International Publishing. Part 2, chapitre 12, p.203-218. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12963-7>
- Pichon, M. (1978). Recherches sur les peuplements a dominance d'anthozoaires dans les recifs coralliens de Tulear. *Atoll Research Bulletin*. no 222 <https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/5884/00222x.pdf>
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 2002, pp. 703-718
- Post, D. M. (2003). Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in *Largemouth bass*. *Ecology*, 84(5), 1298-1310. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1298:IVITTO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1298:IVITTO]2.0.CO;2)
- Price, S. A., Claverie, T., Near, T. J., & Wainwright, P. C. (2015). Phylogenetic insights into the history and diversification of fishes on reefs. *Coral Reefs*, 34(4), 997-1009. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1326-7>
- Radabaugh, K. R., & Peebles, E. B. (2014). Multiple regression models of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for fish populations in the eastern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*, 34, 158-168. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.05.002>
- Randall, J. E., & Randall, H. A. (1963). The spawning and early development of the Atlantic parrot fish, *Sparisoma rubripinne*, with notes on other scarid and labrid fishes. *Zoologica : Scientific Contributions of the New York Zoological Society*, 48(5), 49-60. <https://doi.org/10.5962/p.203309>
- Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.net/ij/>, 2018. Version 1.53t.
- Rashmi, D., Shree, P., & Singh, D. K. (2017). Stable isotope ratio analysis in determining the geographical traceability of Indian wheat. *Food Control*, 79, 169-176. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2017.03.025>
- Ravelohasina, H. B., Rasolofonirina, R., Jaonalison, H., Mahafina, J., Lepoint, G., Ponton, D., & Frédéricich, B. (2024). Variability of trophic ecology in two teleost species associated with lagoonal habitats (Great Reef of Toliara, SW Madagascar). *Regional Studies in Marine Science*, 75, 103563. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103563>
- Roberty, S. (2024). Biologie des récifs coralliens. (OCEA0144-1). Année 2023-2024. Université de Liège.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.)

- Schoeller, D. A. (1999). Isotope fractionation : why aren't we what we eat? *Journal of Archaeological Science*, 26(6), 667-673. <https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0391>
- Shapiro, D. Y., Hensley, D. A., & Appeldoorn, R. S. (1988). Pelagic spawning and egg transport in coral-reef fishes : A skeptical overview. *Environmental Biology of Fishes*, 22(1), 3-14. <https://doi.org/10.1007/BF00000540>
- Shibuno, T., Nakamura, Y., Horinouchi, M., & Sano, M. (2008). Habitat use patterns of fishes across the mangrove-seagrass-coral reef seascape at Ishigaki Island, southern Japan. *Ichthyological Research*, 55(3), 218-237. <https://doi.org/10.1007/s10228-007-0022-1>
- Slattery, M., Lesser, M. P., Brazeau, D., Stokes, M. D., & Leichter, J. J. (2011). Connectivity and stability of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2), 32-41. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.024>
- Smale, M. J. (1984). Inshore small-mesh trawling survey of the Cape south coast. Part 3. The Occurrence and feeding of *Argyrosomus hololepidotus*, *Pomatomus saltatrix* and *Merluccius capensis*. *South African Journal of Zoology*, 19(3), 170-179. <https://doi.org/10.1080/02541858.1984.11447879>
- Sweeting, C. J., Jennings, S., & Polunin, N. V. C. (2005). Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. *Functional Ecology*, 19(5), 777-784. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01019.x>
- Trianni, M. S. (2016). Life history characteristics and stock status of the thumbprint emperor (*Lethrinus harak*) in Saipan Lagoon. *Fishery Bulletin*, 114(4), 409-425. <https://doi.org/10.7755/FB.114.4.4>
- Vaslet, A., Bouchon-Navaro, Y., Harmelin-Vivien, M., Lepoint, G., Louis, M., & Bouchon, C. (2015). Foraging habits of reef fishes associated with mangroves and seagrass beds in a Caribbean lagoon : A stable isotope approach. *Ciencias Marinas*, 41(3), 217-232. <https://doi.org/10.7773/cm.v41i3.2494>
- Victor, B., & Wellington, G. (2000). Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 241-248. <https://doi.org/10.3354/meps205241>
- Wallace, A. A., Hollander, D. J., & Peebles, E. B. (2014). Stable isotopes in fish eye lenses as potential recorders of trophic and geographic history. *PLoS ONE*, 9(10), e108935. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108935>
- Wallace, A. A., Ellis, G. S., & Peebles, E. B. (2023). Reconstructions of individual fish trophic geographies using isotopic analysis of eye-lens amino acids. *PLOS ONE*, 18(3), e0282669. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282669>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2015). dplyr: A grammar of data manipulation. *R package version*

Wickham H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>

Wyatt, A. S. J., Waite, A. M., & Humphries, S. (2010). Variability in isotope discrimination factors in coral reef fishes : implications for diet and food web reconstruction. *PLoS ONE*, 5(10), e13682. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013682>

Site internet:

Froese, R. and D. Pauly, Editors. 2000. FishBase 2000: concepts, design and data sources. I CLARM, Los Baños, Laguna, Philippines. 344 p (consulté le 2/8/2024) <https://fishbase.se/search.php>

Google earth, vue satellite de Madagascar et du Grand récif de Toliara, vu le 15/05/2024. <https://earth.google.com/web/@-23.44108413,43.73321997,-8.58890484a,69002.00212833d,35y,0h,0t,0r/data=OgMKATA>

Annexes :

Annexe 1 : Tableau reprenant les codes, longueur standard (LS), nombre de couches et diamètre de cristallin par individu.

espèce	Code espèce	Code individus	longueur standard (cm)	nombre de couche	diamètre du cristallin (mm)
<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	SPA	1	51.73	36	8.43
<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	SPA	3	59.27	33	11.37
<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	SPA	4	48.26	31	10
<i>Scarus ghobban</i>	SPB	1	26.94	10	2.6
<i>Scarus ghobban</i>	SPB	2	26.23	12	2.46
<i>Scarus ghobban</i>	SPB	5	47.06	14	3.61
<i>Lethrinus harak</i>	SPC	1	30.11	28	5.83
<i>Lethrinus harak</i>	SPC	3	30.16	28	6.9
<i>Lethrinus harak</i>	SPC	4	31.9	32	7
<i>Strongylura incisa</i>	SPE	1	79.52	24	6.69
<i>Strongylura incisa</i>	SPE	2	73.04	20	6.61
<i>Strongylura incisa</i>	SPE	3	60.49	16	4.31
<i>Chielio inermis</i>	SPH	1	34.86	6	2.19
<i>Chielio inermis</i>	SPH	2	36.38	6	2.54
<i>Chielio inermis</i>	SPH	3	27.7	5	1.62
<i>Parupeneus indicus</i>	SPI	1	29.1	16	3.53
<i>Parupeneus indicus</i>	SPI	2	31.47	15	3.67
<i>Parupeneus indicus</i>	SPI	3	30.65	14	3.79

Annexe 2 : aires de recouvrement (surface d'ellipse, %²) et recouvrement relatif en % (SEA12 = /(SEA1+SEA2-overlap12)) entre les individus d'une même espèce.

<i>A. hololepidotus</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	1.087497	0.2606575
individu 2	31,4	/	0.4855266
individu 3	6,2	22,6	/

<i>S. ghobban</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	0	0
individu 2	0	/	0.5467255

individu 3	0	10,9	/
------------	---	------	---

<i>L. harak</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	5.442345	1.033936
individu 2	41,4	/	1.280079
individu 3	9,5	7,1	/

<i>S. incisa</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	0.4224621	0.3383042
individu 2	21,4	/	0.1503217
individu 3	17,2	6,6	/

<i>C. inermis</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	0	0
individu 2	0	/	0
individu 3	0	0	/

<i>P. indicus</i>	individu 1	individu 2	individu 3
individu 1	/	0	2.843923
individu 2	0	/	0.806771
individu 3	3,6	6,0	/