
Mémoire

Auteur : van Ypersele de Strihou, Martin

Promoteur(s) : Frederich, Bruno; 29048

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité spécialisée en gestion intégrée des ressources aquatiques et aquaculture

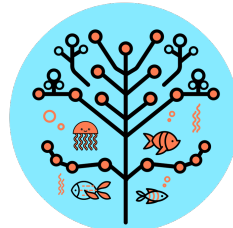
Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/23917>

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.



LEE



Faculté des Sciences, FOCUS, Laboratoire d'Ecologie Evolutive
Direction opérationnelle Taxonomie et phylogénie, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

Structure et diversité de la communauté ichtyologique de la lagune Tampolo, Madagascar



Promoteur: Bruno Frédéric
Co-promoteur: Gaëtan Tsiresy

Mémoire réalisé par
Martin van Ypersele

En vue de l'obtention du grade de Master en Océanographie, à
finalité spécialisée en gestion intégrée des ressources aquatiques
et aquaculture à l'ULiège

2024 - 2025



“Conformément aux règles imposées à la rédaction, ce mémoire ne doit pas dépasser 50 pages, rédigées en Times 12 ou équivalent”.

Résumé

Les lagunes tropicales, notamment à Madagascar, jouent un rôle écologique et socio-économique important mais elles restent sous-étudiées et peu protégées. La lagune Tampolo, au nord-est de Madagascar, n'avait fait l'objet d'aucun inventaire ichtyologique préalable malgré sa dépendance par les communautés locales et les signes de surexploitation halieutique. Le présent travail vise à caractériser cette lagune et à réaliser son inventaire ichtyologique, permettant un diagnostic de son état écologique pour orienter une gestion durable. Pour atteindre ces objectifs, quatre pêches standardisées ont été réalisées sur quatre sites représentatifs (S1-S4) entre février et avril 2025 en utilisant des filets multimailles (8-40 mm). Ces pêches ont été complétées par des profils physico-chimiques verticaux et par des échantillonnages d'eau destinés à l'analyse d'ADN environnemental.

La lagune de Tampolo est peu profonde (maximum 4,3 m) et présente une stratification physico-chimique particulière avec une halocline (conductivité 10-13 mS.cm⁻¹ en surface versus 41,1 mS.cm⁻¹ en profondeur) et un profil thermique inversé atteignant 37,0 °C à 2,7 m, signe d'une lagune héliothermale. L'inventaire ichtyologique basé sur des caractères morphologiques et génétiques révèle 17 espèces, pour un total de 364 individus (biomasse totale de 2,19 kg) répartis inégalement entre les sites S1 (46 individus/6 espèces), S2 (97/5), S3 (78/5) et S4 (143/7). Globalement, les assemblages de poissons diffèrent d'un point de vue richesse taxonomique entre sites (*turnover* > 90% pour la diversité β) malgré un noyau d'espèces communes (*Ambassis ambassis*, *Ptychochromis grandidieri*, *Leiognathus equula*). Une analyse de la diversité des tailles de poissons collectés met en évidence une absence de poissons de grandes tailles. La longueur relative moyenne (LT/Lmax) de 0,39–0,44, nettement inférieure au seuil d'alerte de 0,6, associée à une part de subadultes de 80–90% et à une proportion d'adultes < 2% (vs. 30% requis) indique clairement un stock déséquilibré.

Ces résultats confirment un état de surexploitation pouvant compromettre le renouvellement des stocks. La contribution unique de chaque secteur à la biodiversité globale demande une gestion spatiale préservant l'intégralité du *continuum* d'habitats. Une réglementation incluant maillage minimal et maximal, périodes de repos biologique et zonation fonctionnelle s'avère nécessaire pour assurer la durabilité de cet écosystème lagunaire tropical. Enfin, des concentrations d'ADN ont été détectées dans l'ensemble des 12 échantillons d'ADNe (0,74–5,08 ng· μ L⁻¹), soutenant la viabilité du protocole et valide la pertinence de ces échantillons dans des analyses moléculaires ultérieures.

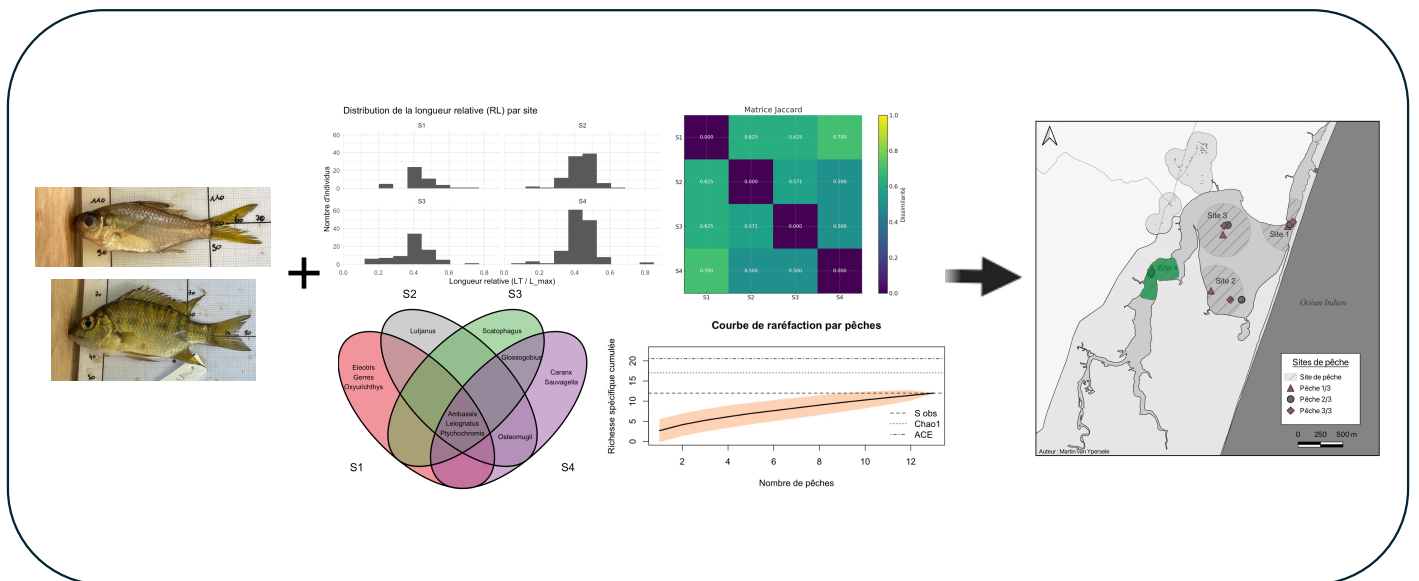
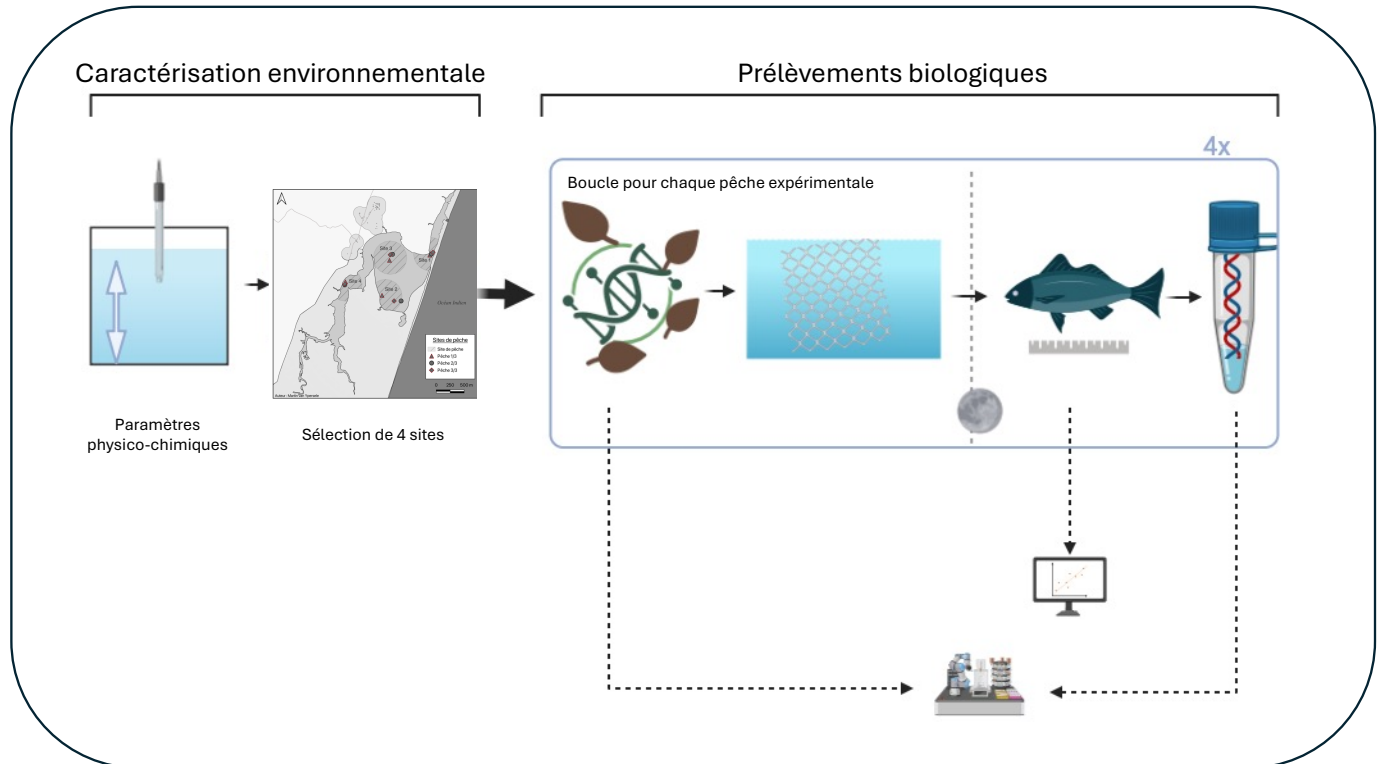
Abstract

Tropical lagoons, particularly in Madagascar, play important ecological and socio-economic roles but remain understudied and poorly protected. The Tampolo Lagoon in northeastern Madagascar lacked any prior ichthyological inventory despite its importance to local communities and signs of overfishing. This study aimed to characterize the lagoon and produce an ichthyological inventory to diagnose ecological status and inform sustainable management. We conducted four standardized gillnet surveys at four representative sites (S1–S4) between February and April 2025 using multimesh nets (8–40 mm), complemented by vertical physicochemical profiles and water sampling for environmental DNA (eDNA).

The lagoon is shallow (maximum depth 4.3 m) and displays strong stratification, with a halocline (conductivity 10–13 $\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ at the surface vs. 41.1 $\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ at depth) and an inverted temperature profile reaching 37.0 °C at 2.7 m, consistent with a heliothermal system. Morphological and genetic identifications documented 17 species and 364 individuals (2.19 kg), unevenly distributed among sites: S1 (46 individuals/6 species), S2 (97/5), S3 (78/5), and S4 (143/7). Assemblages differed among sites in composition and richness; β -diversity was high and dominated by turnover (>90%) despite a shared core of *Ambassis ambassis*, *Ptychochromis grandidieri*, and *Leiognathus equula*. Size structure indicated an absence of large fish: mean relative length (TL/Lmax) ranged from 0.39 to 0.44, below the 0.6 alert threshold; subadults comprised 80–90% of catches, whereas adults were <2% (cf. 30% benchmark). Together, these indicators point to an unbalanced stock.

These findings support an overexploitation status that may compromise renewal. Given the unique contribution of each sector to overall biodiversity, spatial management preserving the full habitat continuum is warranted. Regulations including minimum and maximum mesh sizes, seasonal closures, and functional zoning appear necessary to secure the lagoon's sustainability. All 12 eDNA samples yielded measurable DNA (0.74–5.08 $\text{ng}\ \mu\text{L}^{-1}$), confirming protocol viability and the suitability of samples for downstream analyses.

Résumé visuel



Remerciements

Je tiens d'abord à exprimer ma gratitude à mon promoteur, Prof. Bruno Frédérick. Je le remercie de m'avoir fait confiance et de m'avoir ouvert la porte à cette aventure passionnante. Ses relectures attentives, sa rigueur et ses encouragements, avant, pendant et après le terrain, m'ont permis de m'épanouir dans ce domaine qui me passionne.

Un grand merci à mon co-promoteur, Dr. Gaëtan Tsiresy de l'université d'Analanjirofo, pour l'accompagnement sur place à Madagascar, l'accueil chaleureux et la supervision sur le terrain. Sa présence a rendu le travail à Tampolo à la fois efficace et très riche humainement.

Je suis également reconnaissant envers le Dr. Maarten Van Steenberge, mon superviseur à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, pour ses conseils méthodologiques avant le départ et son appui lors des analyses en laboratoire. Il avait toujours le bon conseil quand quelque chose ne se passait pas comme prévu.

J'aimerais aussi remercier toute l'équipe du laboratoire de biologie moléculaire *OD Taxonomy & Phylogeny* de l'IRSNB. Leur accueil, leur soutien et leur patience ont été essentiels à mon apprentissage. Je remercie tout particulièrement Brigitte Segers pour son accompagnement technique, ses conseils éclairés et ses relectures méticuleuses ; Léa Fourchault pour ses retours précis et stimulants ainsi que pour la présentation du travail lors du FishBase Symposium ; et finalement Julien Gaspar de m'avoir initié aux méthodes en laboratoire et de m'avoir encouragé si patiemment. Leur accompagnement et leur soutien ont joué un rôle essentiel dans l'aboutissement de ce mémoire.

Sur le terrain à Madagascar, je remercie toute l'équipe pour cette mission inoubliable, tant sur le plan scientifique qu'humain. Je pense tout spécialement à Harold, Bentley, Serge et Pauline. Merci pour leur énergie, leur patience lors des relevés et pour ces moments partagés qui resteront gravés dans ma mémoire. Un remerciement particulier aux Tagahoa, "fantômes de la lagune", d'avoir créé une atmosphère si particulière lors de la pose et le retrait des filets dans l'obscurité...

Je remercie également les professeurs Alberto Borges, Gilles Lepoint et Loïc Michel (ULiège) pour leurs conseils et les prêts de matériel en amont du terrain. Beaucoup d'étapes de ce travail n'auraient pas été possibles sans leurs recommandations méthodologiques.

Je n'oublie pas ma famille et mes proches : merci de m'avoir soutenu tout au long de cette aventure universitaire et d'avoir supporté mes monologues sur les poissons et la lagune.

Enfin, merci à l'ensemble des enseignant.e.s du Master en Océanographie et de la spécialité en gestion intégrée du milieu aquatique et aquaculture à l'ULiège, ainsi qu'à mes collègues étudiants pour ces moments enrichissants passés ensemble!

Table des matières

1. Introduction.....	1
1.1 Crise globale de la biodiversité aquatique	1
1.2. Madagascar : hotspot de biodiversité, fortement sollicité	2
1.2.1 Endémisme ichtyologique	2
1.2.2 Dépendance des populations locales aux écosystèmes aquatiques	3
1.2.3 Pressions anthropiques - surpêche.....	4
1.3. Lagune : écosystème stratégique et vulnérable	5
1.3.1 Définition et dynamique hydrologique.....	5
1.3.2 Rôle écologique : nurserie, productivité et connectivité	5
1.3.3 Risques liés à la dégradation	6
1.4. Contexte local : la lagune Tampolo.....	6
1.5. Inventaires ichtyologiques	7
2. Objectifs.....	8
3. Matériel et méthodes.....	9
3.1 Zone d'étude	9
3.2 Collecte de données	11
3.2.1 Caractérisation physico-chimique: profil de la lagune	11
3.2.2 Pêche expérimentale	13
3.2.3 Échantillonnage complémentaire pour la diversité génétique.....	14
3.2.4 : Mesures morphométriques des individus capturés et achetés	15
3.2.5 Prélèvements de tissus pour les analyses génétiques et conservation	16
3.2.6 Échantillonnage d'eau pour des analyses de l'ADN environnemental	16
3.3 Analyses de laboratoire.....	17
3.3.1 Identification moléculaire.....	17
3.3.2 Extraction de l'ADN environnemental.....	18
3.4 Traitement des données	18
3.4.1 Caractérisation physico-chimique de la lagune	19
3.4.2 Diversité ichtyologique et complétude de l'échantillonnage	19
3.4.3 Variations spatiales des structures et états des communautés	20
3.5 Utilisation de l'intelligence artificielle	23
4. Résultats	24
4.1 Dynamique physico-chimique de la lagune.....	24
4.1.1 Bathymétrie	24
4.1.2 Profils de surface	25
4.1.3 Profils verticaux.....	26
4.1.4 Sélection des sites de pêche.....	27
4.2 Diversité ichtyologique et bibliothèque génétique.....	27
4.2.1 Inventaire de la faune ichtyologique	27
4.2.2 Concentration des échantillons d'ADN environnemental	29
4.2.3 Diversité de la lagune et complétude de l'échantillonnage	30
4.3 Comparaisons spatiales.....	31
4.3.1 Variations spatiales de la diversité α et β entre les sites.....	31
4.3.2 Structure et état des communautés	34
5. Discussion	36
5.1 Contexte environnemental : dynamique physico-chimique de la lagune.....	37

5.2 Richesse et complétude de l'inventaire.....	38
5.3 Bibliothèque génétique et ADN environnemental	40
5.4 Structure des communautés et domination d'<i>Ambassis ambassis</i>.....	41
5.5 Répartition spatiale des communautés.....	42
5.6 Structure démographique et état des populations.....	43
5.7 Implication pour la gestion	45
5.8 Limites de l'étude	46
6. Conclusions et perspectives	47
<i>Bibliographie</i>.....	49
<i>ANNEXES</i>.....	59
ANNEXE A : Protocole complet de l'échantillonnage physico-chimique	59
ANNEXE B : Agenda des visites sur le terrain.....	61
ANNEXE C : Tableau des poses et retraits des filets, avec leurs positions	62
ANNEXE D : Protocole de prélèvement et de filtration pour l'ADNe.....	63
ANNEXE E : Extraction d'ADN	64
ANNEXE F : Individus pour analyses laboratoire	65
ANNEXE G : Amplification par PCR.....	66
ANNEXE H : Protocole électrophorèse et purification	68
ANNEXE I : Liste des packages R utilisés	70
ANNEXE J : Liste des espèces rencontrées dans la lagune, avec photographie.....	71

Liste des figures

FIGURE 1: LOCALISATION DE LA LAGUNE TAMPOLO.....	11
FIGURE 2 : PROFILS PHYSICO-CHIMIQUES À TRAVERS LA ZONE D'ÉTUDE.....	12
FIGURE 3: SITES DE PÊCHE À TRAVERS LA ZONE D'ÉTUDE	13
FIGURE 4: MATÉRIEL DE TERRAIN.	15
FIGURE 5: CARTE BATHYMÉTRIQUE DE LA LAGUNE TAMPOLO.....	24
FIGURE 6: <i>CARTES DES 4 PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES DE SURFACE</i>	25
FIGURE 7: PROFILS VERTICAUX DES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES	26
FIGURE 8: SÉLECTION DES SITES DE PÊCHE SUR BASE DES STATION PHY-CHIM.	27
FIGURE 9: COURBES DE RARÉFACTION DE L'INVENTAIRE ICHTYOLOGIQUE.....	30
FIGURE 10 : DIAGRAMME DE VENN	32
FIGURE 11: BIOMASSE ET ABONDANCE PAR SITES DE PÊCHE ET PAR GENRES.....	32
FIGURE 12 : MATRICE DE JACCARD, DU TURNOVER ET DE NESTEDNESS	33
FIGURE 13 : RÉPARTITION DES TAILLES ET DES POIDS EN FONCTION DES SITES	34
FIGURE 14: RÉPARTITION DES TAILLES RELATIVES EN FONCTION DES SITES DE PÊCHE	35
FIGURE 15 : RÉPARTITION DES JUVÉNILES, SUB-ADULTES ET ADULTES PAR SITES	36

Liste des tableaux

TABLEAU 1: DETAIL DES FILETS ET DE LEURS MAILLES.....	14
TABLEAU 2: LISTE CONSENSUS DES 17 ESPÈCES DE POISSONS DE LA LAGUNE TAMPOLO	29
TABLEAU 3: QUANTITÉ D'ADN EXTRAIT DES FILTRES D'ADNE POUR CHAQUE SITE	29
TABLEAU 4 : VARIATION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE, DE L'EFFORT DE PÊCHE ET DE LA CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT	31
TABLEAU 5: INDICE DE DIVERSITÉ (SHANNON ET PIELOU)	32

Liste des abréviations

12S : 12S ribosomal RNA

ACE : Abundance-based Coverage Estimator

ADNe : ADN environnemental

BLAST : Basic Local Alignment Search Tool

COI : Cytochrome c oxidase subunit I

CPUE : Capture par unité d'effort

CTD : Conductivity Temperature Depth

ESSA : École Supérieure des Sciences Agronomiques

FAO : Food and Agriculture Organization

FiTI : Fisheries Transparency Initiative

IA : Intelligence artificielle

IDW : Inverse Distance Weighting

IRSNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique

LF : Longueur à la fourche

LT : Longueur totale

MPEB : Ministère de la Pêche et de l'Économie Bleue

MPRH : Ministère de la Pêche et des Ressources Halieutiques

mS/cm : millisiemens par centimètre

NAP : Nouvelle Aire Protégée

NCBI : National Center for Biotechnology Information

pb : paires de bases

PCR : Polymerase Chain Reaction

PIB : Produit intérieur brut

PRDD : Plan Régional de Développement Durable

qPCR : quantitative PCR

RL : Longueur relative

RN5 : Route Nationale 5

S1-S4 : Sites 1 à 4

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

1. Introduction

1.1 Crise globale de la biodiversité aquatique

L'érosion de la biodiversité constitue l'une des crises majeures de ce 21^{ième} siècle (Ceballos et al., 2017; Cowie et al., 2022), et les écosystèmes aquatiques ne font pas exception (Tickner et al., 2020). Les taux d'extinction actuels dépassent les taux d'extinction naturels et touchent autant les vertébrés d'eau douce que les vertébrés marins (Cowie et al., 2022). Les populations de vertébrés marins ont diminué de 56 % entre 1970 et 2020 (Cowie et al., 2022; IPBES, 2019; WWF, 2024). La cause majeure de ce déclin est la surexploitation des ressources halieutiques et la dégradation des habitats côtiers (Dudgeon et al., 2006; Tickner et al., 2020; WWF, 2024). Outre cette baisse numérique des populations, les aires de répartition de nombreuses espèces se contractent. Cela localise la pression de pêche et pourrait entraîner des extinctions régionales en l'absence de gestion appropriée (McCauley et al., 2015; He et al., 2019).

Parmi les vertébrés aquatiques, les poissons figurent ainsi parmi les plus touchés : 28 % des espèces évaluées sont menacées d'extinction (UICN, 2019). Ce constat est interpellant, d'autant plus que les poissons fournissent environ 17 % des protéines animales consommées dans le monde (FAO, 2020) et jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes (Worm et al., 2006). Selon la FAO, 37,7 % des stocks halieutiques marins sont surexploités et près de 48,9 % sont exploités à la limite du rendement durable (FAO, 2022). Cette pression est également présente dans les milieux d'eau douce, notamment dans les pays en développement, où la pêche représente une source essentielle de protéines animales (IPBES, 2019; FAO 2022). L'industrialisation des pêcheries, combinée à l'absence de régulation, accélère la surexploitation des stocks (McCauley et al., 2015; Cowie et al., 2022). En parallèle, la destruction et la fragmentation des habitats (perte de 35 % des zones humides depuis 1970) aggravent la situation (Sayer et al., 2025; Dixon et al., 2016; Albert et al., 2020).

Toutes les régions ne sont pas affectées de la même manière. Les zones tropicales sont particulièrement vulnérables en raison de la superposition de deux facteurs : une pression anthropique croissante et une forte dépendance des populations humaines aux ressources naturelles (IPBES, 2019; Tickner et al., 2020). L'Afrique de l'Est incarne cette vulnérabilité : ses milieux aquatiques, qu'ils soient côtiers, de transition ou continentaux, abritent une biodiversité riche mais subissent une dégradation rapide sous l'effet de la surpêche, de la pollution, de l'eutrophisation et de la modification des habitats (McCauley et al., 2015; Cowie

et al., 2022). Dans ces territoires, la pêche continentale et côtière représente une source alimentaire et économique indispensable, toute érosion de la biodiversité se répercutant alors directement sur les conditions de vie locale (IPBES, 2019). Les écosystèmes de transition, tels que lagunes, plaines inondables et mangroves, jouent un rôle écologique et socioéconomique essentiel mais restent largement sous-protégés (Albert et al., 2020; Grill et al., 2019; Sayer et al., 2025). Documenter leurs dynamiques est crucial pour guider des stratégies de conservation adaptées à ces contextes vulnérables (Blue Ventures, 2024; BIOFIN, 2024).

1.2. Madagascar : hotspot de biodiversité, fortement sollicité

1.2.1 Endémisme ichtyologique

La faune ichtyologique de Madagascar présente une richesse exceptionnelle, fruit de son long isolement géologique et de trajectoires évolutives singulières (Stiassny et al., 1994; Sparks et al., 2004). Séparée du continent depuis ~88 millions d'années (Ali et al., 2010), l'île a connu une spéciation indépendante dans de nombreux groupes taxonomiques, faisant de Madagascar un véritable hotspot de biodiversité aquatique, tant en milieux marins que continentaux (Goodman et al., 2005; Fricke et al., 2018).

À l'échelle nationale, on recense 1798 espèces de poissons dont 288 sont endémiques (~16 % du total), réparties en 247 familles (Fricke et al., 2018). Par "endémique", on entend la présence d'une espèce strictement confinée au territoire malgache (Crisp et al., 2001). Ce total cache de fortes disparités selon les écosystèmes. Les eaux marines, qui couvrent plus de 99 % de la surface aquatique malgache (Fricke et al., 2018), abritent 1624 espèces (214 familles), avec un taux d'endémisme de ~12 %, concentré sur les récifs coralliens (Fricke et al., 2018). À l'inverse, les eaux douces, représentant seulement 0,7% de la surface aquatique, hébergent 90 espèces, dont 87 endémiques, soit un taux d'endémisme de 96,7 %. Cela représente l'un des taux les plus élevés au monde (Goodman et al., 2005; Fricke et al., 2018). Les milieux de transition (estuariers, mangroves, lagunes) comptent 84 espèces (14 familles) pour un endémisme plus faible (7,1 %), reflet de leur connectivité avec la faune marine (Fricke et al., 2018).

Cette biodiversité ichtyologique se caractérise également par un endémisme taxonomiquement concentré : deux familles entières de poissons d'eau douce, les Bedotiidae et les Anchariidae, sont strictement endémiques de Madagascar (Fricke et al., 2018). De plus,

au sein de la famille largement répandue des Cichlidae, 29 des 37 espèces présentes sur l'île, soit 78 %, sont propres à Madagascar, conséquence d'une spéciation allopatrique insulaire (Reinthal et al., 1991).

1.2.2 Dépendance des populations locales aux écosystèmes aquatiques pour la sécurité alimentaire et économique

Les écosystèmes aquatiques jouent un rôle vital dans la sécurité alimentaire et les moyens de subsistance de millions de Malgaches, en particulier dans les zones côtières et rurales isolées (Harris, 2007; Le Manach et al., 2012). La pêche, tant continentale que côtière, constitue la principale source de protéines animales pour plus de 13 millions de personnes (Le Manach et al., 2012). Dans les zones côtières rurales, cette dépendance atteint jusqu'à 95 % des apports protéiques, notamment dans les villages isolés du pays (Harris, 2007).

La pêche traditionnelle (artisanale et de subsistance) domine largement le secteur halieutique malgache : en 2022, environ 135 000 tonnes (soit 85 % de la production nationale) provenaient de la pêche artisanale (MPEB, 2024; FiTI, 2023). Et la pêche, au sens large, contribue à ~7 % du PIB (Le Manach et al., 2012). La pêche artisanale se caractérise par de petites embarcations faiblement motorisées et des engins simples (filets maillants, lignes, casiers, nasses) (MPRH, 2023 ; FAO, 2022; Chuenpagdee et al., 2006). Elle alimente à la fois l'autoconsommation et les marchés locaux (Le Manach et al., 2012). La pêche de subsistance, encore plus rudimentaire (sans embarcation), assure la consommation familiale immédiate. Elle constitue un recours vital pour les ménages les plus pauvres des zones isolées (Harris, 2007; Randrianarijaona et al., 2013). Ces pratiques engendrent des pressions différenciées sur les écosystèmes : la pêche artisanale cible une large gamme d'espèces et d'habitats, et la pêche de subsistance exerce une extraction continue sur des ressources localisées, souvent sans régulation ni suivi.

Les communautés locales malgaches entretiennent une relation étroite de dépendance avec les écosystèmes aquatiques qui va au-delà de la simple exploitation des ressources halieutiques (Barnes-Mauthe et al., 2013). Une étude menée dans 12 villages côtiers a révélé que 73% des ménages dépendent directement des ressources marines pour leur subsistance quotidienne (Barnes-Mauthe et al., 2013). Cette dépendance est particulièrement prononcée dans les régions arides du sud et de l'ouest de Madagascar où jusqu'à 92% des apports protéiques proviennent des produits de la pêche (Cinner et al., 2009). Dans les zones continentales, notamment autour du lac Alaotra (nord-est), 81% des familles riveraines tirent

au moins 50% de leurs revenus des activités liées aux écosystèmes aquatiques, incluant la pêche, la collecte de plantes aquatiques ou l'écotourisme (Copsey et al., 2009).

Les services écosystémiques fournis par les milieux aquatiques ont été évalués économiquement à plus de 530 millions USD/an, à Madagascar, incluant les services d'approvisionnement (pêcheries), de régulation (protection côtière) et culturels (Oleson et al., 2015; Wetlands International, 2022). Les mangroves, par exemple, fournissent une protection côtière contre l'érosion (Scales et al., 2018) et servent de nurseries pour 60-80% des espèces de poissons commerciales (Jones et al., 2016). Une étude a démontré que la destruction d'un hectare de mangrove entraîne une diminution des captures de poissons évaluée à 2 340 dollars US par an (Scales et al., 2018).

1.2.3 Pressions anthropiques - surpêche

À Madagascar, les populations côtières dépendent fortement des ressources aquatiques (Le Manach et al., 2012). Cette dépendance, combinée à la croissance démographique et à l'absence d'alternatives économiques durables, entraîne une surexploitation généralisée des écosystèmes marins et continentaux (Le Manach et al., 2012; Barnes-Mauthe et al., 2013; Gough et al., 2020).

Les impacts biologiques de cette surpêche sont déjà documentés. Par exemple, dans la région du Menabe, à l'ouest de Madagascar, 65 % des espèces les plus ciblées subissent une mortalité par pêche supérieure à leur taux de mortalité naturelle. Cela constitue un indicateur de surexploitation et suggère un dépassement de leurs capacités de renouvellement (Gough et al., 2020). En parallèle, le nombre de pêcheurs artisanaux a triplé entre 1991 et 2011, entraînant une baisse d'environ 40 % des captures par unité d'effort (Gough et al., 2022).

En outre, des pratiques destructrices se sont répandues. Dans le sud-ouest, 62 % des ménages côtiers utilisent des sennes de plage à mailles < 2 cm, capturant ainsi des juvéniles et des espèces non ciblées (Cinner et al., 2009). Ces méthodes non durables sont liées à la précarité des pêcheurs qui les emploient. En effet, 82 % des ménages de pêcheurs vivent sous le seuil de pauvreté, les poussant à privilégier la subsistance immédiate au détriment des ressources futures (Barnes-Mauthe et al., 2013).

1.3. Lagune : écosystème stratégique et vulnérable

1.3.1 Définition et dynamique hydrologique

Les lagunes sont des plans d'eau côtiers peu profonds, partiellement isolés de l'océan par une barrière naturelle et connectées à celui-ci par un ou plusieurs chenaux temporaires ou permanents (Kjerfve, 1994; Kennish, 2002). Ces milieux de transition se caractérisent par des gradients de salinité, sous l'influence des apports d'eau douce (rivières, précipitations) et des échanges avec l'océan (Elliott et al., 2023).

Le fonctionnement hydrologique des lagunes est marqué par un renouvellement généralement lent de leurs eaux (Kjerfve, 1994). Ce rythme est déterminé par la morphologie, la connectivité à la mer, l'amplitude des marées et les apports fluviaux. Ce renouvellement limité entraîne une accumulation de nutriments et une forte productivité primaire, mais rend aussi ces milieux vulnérables à l'eutrophisation et à la pollution (Kjerfve, 1994; Newton et al., 2018). Le bilan hydrique d'une lagune dépend de l'équilibre entre l'évaporation, les précipitations, les apports souterrains et de surface, et les échanges avec l'océan régis par les marées et l'action des vagues (Kjerfve, 1994).

1.3.2 Rôle écologique : nurserie, productivité et connectivité

Les lagunes remplissent un rôle écologique fondamental en tant que zone de nurserie pour les stades juvéniles de nombreuses espèces de poissons marins (Beck et al., 2001). Un habitat de nurserie, tel que défini par Beck et al. (2001), est un milieu qui contribue de façon importante au recrutement des juvéniles à l'âge adulte grâce à une combinaison de conditions favorables : productivité primaire élevée, abondance de nourriture, multiples abris et faible prédation (Nagelkerken et al., 2002; Pérez-Ruzafa et al., 2007; Newton et al., 2018).

De fait, la complexité structurale des lagunes (mosaïque d'habitats, végétation aquatique, substrats variés) atténue les courants et limite l'accès des prédateurs, ce qui accroît significativement la survie des juvéniles (Beck et al., 2001; Laegdsgaard et al., 2001). L'abondance de débris végétaux, de phytoplancton et de micro-invertébrés y soutient des réseaux trophiques denses, offrant aux jeunes stades un régime alimentaire riche qui favorise une croissance rapide (Nagelkerken et al., 2002) et une survie élevée jusqu'à leur migration vers le milieu marin (Beck et al., 2001).

Cette fonction de nurserie contribue très largement au recrutement des populations adultes marines (jusqu'à ~40 %, Barbier et al., 2011). La présence de lagunes à proximité des

récifs coralliens est associée à une densité accrue de poissons sur ces récifs (Nagelkerken et al., 2002; Aguaiza et al., 2024). Enfin, les lagunes servent de corridors écologiques entre les eaux douces et l'océan, continuité indispensable à certaines espèces migratrices (Kennish, 2002; Nagelkerken et al., 2002).

1.3.3 Risques liés à la dégradation

Bien qu'essentielles, les lagunes figurent parmi les écosystèmes les plus menacés et les moins représentés dans les politiques de conservation (Pérez-Ruzafa et al., 2011; Beer & Joyce, 2012). La dégradation des habitats et la pêche dans les zones de nurserie lagunaires menace directement le cycle de vie des poissons en rompant le lien critique entre stades juvéniles et adultes (Beck et al., 2001; Sundblad et al., 2013). La diminution des juvéniles due à la disparition des nurseries ou à leur surexploitation entraîne une raréfaction des adultes, réduisant le potentiel reproducteur et le renouvellement des stocks, compromettant ainsi la durabilité des pêcheries (Beck et al., 2001; Sundblad et al., 2013; Thalmann et al., 2024). À Madagascar, où les lagunes soutiennent des pêcheries artisanales, ces dynamiques deviennent critiques (Pérez-Ruzafa et al., 2011). Leur dégradation compromet la viabilité des pêcheries locales ainsi que la sécurité alimentaire des communautés riveraines qui en dépendent.

1.4. Contexte local : la lagune Tampolo

Madagascar compte de nombreuses lagunes, dont 18 situées dans la région d'Analanjirofo, au nord-est de l'île (PRDD Analanjirofo, 2024). On distingue dans cette région plusieurs types de lagunes, selon leur morphologie, leur niveau de confinement et leur connectivité à la mer. La lagune Tampolo, qui fait l'objet du présent travail, s'inscrit dans ce contexte régional. Cependant, elle se distingue par une spécificité. En effet, elle est bordée par un espace forestier protégé, classé en nouvelle aire protégée (NAP) depuis 2015, de catégorie V de l'UICN (ESSA-Forêts, 2015). Cette protection vise la conservation de paysages tout en autorisant certains usages durables (UICN, 1994). À Tampolo, cependant, ce classement concerne exclusivement le massif forestier d'environ 675 ha, la lagune n'étant pas incluse et servant simplement de limite naturelle au périmètre protégé (Ratsirarson et al., 2005).

Cette NAP abrite une biodiversité terrestre remarquable, avec près de 400 espèces végétales ligneuses ainsi qu'une riche faune de mammifères, reptiles, amphibiens et oiseaux (Ratsirarson & Goodman, 1998 ; 2005). À l'inverse, les composantes aquatiques restent très peu documentées. Les inventaires écologiques réalisés entre 1998 et 2005 n'ont fourni aucune

information sur l'ichtyofaune locale, laissant un vide important concernant la biodiversité aquatique. Cette lacune limite l'évaluation de l'état écologique des ressources halieutiques, l'identification précise des pressions anthropiques spécifiques et l'élaboration de stratégies de gestions adaptées.

La lagune constitue pourtant une ressource vitale pour les communautés riveraines (ESSA-Forêts, 2015; Mahevitra, 2020). L'économie locale repose principalement sur la pêche artisanale et sur quelques cultures de rente comme le riz, le café, le girofle et le litchi (Mahevitra, 2020; Andriamamijaona, 2018). Toutefois, une raréfaction des stocks de poissons inquiète de plus en plus les habitants. Cette raréfaction est due principalement à des pratiques de pêche inadaptées, notamment l'utilisation de filets aux mailles trop fines et l'absence de périodes de repos biologique permettant le renouvellement des stocks halieutiques (ESSA-Forêts, 2015).

Face à cette problématique, les acteurs locaux, notamment l'université de Fénérive-Est, plaident pour une extension de la NAP aux milieux aquatiques. Cette approche assurerait une continuité écologique entre les compartiments terrestres et aquatiques du paysage et préserverait les fonctions écologiques et halieutiques de la lagune (ESSA-Forêts, 2015).

C'est dans ce contexte écologique, social et institutionnel que s'inscrit le présent mémoire. En identifiant la diversité, la composition et la répartition spatiale des poissons de la lagune Tampolo, ce travail vise à combler le manque de données scientifiques, et à fournir des éléments objectifs pour soutenir une gestion durable et intégrée de cet écosystème encore peu connu.

1.5. Inventaires ichtyologiques

Un inventaire ichtyologique consiste en un recensement des espèces de poissons d'un écosystème aquatique (Adou et al., 2017). Il collecte des données sur la diversité spécifique, l'abondance relative ou absolue et la répartition spatiale des poissons (Adou et al., 2017). Dans un contexte global de crise de biodiversité, ces inventaires sont essentiels pour suivre l'évolution spatio-temporelle des communautés ichtyologiques (Dudgeon et al., 2006; Reid et al., 2019).

Une standardisation du protocole d'échantillonnage doit être réalisée pour garantir la comparabilité inter-sites et temporelle des données, indispensable pour une gestion halieutique (Tejerina-Garro et al., 2000).

L'identification taxonomique des captures, fondement de tout inventaire ichtyologique,

repose sur deux approches complémentaires. Premièrement, l'analyse morphométrique, étudiant les caractéristiques externes des poissons, offre si possible une première identification (Rohlf et al., 1993; FishBase, 1999; Ibáñez et al., 2007; Mahé et al., 2024). Cette identification peut être affinée par le séquençage de fragments d'ADN, comparé à des bases de données, permettant de confirmer ou non cette identification (Hebert et al., 2003; Ward et al., 2005). Deuxièmement, l'analyse de l'ADN environnemental (ADNe) est une approche supplémentaire pour obtenir une signature moléculaire des populations ichtyologiques cryptiques et non détectées dans les filets (Thomsen et al., 2015; Stat et al., 2017). Malgré son potentiel, l'ADNe reste sensible à la dégradation rapide des molécules, à l'incomplétude des bases génétiques et aux conditions environnementales du milieu étudié (Cristescu, 2019; Sassoubre et al., 2016).

L'utilisation de filets maillants est une méthode classique pour inventorier les poissons et collecte différentes espèces selon les tailles de mailles employées (Tejerina-Garro et al., 2000; Shoup et al., 2011). Malgré sa simplicité, elle présente des biais de sélectivité selon la taille et le comportement des poissons, imposant une démarche standardisée avec plusieurs mailles différentes pour atténuer ces biais (Shoup et al., 2011).

Ces inventaires fournissent les bases nécessaires pour orienter les stratégies de gestion et de conservation des écosystèmes aquatiques, et permettent de suivre l'évolution des communautés ichtyologiques (Adou et al., 2017; García-Rubies et al., 2013).

2. Objectifs

Malgré l'importance reconnue des lagunes pour la biodiversité et les communautés locales, l'ichtyofaune des lagunes malgaches reste peu documentée scientifiquement. C'est le cas de la lagune Tampolo, pour laquelle aucun inventaire standardisé des poissons n'a encore été réalisé. L'objectif principal de ce mémoire est de réaliser un inventaire de la faune ichtyologique de la lagune Tampolo entre février et avril 2025, en quantifiant diversité taxonomique, abondance relative et répartition spatiale. Ce travail s'inscrit donc dans la volonté d'évaluer l'état écologique de la lagune, afin de fournir les bases scientifiques nécessaires à sa conservation, ainsi qu'à l'éventuelle extension de la NAP Tampolo. Cet objectif principal peut être décomposé en trois objectifs spécifiques :

O1 – Contexte environnemental : cartographier et comprendre les gradients physico-chimiques pour décrire le fonctionnement hydro-écologique et contextualiser les patterns biologiques.

O2 – Inventaire ichtyologique intégratif : dresser la liste des espèces de poissons via capture expérimentale, identifications morphologiques et barcoding génétique. Constituer une bibliothèque génétique locale et tester la faisabilité d’obtenir des données via de l’ADNe, pour cibler notamment la présence potentielle de *Paretroplus polyactis* Bleeker, 1878, comme souhaité par les partenaires malgaches.

O3 – Structure et état des communautés : quantifier la diversité α et β , ainsi que la composition et le spectre de tailles des assemblages. Diagnostiquer l’influence de la pêche (sélectivité en taille) et localiser d’éventuelles zones fonctionnelles (nurseries, refuges). Cet objectif permettra de tester si la richesse spécifique, l’abondance et la structure démographique des poissons diffèrent entre le secteur amont (influence de l’eau douce) et le secteur aval (embouchure) en raison des gradients environnementaux (Ndinga, 2022). Il évaluera également si la lagune possède des zones fonctionnelles distinctes incluant des refuges et/ou des nurseries. Enfin, il déterminera si la sélectivité de pêche modifie la structure de taille des assemblages ichtyologiques, se traduisant par une sous-représentation des grands individus (Olden, 2007).

3. Matériel et méthodes

Cette étude combine un échantillonnage stratifié spatialement et répété temporellement, sur la période de terrain, afin d’établir l’inventaire ichtyologique de la lagune Tampolo et de comprendre la dynamique physico-chimique de cet environnement.

3.1 Zone d’étude

Bien que souvent qualifiée à tort de lac, la lagune Tampolo est située sur la côte orientale de Madagascar, dans la région d’Analanjirifo, à 10 km au nord de la ville de Fénérive-Est (Fenoarivo Atsinanana) (Ratsirarson et al., 2005). Elle est bordée à l’est par l’océan Indien, à l’ouest par le tracé de la route nationale 5 (RN5) et au sud par la NAP Tampolo (Fig. 1). Cette zone, qui entoure la lagune, constitue l’un des derniers vestiges intacts de la forêt littorale de

basse altitude, caractéristique de l'est de Madagascar (Myers et al., 2000). Cet écosystème, aujourd'hui fortement fragmenté à l'échelle nationale, représente un hotspot de biodiversité abritant des espèces endémiques et menacées, ce qui lui confère une importance écologique (Ganzhorn et al., 2009).

Le climat de la région est de type tropical perhumide chaud, caractérisé par des précipitations annuelles moyennes de 2712 mm et des températures oscillant entre 24 et 26 °C (Jury, 2003). La saison des pluies, qui s'étend de novembre à avril, coïncide avec la période cyclonique qui influence significativement la dynamique hydrologique de la région (Jury, 2003). Ces conditions climatiques influent sur la dynamique hydrologique de la lagune, notamment à travers les flux saisonniers d'eau douce.

Sur le plan hydrologique, la lagune est caractérisée par un système mixte d'eau douce et saumâtre, influencé par les apports salins de l'océan et les écoulements d'eau douce provenant d'un ruisseau au sud-est de la zone d'étude (Ratsirarson et al., 2005). La lagune Tampolo couvre une superficie de 166 hectares (QGIS, 2025) et peut être classée comme une lagune semi-fermée. Elle est séparée de l'océan par un cordon littoral sableux (lido), et est partiellement reliée avec l'océan par un grau, dont l'ouverture est limitée par des contraintes géomorphologiques (Kjerfve, 1986). Cette embouchure s'ouvre de manière intermittente, en particulier lors des périodes de fortes pluies saisonnières, ou après des épisodes cycloniques. Ces ouvertures naturelles, appelées "toa-rano", permettent un écoulement des eaux lagunaires vers l'océan. En période sèche, ou lorsque le niveau de l'eau diminue, l'embouchure se referme, séparant la lagune de la mer. Contrairement aux lagunes ouvertes (continuellement connectées) ou complètement fermées (sans échanges), les lagunes semi-fermées, comme celle de Tampolo, présentent une dynamique mixte, influencée par l'équilibre entre apports continentaux et intrusions marines.

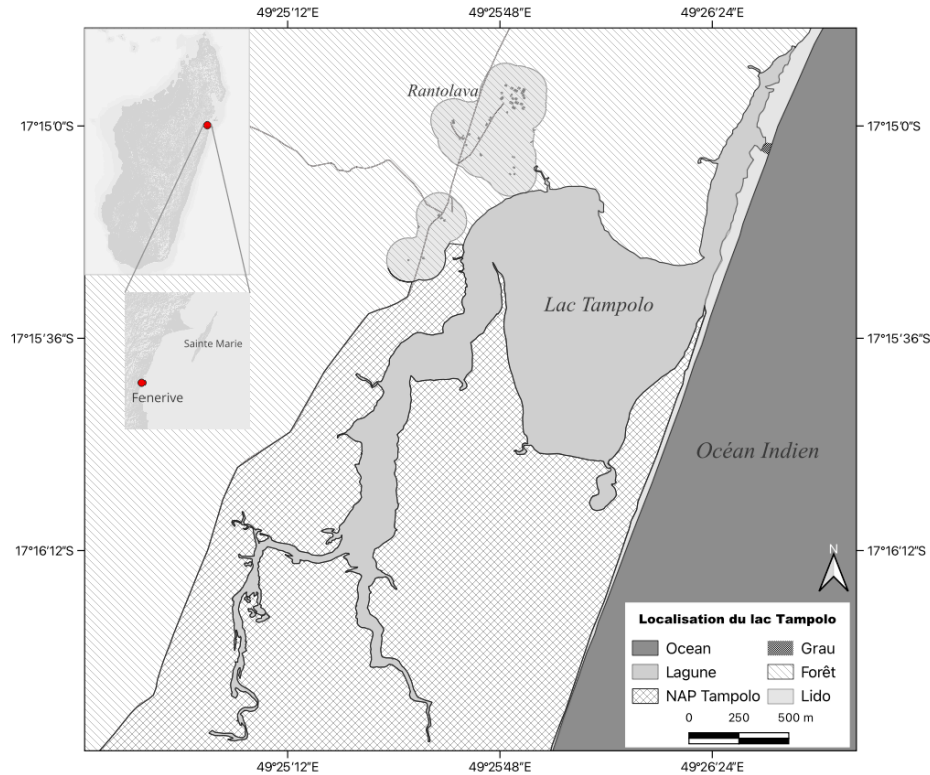


Figure 1: Localisation de la lagune Tampolo, à une échelle malgache. (réalisé par l'auteur sur QGIS v3.34).

3.2 Collecte de données

Des profils physico-chimiques ont été réalisés pour comprendre la dynamique générale de la lagune. De ces profils, quatre sites contrastés ont été sélectionnés, depuis la zone de ruisseau (sud) vers la zone d'ouverture vers l'océan Indien (nord), pour effectuer les pêches expérimentales. Chaque site a fait l'objet de quatre campagnes de pêche standardisée entre le 10 février et le 8 avril 2025 (intervalle de 15-20 jours). Durant chaque campagne de pêche, différents filets maillants ont été déployés pour échantillonner la faune ichthyologique et des échantillons d'eau ont été prélevés. Le détail de ces échantillons et leur utilisation sont explicités ci-après.

3.2.1 Caractérisation physico-chimique: profil de la lagune

L'objectif des analyses physico-chimiques était d'identifier les gradients environnementaux internes à la lagune, afin de valider notre découpage de sites déterminés *a priori* et de sélectionner des stations aux caractéristiques contrastées pour identifier les sites de pêche expérimentales (voir section 3.2.3). Douze stations, pour les caractérisation physico-

chimiques, ont été réparties entre l’embouchure et l’extrémité sud-ouest navigable en pirogue (Fig. 2). Cette densité d’une station pour 1,4 hectare de lagune, permet une bonne couverture spatiale de la zone. Toutes les mesures ont été réalisées le 10 février 2025 en une journée, sous un temps sec, ciel dégagé, 35 °C et brise légère, en dehors de tout épisode cyclonique. Ce jour-là, la lagune était fermée, le grau ne communiquait donc pas avec l’océan et il n’y avait donc pas d’échanges directs. Les coordonnées GPS de chaque station ont été enregistrées à l’aide d’une montre Garmin Descent G1 (Garmin International, USA).



Figure 2 : Profils physico-chimiques à travers la zone d’étude (Source: données de terrain, réalisé par l’auteur sur QGIS v3.34).

Les paramètres relevés à chaque station étaient : profondeur (m), température (°C), oxygène dissous (mg/L), salinité (g/L et mS/cm) et pH. La profondeur a été mesurée à l’aide d’une corde lestée, marquée tous les 0,5 m. Les paramètres physico-chimiques ont été mesurés à l’aide d’une sonde multiparamètre Multi 3620 IDS (WTW), équipée des sondes FDO 925 (oxygène et température), TetraCon 925 (conductivité) et SenTix 94x-P (pH). Pour étudier la variabilité verticale de ces paramètres, une bouteille Niskin modèle 1010 (General Oceanics, USA), équipée d’un lest de 10 kg fixé à 1,5 m sous la bouteille sur une corde de 20 m, a été utilisée. La distance entre l’extrémité inférieure de la bouteille et le poids permettait d’éviter le contact des échantillons relevés avec les sédiments soulevés par le poids. Le protocole complet de cet échantillonnage se trouve en annexe A.

Dans le but de caractériser d’éventuelles variations au sein de la colonne d’eau, les

relevés des différents paramètres ont ainsi été effectués du fond vers la surface avec un intervalle de 1m. Cette approche a permis de détecter d'éventuelles stratifications.

Sur base des profils physico-chimiques, quatre sites contrastés ont été retenus pour la pêche expérimentale (Fig. 3), en tant que sites représentatifs de la diversité physico-chimique de la lagune. Ces sites entourent l'ensemble des gradients observés (salinité, température, pH, oxygène dissous), assurant que la pêche représente tous les types d'habitats de la lagune.

3.2.2 Pêche expérimentale

La pêche expérimentale visait à capturer la diversité des poissons présents dans les quatre sites préalablement sélectionnés sur la base de leurs contrastes physico-chimiques (cf. section 3.2). Entre le 10 février et le 8 avril 2025, chaque site a été pêché quatre fois, avec un intervalle de 15 à 20 jours. L'agenda détaillé se trouve dans l'annexe B.

En raison d'une combinaison de facteurs (conditions météorologiques défavorables, cyclone, mauvais montage des filets et du braconnage apparent), les captures issues de la pêche n° 2/3 ont été jugées non exploitables pour des analyses statistiques. Une pêche répétée (nommée 2 *bis*) a été réalisée dans les mêmes conditions spatiales trois jours plus tard afin de limiter les biais.

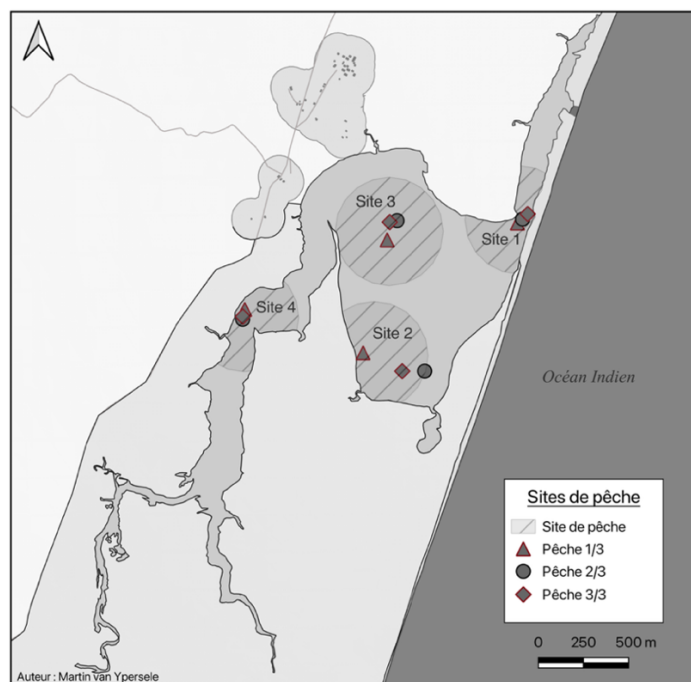


Figure 3: Sites de pêche à travers la zone d'étude (Source: données de terrain, réalisé par l'auteur).

Les captures ont été réalisées à l'aide de filets maillants monofilament montés en batteries (flotteurs en surface, poids aux extrémités), positionnés 50 cm sous la surface lorsque la bathymétrie le permettait. Quatre batteries de quatre filets (un par maille) ont été utilisées, dont les caractéristiques sont reprises dans le tableau 1. La surface unitaire d'une batterie était de 316 m².

Tableau 1: Détail des filets et de leurs mailles, utilisés pour l'échantillonnage ichthyologique

Maille (mm)	40	25	12	8
Longueur du filet (m)	200	100	8	8
Hauteur du filet (m)	1	1	1	1

Les dimensions des mailles ont été sélectionnées en fonction des standards locaux disponibles à Fénériver-Est, tout en couvrant une gamme de tailles suffisantes pour échantillonner les différentes classes de tailles des poissons de la lagune.

La pose et la relève des filets ont suivi le même protocole sur chaque site de pêche. À l'arrivée sur le site, la position GPS était d'abord enregistrée, puis un échantillon d'eau pour l'ADNe était prélevé avant tout contact avec l'eau. Les quatre filets étaient ensuite déployés successivement par des pêcheurs locaux, dans un rayon de 200 mètres autour du point GPS. Les filets étaient laissés en pêche pendant la nuit pour une durée moyenne de 12 heures, entre 17h00 ± 30 minutes et 05h30 ± 30 minutes (voir annexe C pour le détail complet). La relève des filets s'effectuait à l'aube vers 05h30, suivie du triage, de la mensuration et de la documentation des captures.

a) Effort de pêche

L'effort a été calculé, d'après Berninzone et al., 2020 comme :

$$effort = \underbrace{\{(L_{\{filet\}} \times H_{\{filet\}})\}}_{\approx 316 \text{ m}^2} \times temps \text{ a l'eau}(h).$$

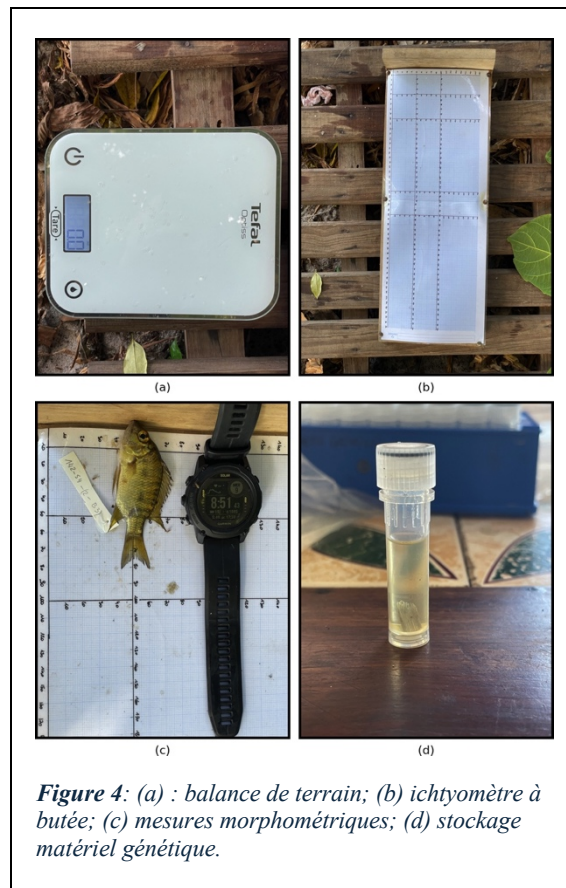
Sur l'ensemble des 16 déploiements, l'effort a varié de 3650 m².h à 4037 m².h (moyenne : ≈ 3794 m².h), assurant ainsi un effort de pêche comparable entre sites et dates (voir annexe C pour le détail).

3.2.3 Échantillonnage complémentaire pour la diversité génétique

Pour compléter la liste des poissons capturés lors des pêches expérimentales et maximiser le nombre d'espèces pour alimenter la bibliothèque génétique, un échantillonnage complémentaire a été réalisé, par achat direct auprès des pêcheurs locaux. Cette approche permet d'inclure dans la bibliothèque génétique, les espèces présentes dans la lagune mais potentiellement non représentées dans les captures des pêches. Les individus morphologiquement différents de ceux obtenus lors de nos pêches étaient sélectionnés visuellement après confirmation de leur provenance lagunaire.

3.2.4 : Mesures morphométriques des individus capturés et achetés

Afin de comparer la structure démographique et la diversité morphologique (taille, poids, stade de développement) des quatre sites, trois traits ont été mesurés chez chaque poisson capturé. Le poids individuel était déterminé en grammes à l'aide d'une balance électronique avec une précision de $\pm 0,5$ g. La longueur totale (LT) et la longueur à la fourche (LF) étaient mesurées en millimètres au moyen d'un ichtyomètre à butée rigide avec une précision de ± 1 mm (Fig. 4). Des photos ont été prises avec un téléphone portable, et des notes étaient consignées pour chaque individu capturé, incluant le nom vernaculaire, la famille, le poids, la LT, la LF et l'heure de la photo.



Durant le travail de terrain, les individus ont été regroupés par morpho-espèces. Ensuite, une première identification taxonomique a été réalisée, à l'aide de FishBase (Froese & Pauly, 2025) (Famille et genre uniquement).

3.2.5 Prélèvements de tissus pour les analyses génétiques et conservation

La procédure consistait à sélectionner trois individus par morpho-espèce et par pêche, dans le meilleur état de conservation possible, sans mutilation due à la méthode de capture. Pour ces individus, moins de 1 cm² de tissu de la nageoire pectorale droite était prélevé à l'aide de ciseaux stérilisés à l'éthanol. L'échantillon était ensuite préservé dans un cryotube pré-rempli d'éthanol à 90 % (photo (d) de la Fig. 4), lui-même disposé dans un cryobox de 8X6 positions. Les individus entiers, sélectionnés étaient marqués et ensuite conservés dans une solution de formaldéhyde 10 %.

Conservation et traçabilité des échantillons:

- Individus entiers : marqués, puis fixés dans une solution de 10 % formaldéhyde (90 % H₂O) dans des fûts plastiques.
- Nomenclature du tag :
 - N = fait référence au numéro du poisson dans l'Excel correspondant au site de pêche.
 - Sx = site de pêche (S1–S4).
 - $(B-C)$ = position du tube dans la cryobox : boîte B (1–3), case C (A1–F8).
 - Exemple (cfr photo (c) , Figure 4): 142 S4 (2-B3) = poisson n° 142 du site 4, échantillon B3 de la boîte 2.

La répartition des échantillons a été définie comme suit : les tissus des nageoires ont été transférés au laboratoire de biologie moléculaire (*OD phylogeny and taxonomy*) de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique à Bruxelles pour analyses génétiques, tandis que les spécimens entiers ont été conservés au laboratoire de l'Université de Fénérive-Est comme collection de référence.

3.2.6 Échantillonnage d'eau pour des analyses de l'ADN environnemental

Des échantillons d'ADN environnemental ont été prélevés avant chaque session de pêche, à l'exception de la pêche 2 *bis* (réalisée trois jours après la pêche 2 sur les mêmes sites),

pour laquelle aucun nouvel échantillonnage n'a été jugé nécessaire compte tenu de la faible variation temporelle. Au total, douze échantillons ont été collectés.

L'objectif de ce protocole est de collecter de l'ADNe depuis l'eau de surface, afin d'obtenir une signature moléculaire des populations ichtyologiques non détectées dans les filets. En raison de l'intérêt conservatoire porté au *Paretroplus polyactis*, une analyse qPCR va également être menée pour établir la présence ou l'absence de cette espèce dans l'environnement de Tampolo.

Les prélèvements ont été réalisés à l'aide du kit "Complete eDNA Sampling Set" (Sylphium, Allemagne), selon les recommandations du fabricant. Le protocole complet de la prise d'échantillons d'ADNe se trouve en annexe D. Afin d'éviter toute contamination anthropique, les échantillons étaient systématiquement prélevés avant la pose des filets.

3.3 Analyses de laboratoire

L'ensemble des analyses de laboratoires ont été réalisées à l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, de début mai à fin juillet 2025.

3.3.1 Identification moléculaire

Parmi les 60 échantillons de nageoires récoltés, 28 échantillons représentant chaque morpho-espèce identifiée ont été sélectionnés pour les analyses génétiques, en maximisant la représentativité taxonomique (un à trois individus par espèce selon la disponibilité et la qualité de conservation). Le tableau reprenant le nombre d'individus sélectionnés par espèces pour les étapes d'extraction et de séquençage est disponible en annexe F.

L'extraction de l'ADN génomique a été réalisée à partir des tissus de nageoires pectorales en utilisant le kit NucleoSpin® Tissue (Macherey-Nagel) selon le protocole standard fourni par le fabricant (annexe E). Les concentrations d'ADN obtenues variaient de 2,68 à 7,54 ng/μL (évaluation par fluorométrie Qubit, Thermo Fisher Scientific, USA).

Des fragments de deux marqueurs mitochondriaux ont ensuite été amplifiés par PCR :

- COI (~ 655 pb) avec le « Fish cocktail » d'amorces (détail en annexe G) (Ivanova et al., 2007),

- 12S rRNA (~ 400 pb) avec les amorces 12Sa/12Sb (Kocher et al., 1989).

Le choix de ces marqueurs moléculaires se justifie par leur utilisation standardisée en phylogénie moléculaire des poissons : le gène COI constitue le marqueur de référence pour le code-barres ADN (*DNA barcoding*) permettant l'identification spécifique, tandis que le gène 12S rRNA fournit des informations phylogénétiques complémentaires pour les analyses intra- et inter-spécifiques (Hebert et al., 2003). Les protocoles détaillés, ainsi que les conditions thermiques de l'amplification sont présentés en annexe G.

L'amplification a été vérifiée par électrophorèse sur gel d'agarose (protocole en annexe H), montrant des taux de réussite de 89% pour COI (25/28) et 96% pour 12S (27/28). Les produits PCR ont été purifiés avec ExoSAP-IT™ (protocole en annexe H) avant séquençage bidirectionnel Sanger chez Macrogen Europe (Amsterdam, Pays-Bas).

3.3.2 Extraction de l'ADN environnemental

L'extraction d'ADN environnemental a été réalisée à partir des échantillons d'eau collectés sur le terrain et selon le protocole SYL002 fourni par le fabricant Sylphium. Cette étape visait à extraire l'ADN présent dans les échantillons et vérifier leur concentration afin de valider leur pertinence pour des analyses moléculaires futures. Le protocole d'extraction a été appliqué aux douze échantillons. Un échantillon blanc (témoin négatif) a également été traité dans les mêmes conditions pour détecter d'éventuelles contaminations croisées.

La quantification de la concentration d'ADN extrait a été effectuée avec un fluorimètre Qubit (Thermo Fisher Scientific, USA). Pour optimiser la détection des faibles concentrations attendues dans les échantillons d'ADN environnemental, 10 µL d'extrait d'ADN pour chaque mesure a été utilisé, au lieu des 2 µL habituels. La préparation avant l'analyse des concentrations a été réalisée avec le kit Qubit dsDNA HS (High Sensitivity) Assay Kit (Thermo Fisher Scientific, USA), spécialement conçu pour la détection de faibles concentrations d'ADN.

3.4 Traitement des données

Toutes les analyses ont été réalisées avec RStudio version 4.4.1. (RCore Team, 2024). L'ensemble des packages utilisés, par section, se trouve en annexe I.

3.4.1 Caractérisation physico-chimique de la lagune

Pour comprendre le contexte environnemental, des cartographies de la bathymétrie et des paramètres physico-chimiques de surface ont été réalisées. Ces cartographies ont été réalisées par interpolation spatiale à partir des données collectées aux 12 stations (section 3.2.1). La méthode d'interpolation par pondération inverse de la distance (Inverse Distance Weighting, IDW) a été appliquée pour estimer les valeurs sur l'ensemble de la lagune (Stachelek et al., 2015). Cette approche a permis de générer des surfaces continues représentant la variation spatiale de chaque paramètre malgré un nombre limité de points de mesure. Les profils physico-chimiques verticaux ont été représentés sous forme de graphiques inversés (surface en haut, profondeur en bas). Les profils ont été tracés pour chaque paramètre en fonction des différentes stations d'échantillonnage.

3.4.2 Diversité ichthyologique et complétude de l'échantillonnage

a) Analyse bioinformatique et identification spécifique:

Les séquences ADN ont été assemblées et corrigées à l'aide du programme CodonCode Aligner (v.12.0) (CodonCode Corporation, 2024). Chaque séquence a ensuite été comparée à la base de données GenBank via NCBI en utilisant l'outil BLAST (Altschul et al., 1990). L'identification spécifique a été retenue lorsque les correspondances présentaient au moins 99 % d'identité et au moins 97 % de couverture (Hubert et al., 2008). Lorsque les deux marqueurs génétiques COI et 12S étaient disponibles, l'identification des espèces était basée sur la concordance des résultats des deux marqueurs. Quand l'un des deux marqueurs n'était pas disponible dans la base de données GenBank, l'identification était validée sur la base d'un seul marqueur génétique, à condition que ce marqueur respecte les seuils fixés. Dans les cas où les résultats BLAST ne permettaient pas une identification génétique fiable (absence des marqueurs dans la banque de données), l'identification spécifique reposait sur les observations morphologiques réalisées sur le terrain. Pour les cas particuliers où les résultats étaient incomplets mais complémentaires entre les deux marqueurs, l'identification spécifique la plus précise disponible était retenue. Enfin, une vérification taxonomique complémentaire a été réalisée afin d'intégrer les éventuelles modifications récentes de nomenclature non prises en compte par GenBank (via NCBI), comme par exemple *Moolgarda cunnesius* (Valenciennes, 1836) récemment renommé *Osteomugil cunnesius* (Valenciennes, 1836) selon Durand et al. (2012).

Les espèces ont également été distinguées selon leur provenance : "pêchées" (protocole standardisé) versus "achetées" (acquisitions complémentaires). Seules les espèces "pêchées", et donc géolocalisées, ont été utilisées pour les analyses de diversité suivante.

b) Complétude de l'échantillonnage

Afin d'évaluer l'exhaustivité de l'inventaire, l'indice de complétude d'échantillonnage fondé sur le taux de couverture de Good (Good, 1953) a d'abord été calculé, lequel estime la proportion de la communauté effectivement échantillonnée à partir du nombre de singletons (F_1 , espèce n'ayant été observée qu'une seule fois) et du nombre total d'individus capturés (N).

$$\hat{C} = 1 - \frac{F_1}{N}$$

Une valeur de \hat{C} proche de 1 témoigne d'un échantillonnage presque complet.

En parallèle, des courbes de raréfaction ont été tracées pour visualiser l'accumulation des espèces en fonction de l'effort : l'une exprime la richesse spécifique selon le nombre d'individus capturés, l'autre selon le nombre d'opérations de pêche. Chaque courbe a été générée à partir de 1 000 permutations aléatoires afin de calculer la moyenne et les intervalles de confiance à 95% (Chao et al., 2012); l'apparition d'une asymptote horizontale indiquerait que l'inventaire tend vers la saturation, c'est-à-dire qu'une prolongation de l'échantillonnage ne permettrait pas de détecter de nouvelles espèces.

Enfin, la richesse asymptotique a été estimée au moyen de deux estimateurs non paramétriques via Chao, 2016. D'abord Chao1 (Chao, 2016), qui estime une borne inférieure de la richesse totale basée sur le fait qu'un grand nombre d'espèces rares (singletons et doubletons (espèces représentées par deux individus)) indiquent qu'il existe peut-être d'autres espèces non recensées dans le milieu. Et ACE (Abundance-based Coverage Estimator), lequel distingue espèces rares et abondantes à partir d'un seuil de dix individus. La comparaison de ces estimations à la richesse observée permet de juger dans quelle mesure l'inventaire obtenu se rapproche de la richesse totale probable du milieu.

3.4.3 Variations spatiales des structures et états des communautés

L'objectif est de comprendre comment la composition des communautés de poissons varie entre les quatre sites d'échantillonnages dans la lagune. Pour cela, plusieurs indicateurs ont été mobilisés : la richesse spécifique, l'abondance, la biomasse, ainsi que des indices de

diversité. Toutes les mesures ont été standardisées pour pouvoir comparer objectivement les sites.

a) Diversité et structure taxonomique

À partir de la liste d'espèces établie par identifications morphologiques et analyses génétiques, les mesures de diversité α ont été calculées pour chaque site : richesse spécifique observée (S, nombre total d'espèces), abondance totale (N, nombre total d'individus capturés) et biomasse totale (masse humide cumulée en gramme). Ces mesures décrivent l'état global de chaque communauté locale (Magurran, 2004). Et afin de comparer équitablement les abondances, la Catch Per Unit Effort a été calculée pour chaque site, exprimant les abondances relatives en captures par unité d'effort.

$$CPUE_i = \frac{\text{"Nombre de captures"}}{\text{"Effort (heures ou traits)"}}$$

Deux indicateurs de CPUE ont été utilisés : CPUE en nombre d'individus ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) pour comparer l'abondance des populations entre sites, et CPUE en biomasse ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) pour évaluer la présence de spécimens de grande taille ou d'espèces à forte biomasse.

b) Indices de diversité locale

Pour caractériser plus finement la diversité et détecter les sites dominés par quelques espèces et ceux à diversité équilibrée, deux indices complémentaires ont été calculés. Premièrement l'indice de Shannon-Wiener (H') qui intègre à la fois le nombre d'espèces et la distribution de leur abondance. Il évalue la diversité d'une communauté en combinant la richesse (nombre d'espèces) et l'uniformité de leurs abondances : plus les abondances sont réparties équitablement, plus l'indice est élevé (Shannon, 1948). Deuxièmement, l'équitabilité de Pielou (J') qui mesure la régularité de la répartition des effectifs entre espèces a été mesurée. Une valeur J' proche de 1 indique que toutes les espèces sont représentées par des effectifs comparables, tandis qu'une valeur proche de 0 signale qu'une ou deux espèces dominent largement la communauté (Pielou, 1975).

c) Structure taxonomique

La similarité des communautés entre site a été analysée grâce à un diagramme de Venn, permettant de visualiser les espèces communes ou exclusives à chaque site (Legendre et al.,

2012). La structure taxonomique des communautés par site a été analysée en exprimant la contribution relative (%) des familles à la biomasse totale, par site. Des diagrammes en barres empilées représentant l'abondance spécifique par site ont également été construits pour visualiser directement les profils d'abondance et identifier les genres dominants par site et les espèces à distribution restreinte.

d) Diversité β

La diversité β a été décomposée selon l'approche de Baselga (2010) utilisant l'indice de Jaccard, qui permet de distinguer les composantes de remplacement (*turnover*) et de différence de richesse (*nestedness*). Et ce, afin d'estimer la différence globale des compositions d'espèces entre sites. Le *turnover* quantifie le remplacement d'espèces entre sites sans changement du nombre total d'espèces, révélant les processus de spécialisation d'habitat, de compétition interspécifique ou de contraintes environnementales locales. Le *nestedness* mesure la composante résiduelle liée à la différence de richesse spécifique entre sites, reflétant les processus de colonisation/extinction, les gradients environnementaux ou les effets de perturbation. Une valeur de *nestedness* proche de 1 signifie que les assemblages pauvres en espèces sont des sous ensembles “parfaits” des assemblages riches. Une matrice sites \times espèces binaire a été construite à partir des données de présence-absence.

e) Structure et état des communautés

Cette analyse vise à évaluer l'état démographique des populations ichtyologiques en caractérisant les structures de taille relatives aux paramètres d'histoire de vie (Berkeley et al., 2004; Shin et al., 2005), identifier les zones refuges potentielles et détecter les signes de pression de pêche sélective sur les grandes tailles dans la lagune (Planque et al., 2010; Ohlberger et al., 2022).

f) Variabilité des tailles et poids

La variabilité entre sites des tailles et poids a été représentée par des boxplots comprenant moyennes, médianes et écarts types pour chacun des sites, toutes captures confondues.

g) Structure démographique des populations

Un jeu de données de référence a été constitué à partir de FishBase (Froese et al., 2025), compilant pour chaque espèce la longueur maximale théorique (L_{max}) et, lorsque disponible, la longueur de première maturité sexuelle (L_{mat}). La taille relative (RL) a été calculée pour permettre la comparaison d'individus d'espèces différentes sur une échelle commune (0 à 1) (Shin et al., 2005).

$$RL = \frac{LT_{\{cm\}}}{L_{max}(cm)}$$

Une classification en classes d'âge à trois catégories a aussi été établie : juvéniles ($LT < L_{mat}$), individus sexuellement immatures; subadultes ($L_{mat} \leq LT < 0,8 \times L_{max}$), reproducteurs de taille intermédiaire et adultes ($LT \geq 0,8 \times L_{max}$) qui sont de grands reproducteurs, avec un seuil conventionnel de 80% de la taille maximale (Froese, 2006). Pour les espèces sans données de L_{mat} , la classification s'appuie uniquement sur la taille relative avec le seuil de 0,8 évitant ainsi de classer par défaut tous les petits poissons comme juvéniles.

3.5 Utilisation de l'intelligence artificielle

La rédaction du présent mémoire a fait appel à l'intelligence artificielle générative, via le modèle GPT o3 (OpenAI, 2025). Cet outil a été utilisé à des fins de reformulation et de correction orthographique de certains passages (syntaxe, fluidité), ainsi que pour apporter une aide à la rédaction de code et à la résolution de problèmes liés à l'utilisation de RStudio. Par ailleurs, l'IA a également servi d'assistant de recherche, notamment pour explorer certaines idées et identifier des mots-clés pertinents pour la recherche bibliographique.

Aucun jeu de données, résultat statistique, figure ou interprétation scientifique n'a été généré par l'IA. Tous ces éléments proviennent exclusivement des travaux de terrain, des analyses réalisées par l'auteur et de la littérature scientifique. Chaque suggestion issue de l'IA a été vérifiée, validée ou rejetée par l'auteur, qui reste seul responsable de l'exactitude, de l'originalité et de l'intégrité académique du contenu final.

4. Résultats

4.1 Dynamique physico-chimique de la lagune

4.1.1 Bathymétrie

La carte bathymétrique (Fig. 5) met en évidence une morphologie de lagune caractérisée par une cuvette centrale, avec des profondeurs maximales de 4,3 m. Les zones périphériques, plus étroites, se caractérisent par de faibles profondeurs (< 1 m) avec des *minima* de 0,6 m. Deux secteurs distincts apparaissent : l'amont (au sud-ouest) et l'embouchure (au nord-est), séparés par la dépression centrale.

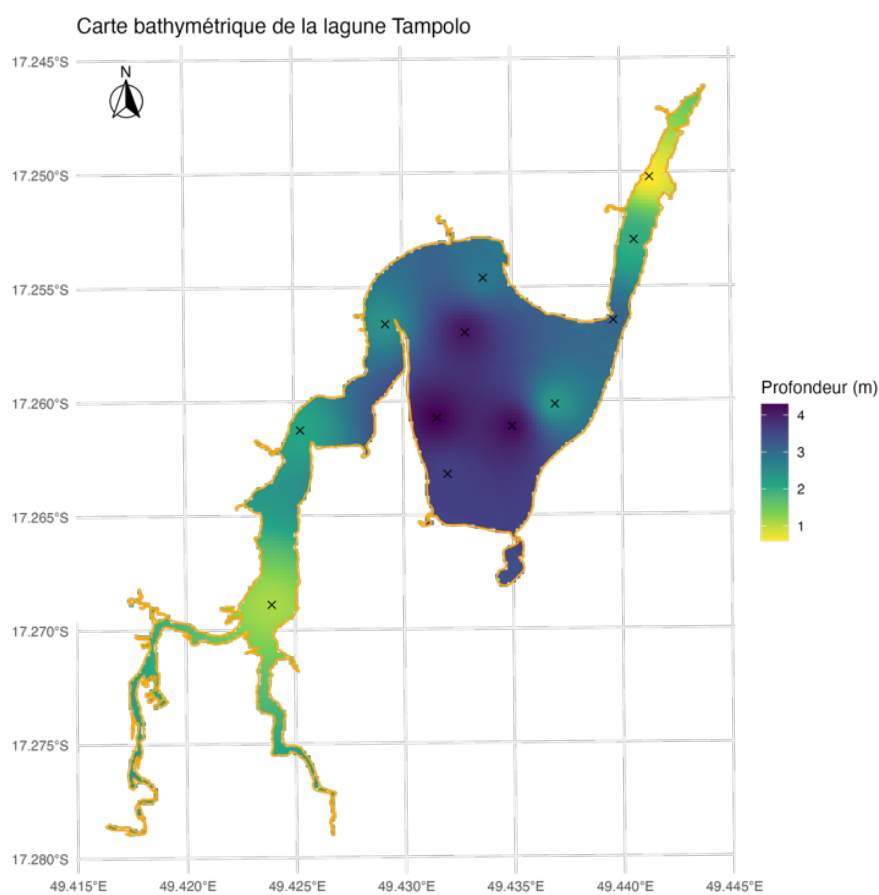


Figure 5: Carte bathymétrique de la lagune Tampolo (réalisé par l'auteur depuis les données de terrain)

4.1.2 Profils de surface

L'examen spatial des paramètres physico-chimiques de surface met en évidence un gradient marqué entre l'extrémité sud-ouest et l'embouchure nord-est de la lagune, avec des températures générales importante (Fig. 6). Les températures varient entre 32,0 °C et 36,5 °C, avec un gradient thermique depuis l'embouchure vers les zones amonts. Les eaux les plus chaudes (> 35 °C) se concentrent dans le bras sud-ouest, tandis que les parties nord-est et centrale affichent des températures plus modérées (32–34 °C). L'oxygène dissous, avec des concentrations comprises entre 7,0 et 7,5 mg.L⁻¹, présente une variation spatiale inverse. Les concentrations les plus faibles ($\sim 7,0$ mg.L⁻¹) se trouvent dans les zones où la température est maximale, c'est-à-dire dans le bras sud-ouest. Inversement, les concentrations les plus élevées ($\sim 7,4$ –7,5 mg.L⁻¹) se trouvent dans les zones les moins chaudes, dans le bassin central et le début du bras sud.

La conductivité, reflet de la salinité, s'échelonne entre 10,3 et 13,5 mS.cm⁻¹. Les minima (10–11 mS.cm⁻¹) sont observés à l'entrée des bras du sud-ouest alors que les maxima (> 13 mS.cm⁻¹) se concentrent dans le bassin central. Enfin, le pH reste relativement homogène

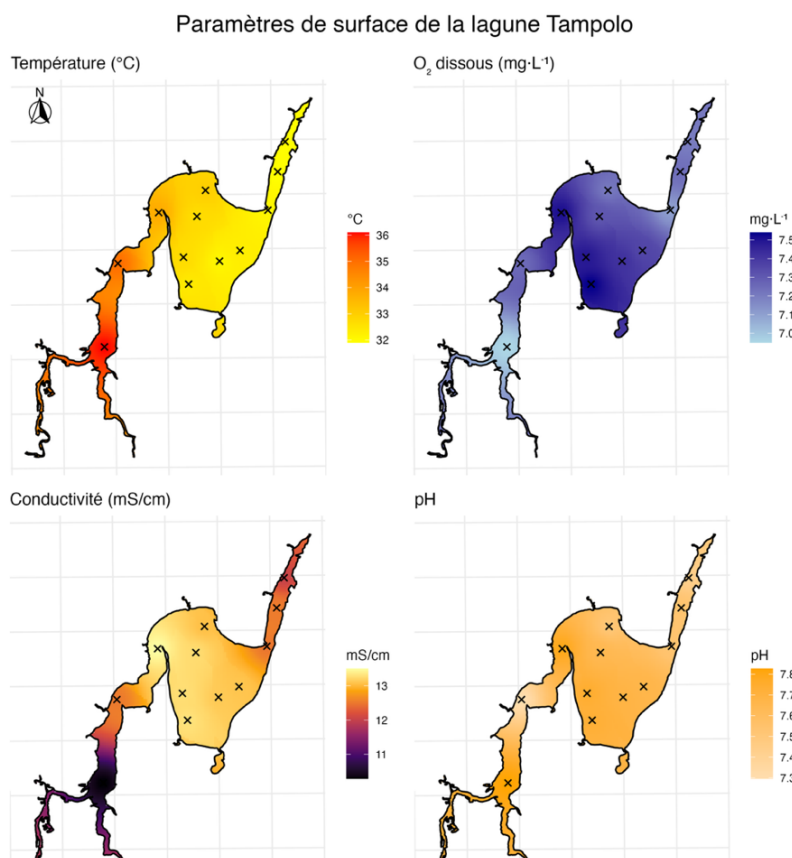


Figure 6: Cartes des 4 paramètres (température (°C), oxygène dissous (mg.L⁻¹), conductivité (mS.cm⁻¹) et pH) de surface de la lagune Tarpolo (réalisés par l'auteur depuis les données de terrain).

d'un point de vue spatial, oscillant entre 7,3 et 7,8. Les eaux du bassin central affichent des valeurs légèrement plus alcalines ($\approx 7,7-7,8$).

4.1.3 Profils verticaux

Les douze profils verticaux analysés (stations 1-12, Fig. 7) montrent une certaine stratification de la colonne d'eau. Globalement, la structure change brusquement autour de 0,8 m, seuil qui sépare une couche superficielle presque homogène d'un compartiment profond fortement différencié. La température reste comprise entre 31,9 °C et 33 °C sur les premiers centimètres, puis augmente régulièrement pour atteindre 37,0 °C à 2,7 m dans la zone 5, soit une amplitude verticale de 5,1 °C. L'oxygène dissous suit une trajectoire similaire où la couche superficielle (7,2–7,5 mg.L⁻¹) présente des concentrations plus faibles qu'au-delà de 0,8 m (9–13,5 mg.L⁻¹). La conductivité montre la plus grande stratification en fonction de la profondeur. Elle ne dépasse pas 13 mS.cm⁻¹ dans la première couche de 1 m et puis elle augmente pour atteindre un maximum de 41,10 mS.cm⁻¹ à 2,6 m en zone 8. La quasi-totalité des stations manifeste un accroissement progressif de la conductivité avec la profondeur. Finalement, le pH présente un intervalle global de 7,3 en surface à 8,1 à 2,80 m de profondeur. Les variations verticales restent généralement inférieures à 0,3 unité dans la majorité des profils, avec une légère tendance à l'augmentation de l'alcalinité dans les couches profondes des zones centrales de la lagune.

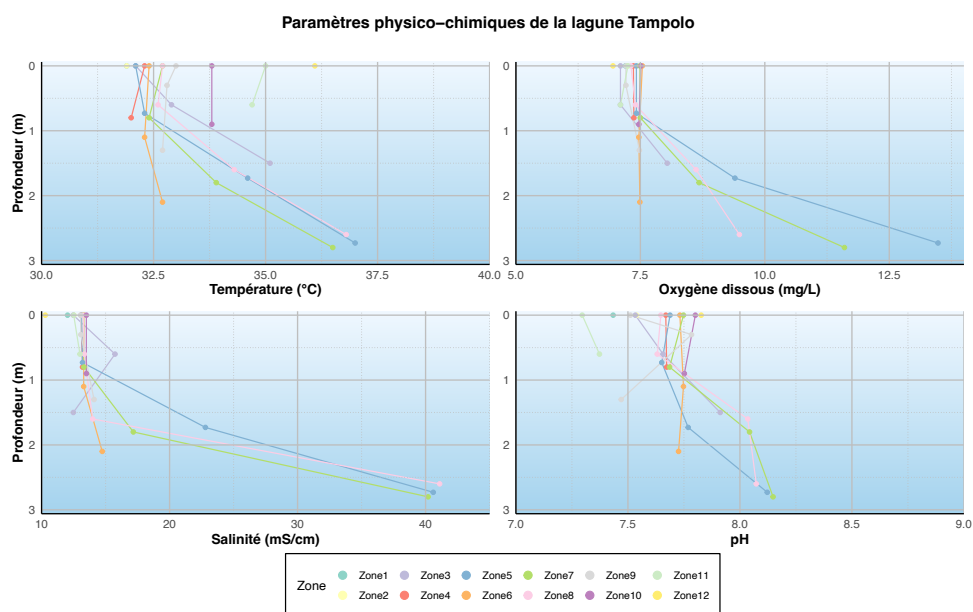


Figure 7: Profils physico-chimiques de la lagune Tampolo, pour la température (haut-gauche), l'oxygène dissous (haut-droite), la salinité (bas-gauche) et le pH (bas-droite) en fonction des stations d'échantillonnage. (Zone = Station).

Les profils présentant les gradients verticaux les plus marqués (stations 5, 7, 8) correspondent naturellement aux secteurs les plus profonds. À l'inverse, les stations peu profondes (stations 1, 2, 12) affichent des paramètres presque homogènes et reprennent les caractéristiques de surface décrites précédemment. La station 6 présente cependant des profils différents des autres stations. Avec une profondeur maximale de 3,6 m, très peu de variations ont été observées entre la surface et la profondeur pour les quatre paramètres.

4.1.4 Sélection des sites de pêche

Sur base des paramètres physico-chimiques et de l'emplacement de ces 12 stations, quatre sites ont été sélectionnés pour les pêches standardisées (figure 8). Ces sites de pêche ont été choisis afin de couvrir un gradient amont-aval, de maximiser l'hétérogénéité environnementale et de maintenir un effort logistique réaliste. Ainsi, la station physico-chimique 3 devient le site de pêche 1 (S1), la station 6 devient le site 2 (S2), la station 8 devient le site 3 (S3) et la station 11 devient le site 4 (S4).

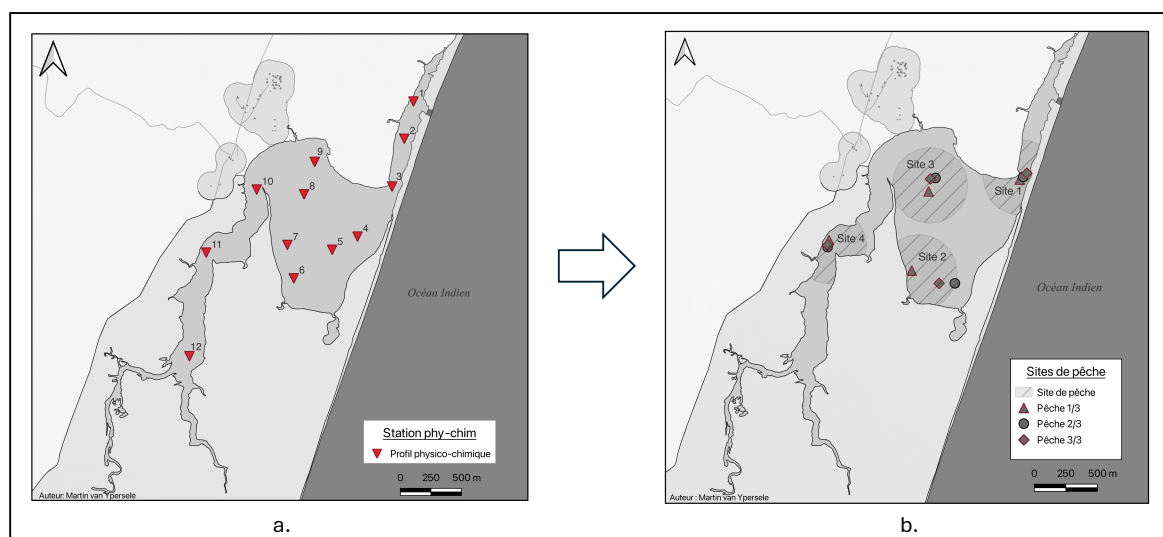


Figure 8: Dissociation des stations physico-chimiques (a) en 4 sites pour la pêche standardisée (b). La station 3 devient le site 1, la station 6 devient le site 2, la station 8 devient le site 3 et la station 11 devient le site 4.

4.2 Diversité ichthyologique et bibliothèque génétique

4.2.1 Inventaire de la faune ichthyologique

Les captures expérimentales réalisées aux quatre sites ont d'abord permis d'identifier 12 espèces appartenant à 11 familles sur la seule base des critères morphologiques. Ensuite,

des poissons ont été achetés auprès des pêcheurs travaillant dans la lagune pour compléter cet inventaire. L'ensemble a porté la liste provisoire à 14 espèces morphologiques. L'analyse génétique de ces 14 espèces provisoires a permis d'élargir l'identification finale à 17 espèces. Cette liste finale de la faune ichthyologique de la lagune est reprise dans le tableau 2, dissociée en fonction de leur statut à Madagascar et leur provenance, par pêche expérimentale ou par acquisition auprès des pêcheurs.

Les analyses génétiques ont mis en évidence l'existence de deux espèces distinctes regroupées sous le nom vernaculaire « Lagnaragna », deux autres sous « Fiamposy » et encore deux sous « Tohô-be ».

La validation des identifications a nécessité de combiner les résultats des deux marqueurs ADN (COI et 12S) en fonction de leur disponibilité. Certaines espèces n'ont pu être confirmées que par un seul marqueur : c'est le cas d'*Ambassis ambassis* (Lacepède, 1802), de *Leiognathus equula* (Forsskål, 1775) et de *Gerres methueni* (Regan, 1920), identifiées uniquement via le gène COI (aucune séquence 12S exploitable dans GenBank), et de *Sauvagella madagascariensis* (Sauvage, 1883), identifiée à l'inverse grâce au 12S en l'absence de référence COI. *Scatophagus tetracanthus* (Lacepède, 1802) est absent des bases de référence pour les deux marqueurs et son identification repose exclusivement sur des critères morphologiques. Cependant les résultats du BLAST pour le gène COI proposait l'espèce proche *Scatophagus argus* (Linnaeus, 1766). Cette correspondance a été écartée car la similarité était en-deçà du seuil nécessaire, avec 91 % de similarité. Enfin, une complémentarité entre marqueurs a pu être exploitée dans certains cas particuliers : par exemple, le gène COI n'a fourni qu'une identification au niveau du genre (*Atherinomorus sp.*), tandis que le gène 12S a permis d'affiner au niveau spécifique en identifiant clairement *Atherinomorus endrachtensis* (Quoy & Gaimard, 1825). La liste finale intègre également les mises à jour taxonomiques récentes afin de constituer une bibliothèque génétique de référence actualisée pour la lagune. Des photographies des espèces rencontrées, et présentes dans le tableau 2, sont reprises dans l'annexe J.

Tableau 2: Liste consensus des 17 espèces de poissons de la lagune Tampolo, validées par les analyses génétiques et morphologiques (avec nom vernaculaire, statut biogéographique). Les individus marqués * sont les individus dont la provenance est l'achat auprès des pêcheurs.

Famille	Genre	Espèce	Nom vernaculaire	Statut (Madagascar)
Ambassidae	<i>Ambassis</i>	<i>ambassis</i> (Lacepède, 1802)	Ambatsy	Natif
Atherinidae	<i>Atherinomorus</i>	<i>endrachtensis</i> * (Quoy & Gaimard, 1825)	Ambo ambo	Natif
Carangidae	<i>Caranx</i>	<i>sexfasciatus</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	Lagnaragna	Natif
		<i>papuensis</i> * Alleyne & Macleay, 1877		Natif
Cichlidae	<i>Ptychochromis</i>	<i>grandidieri</i> Sauvage, 1882	Saroy	Micro-endémisme (NE)
	<i>Oreochromis</i>	<i>mossambicus</i> * (Peters, 1852)	Tilapia	Introduit
Clupeidae	<i>Sauvagella</i>	<i>madagascariensis</i> (Sauvage, 1883)	/	Endémique
Eleotridae	<i>Eleotris</i>	<i>acanthopomus</i> Bleeker, 1853	Debo	Natif
Gerridae	<i>Gerres</i>	<i>filamentosus</i> Cuvier, 1829	Fiampotsy	Natif
		<i>methueni</i> * Regan, 1920		Natif
Gobidae	<i>Oxyurichthys</i>	<i>ophthalmonema</i> (Bleeker, 1856)	Tohy be vava	Natif
	<i>Glossogobius</i>	<i>callidus</i> (Smith, 1937)	Tohô-be	Natif
		<i>giuris</i> (Hamilton, 1822)		Natif
Leiognathidae	<i>Leiognathus</i>	<i>equula</i> (Forsskål, 1775)	Kalama	Natif
Lutjanidae	<i>Lutjanus</i>	<i>argentimaculatus</i> (Forsskål, 1775)	Varavargna	Natif
Mugilidae	<i>Osteomugil</i>	<i>cunnesius</i> (Valenciennes, 1836)	Jebjeb	Natif
Scatophagidae	<i>Scatophagus</i>	<i>tetracanthus</i> (Lacepède, 1802)	Hintagna	Natif

Les analyses comparatives entre sites (α -diversité, β -diversité, structure de taille) qui vont suivre ont été conduites exclusivement sur le jeu de données issu des résultats des pêches standardisées, comprenant 12 espèces, les poissons achetés n'étant pas géoréférencés de façon fiable.

4.2.2 Concentration des échantillons d'ADN environnemental

Les résultats de quantification des concentrations d'ADN dans les échantillons d'eau révèlent la présence d'ADN dans tous les échantillons analysés (Tableau 3). Les concentrations mesurées varient de 0,74 ng/ μ L à 5,08 ng/ μ L, avec une moyenne de $2,30 \pm 1,28$ ng/ μ L.

Tableau 3: Quantité d'ADN extraite des filtres d'ADNe pour chaque site de pêche et chaque campagne de prélèvement.

Échantillon	S1 1/3	S2 1/3	S3 1/3	S4 1/3	S1 2/3	S2 2/3	S3 2/3	S4 2/3	S1 3/3	S2 3/3	S3 3/3	S4 3/3	Blanc
Concentration (ng/ μ L)	0,74	1,54	1,94	2,90	0,94	2,22	2,72	1,17	3,12	1,93	5,08	3,28	0,00

4.2.3 Diversité de la lagune et complétude de l'échantillonnage

Au total 12 espèces différentes de poissons ont été capturées de façon standardisée dans la lagune au cours des campagnes d'échantillonnage, de février à avril 2025. L'abondance totale relevée s'élève à 364 individus capturés, pour une biomasse cumulée de 2188g. La distribution des fréquences révèle une structure communautaire marquée par une forte proportion d'espèces rares : 6 singletons et 2 doubletons sont observés.

La complétude de l'inventaire réalisé a été évaluée à l'aide de l'indice de couverture de Good (\hat{C}), dont la valeur calculée est de 0,984. Cette valeur, très proche de 1, indique que la composante dominante de la communauté a bien été échantillonnée. Cependant, la présence de 6 singletons suggère fortement une présence d'espèces rares dans la communauté.

Les courbes de raréfaction confirment visuellement ces résultats (Fig. 9). Les courbes montrent une augmentation progressive de la richesse spécifique sans atteindre une asymptote nette.

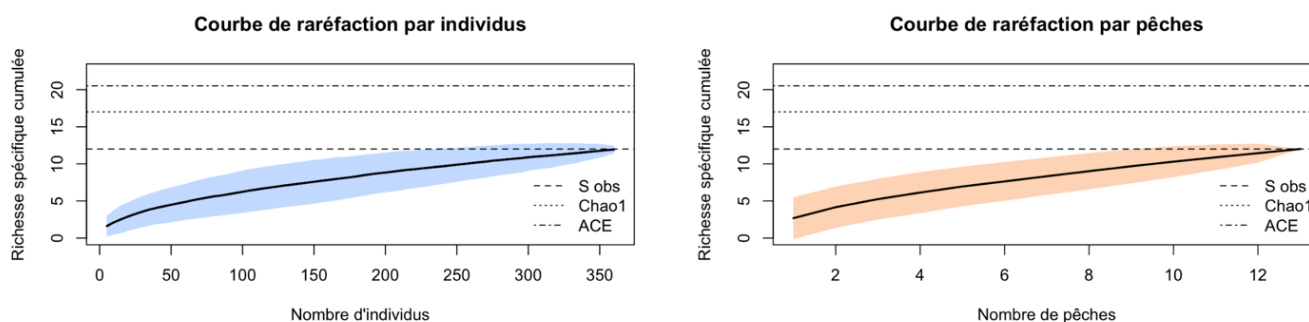


Figure 9: Courbes de raréfaction de l'inventaire ichthyologique de la lagune Tampolo en fonction (à gauche) du nombre d'individus et (à droite) du nombre de pêches réalisées. La ligne Sobs représente le nombre d'espèces observées (12) et les lignes Chao1 et ACE représentent le nombre d'espèces estimées par ces indices : (17) et (21) respectivement. Les zones de couleur représentent les intervalles de confiance à 95 %.

Pour la courbe par individus, la pente de la richesse cumulée se réduit mais reste positive au-delà de 300–350 individus. La courbe basée sur les pêches présente une richesse qui augmente encore légèrement après 12 pêches, reflétant une variabilité inter-pêches plus importante. Dans les deux cas, l'absence d'asymptote horizontale indique que l'échantillonnage, malgré son ampleur, n'a pas entièrement saturé l'inventaire et qu'une fraction supplémentaire de diversité reste probablement non détectée.

Les estimateurs non paramétriques suggèrent une richesse réelle supérieure à celle observée. En effet, Chao1 estime la richesse asymptotique à 17 espèces, soit cinq espèces supplémentaires non observées durant les échantillonnages. Tandis que ACE, qui tient compte

de la distinction entre espèces rares et abondantes, propose une estimation légèrement plus élevée d'environ 20 à 21 espèces.

4.3 Comparaisons spatiales

4.3.1 Variations spatiales de la diversité α et β entre les sites

Les assemblages de poissons présentent des différences marquées d'un site de pêche à l'autre (Tableau 4). Le site S4 se distingue par sa densité numérique importante et sa richesse spécifique maximale, par rapports aux autres sites. Au site S2, la biomasse la plus élevée est enregistrée malgré une abondance modérée, générant ainsi la capture par unité d'effort (CPUE) par biomasse la plus élevée et signalant la présence de grands (et lourds) individus. À l'opposé, le site S1 affiche les valeurs les plus faibles pour l'ensemble des caractéristiques.

Tableau 4 : Variation inter-site de la richesse spécifique, de l'effort de pêche et de la capture par unité d'effort (CPUE), toutes pêches confondues.

Site	Abondance	Richesse	Biomasse (g)	Effort (m ² ·h)	CPUE indiv. (ind·m ⁻² ·h ⁻¹)	CPUE biomasse (g·m ⁻² ·h ⁻¹)
S1	46	6	244	15 134	0,00304	0,0161
S2	97	5	820	15 200	0,00638	0,0539
S3	78	5	560	15 376	0,00507	0,0364
S4	143	7	566	15 000	0,00953	0,0377

La richesse spécifique demeure relativement stable entre les sites (cinq à sept espèces), malgré les variations d'abondance et de biomasse observées.

L'analyse des indices de diversité suggère des différences entre sites (Tableau 5). Pour le site S3, l'indice de Shannon-Wiener ($H'=0,737$), et l'équitabilité ($J' = 0,458$) sont les plus élevés, révélant une diversité élevée et homogène. À l'inverse, les sites S2 et S4 présentent des indices avec des valeurs plus faibles, révélant une dominance marquée d'espèces spécifiques.

Tableau 5: Indice de diversité (Shannon et Pielou) en fonction des différents sites.

Site	Indice de Shannon (H')	Équitabilité de Pielou (J')
S1	0,703	0,392
S2	0,429	0,266
S3	0,737	0,458
S4	0,394	0,202

Le diagramme de Venn (Fig. 10) met en évidence plusieurs espèces communes aux quatre sites, notamment *Ambassis ambassis*, *Ptychochromis grandidieri* et *Leiognathus equula*. À l'inverse, des genres comme *Eleotris*, *Gerres* et *Oxyurichthys* sont exclusifs à S1, tandis que *Caranx* et *Sauvagella* n'apparaissent qu'au site S4. *Lutjanus* et *Scatophagus* n'ont été capturés, respectivement, qu'au site 2 et au site 3.

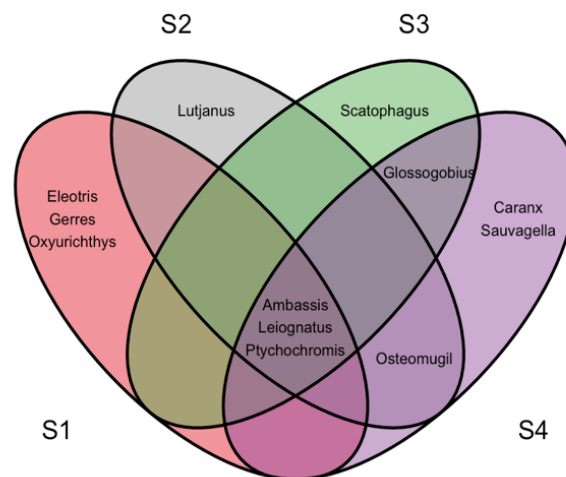


Figure 10 : Diagramme de Venn représentant la répartition des espèces de poissons entre les quatre sites (les intersections indiquent le nombre d'espèces communes).

L'analyse de l'abondance relative des espèces (Figure 11) révèle une dominance significative d'*Ambassis ambassis*, qui constitue à elle seule plus de 87 % de l'abondance totale observée, avec une variation locale allant de 38 individus (S1) jusqu'à 132 individus (S4). Cette espèce représente également une part importante de la biomasse totale, atteignant jusqu'à 83 % de la communauté au site S4.

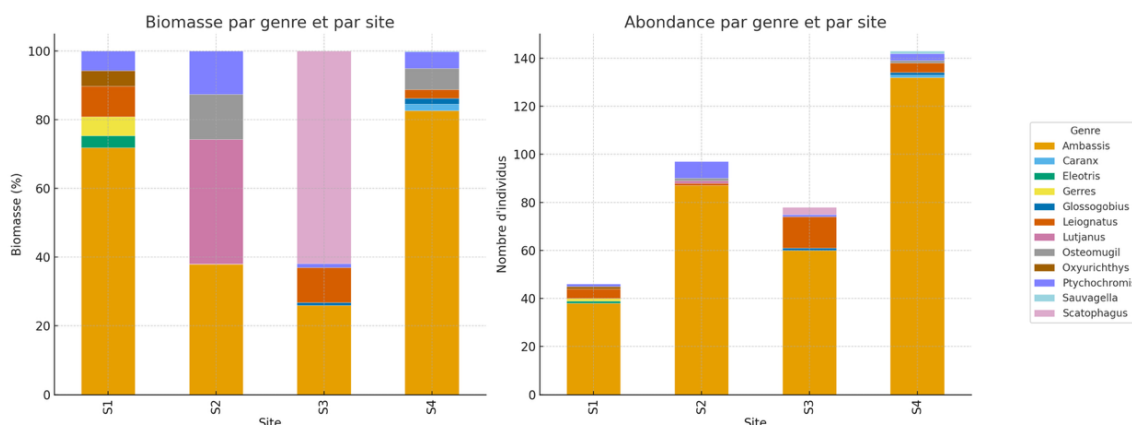


Figure 11: Variation de la biomasse (gauche) et de l'abondance (droite) par rapport aux sites de pêche et par genre.

Certaines espèces, numériquement rares, contribuent de manière importante à la biomasse, soulignant une dissociation entre biomasse et abondance. À S2, par exemple, un unique individu de *Lutjanus argentimaculatus* représente à lui seul 36 % de la biomasse du site, tandis que sept individus de *Ptychochromis grandidieri* contribuent à hauteur de 13 % de la biomasse. Cette dissociation entre biomasse et abondance se retrouve également au site S3, où seulement trois individus de *Scatophagus tetracanthus* constituent environ 62 % de la biomasse locale. Ces observations soulignent la coexistence d'espèces abondantes de petite taille avec des espèces rares mais individuellement plus imposantes.

Les compositions ichthyologiques des différents sites ont été comparées *via* le calcul de la diversité β (Fig. 12).

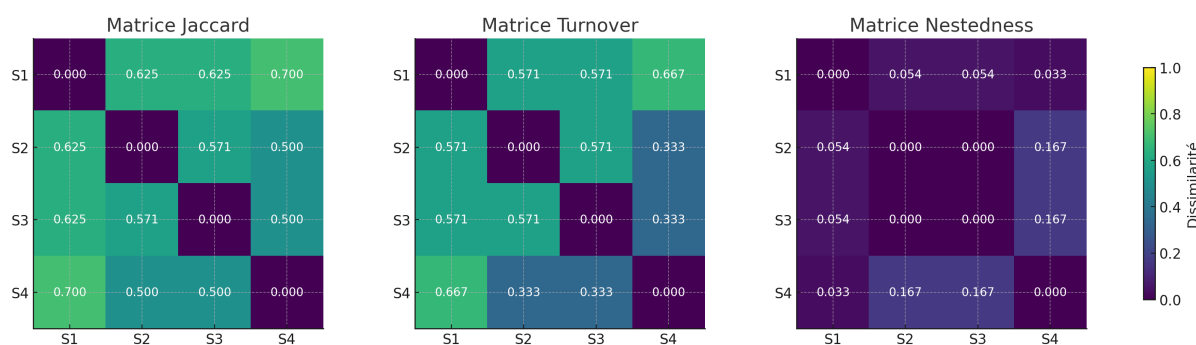


Figure 12 : Matrice de Jaccard (gauche), du turnover (centre) et de Nestedness (droite) entre les 4 sites.

Les résultats de l'indice de Jaccard, indiquent une nette prédominance de la composante *turnover* dans la structuration spatiale des communautés ichthyologiques. Ainsi, pour la majorité des comparaisons, le turnover représente plus de 90 % de la dissimilarité totale mesurée par l'indice de Jaccard, notamment pour les comparaisons impliquant les paires de sites S1–S2, S1–S3 et S2–S3. Le site S1 présente systématiquement les plus fortes dissimilarités avec les autres sites, avec des valeurs d'indice de Jaccard comprises entre 0,625 et 0,700. La composante turnover atteint son maximum entre S1 et S4, avec une valeur de 0,667, soulignant une différence marquée de composition spécifique. À l'inverse, la comparaison entre les sites S2 et S3 montre une absence de nestedness, malgré un turnover important (0,571). Ce résultat indique que les sites possèdent une richesse spécifique comparable mais une composition différente.

4.3.2 Structure et état des communautés

L'analyse biométrique des captures révèle une différence entre les quatre sites d'échantillonnage, particulièrement pour les distributions de poids (Fig. 13). Les distributions et les boxplots révèlent que S2 présente à la fois des individus de forte masse et la plus grande variabilité, tandis que S4 montre un spectre de poids le plus restreint.

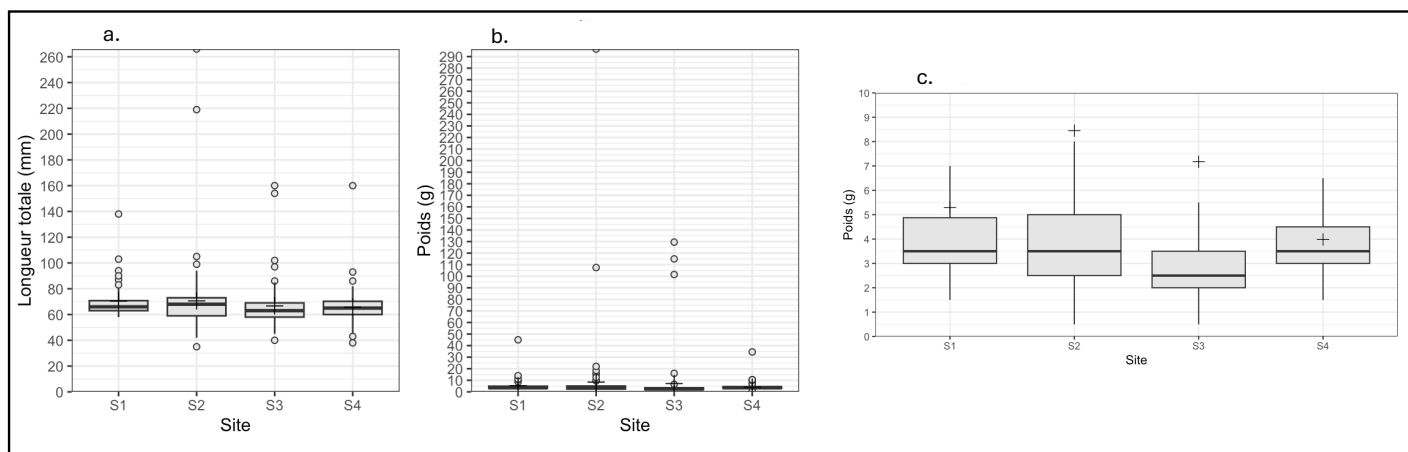


Figure 13 : Boxplot de la répartition des tailles (a) et des poids (b) en fonction des sites. Zoom sur la répartition des poids (c), sans outliers pour visualiser les résultats.

Le poids moyen par individu varie d'un site à l'autre, atteignant une valeur maximale au site S2 ($8,45 \pm 31,50$ g) et une valeur minimale au site S4 ($3,99 \pm 3,11$ g). Les sites S1 et S3 présentent des poissons de poids moyen intermédiaire (S1: $5,29 \pm 6,64$ g; S3 : $7,17 \pm 22,00$ g). Les grands écarts-types observés en S2 et S3 s'expliquent par la présence de quelques gros individus, entraînant une distribution fortement asymétrique des poids. Lorsque les valeurs extrêmes sont exclues de l'analyse, les poids médians restent similaires entre sites, oscillant entre 2,5 g (S3) et 3,5 g (S1, S2 et S4).

La longueur totale moyenne présente une variabilité inter-site modérée, allant de $65,8 \pm 12,2$ mm à S4 jusqu'à $70,6 \pm 28,1$ mm à S2. Les médianes des longueurs totales sont très proches entre les sites, situées entre 63 mm (S3) et 68 mm (S2). Le site S2 se démarque par une variabilité importante des longueurs, résultant principalement de la présence d'un individu exceptionnellement grand ($LT \approx 265$ mm). À l'inverse, les autres sites (S1, S3, S4) montrent une distribution relativement homogène, avec une variabilité réduite et peu de valeurs extrêmes.

La distribution des longueurs relatives ($RL = LT/L_max$) révèle une structuration démographique différente entre les quatre sites étudiés (Fig. 14). L'ensemble des valeurs de RL observées oscille entre 0,15 et 0,75, avec une absence marquée d'individus atteignant le

seuil conventionnel de maturité ($RL \geq 0,8$). Les moyennes des RL diffèrent légèrement entre les sites, allant de 0,395 (site S3) à 0,436 (site S1).

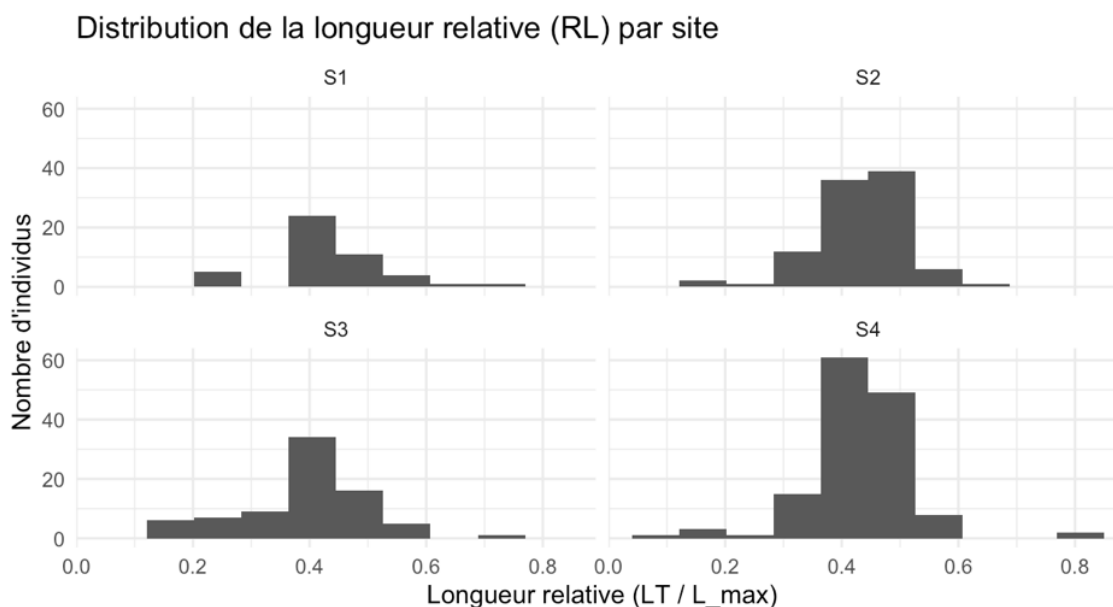


Figure 14: Répartition des longueurs relatives en fonction des sites de pêche.

Malgré ces différences modérées, les quatre distributions partagent des caractéristiques communes: une forte concentration des individus dans les classes comprises entre 0,30 et 0,50, et une raréfaction des individus présentant des RL supérieures à 0,60. Le site S1 présente une fourchette dominante de 0,35-0,50 et un pic à $\sim 0,42$. Le site S2, par contre, montre un pic principal à 0,45 avec une distribution légèrement plus étalée s'étendant de 0,25 à 0,60 et présence d'un faible contingent de petits individus ($< 0,30$) mais raréfaction rapide au-delà de 0,55. Le site S3 affiche la distribution la plus resserrée vers les petites tailles (0,30-0,45) avec un pic à 0,38, correspondant à la RL moyenne la plus faible observée. Le site S4 se distingue par l'intervalle le plus étendu (0,30-0,65) et une distribution présentant un léger aplatissement et s'étendant jusqu'à 0,55-0,65, constituant le seul site où quelques individus atteignent des tailles moyennes à élevées.

L'analyse de la répartition des captures selon les classes d'âge biologique (juvéniles, subadultes, adultes) met en évidence une structure démographique très homogène entre les sites, dominée à 80-90 % par des individus subadultes (Fig. 15). Les juvéniles représentent entre 8 % (S4) et 20 % (S3) des captures. Les adultes, définis comme les individus ayant atteint ou dépassé $0,8 \times L_{\max}$, sont quasiment absents ($< 2\%$).

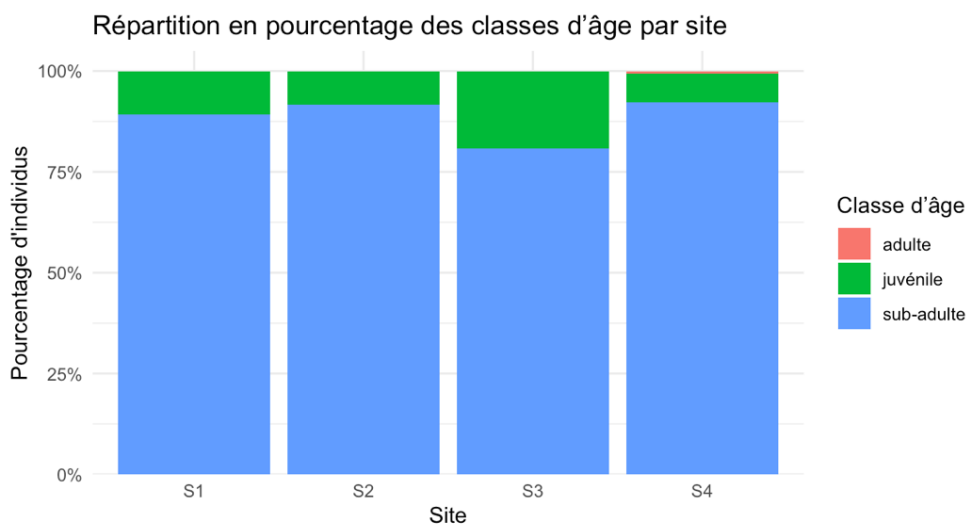


Figure 15 : Répartition (en pourcentage) des juvéniles, sub-adultes et adultes dans les captures de chaque site de la lagune Tampolo.

5. Discussion

Les lagunes, zones de transition entre eaux douces et marines, jouent un rôle écologique et socio-économique important mais demeurent sous-étudiées et peu protégées (Barbier et al., 2011). La lagune Tampolo, au nord-est de Madagascar, illustre bien ces enjeux. Bordée par une forêt littorale classée en Nouvelle Aire Protégée (NAP) depuis 2015, la lagune elle-même n'a fait l'objet d'aucune étude scientifique préalable. Elle reste dépourvue de toute mesure de gestion ou de protection officielle. Or, les communautés locales dépendent étroitement de ces ressources halieutiques, qui montrent des signes d'épuisement (Gough et al., 2022). En effet, l'absence de réglementation (maillage des filets, périodes de fermeture) a conduit à une surexploitation menaçant le renouvellement des stocks (Le Manach et al., 2012). Dans ce contexte, le présent travail fournit les premières données intégrées sur la lagune Tampolo. Il vise à évaluer son état écologique et à orienter vers une gestion durable. Les résultats sont discutés ci-après selon les objectifs spécifiques mentionnés en introduction, chaque analyse étant accompagnée de pistes de gestion concrète pour la conservation de cet écosystème.

5.1 Contexte environnemental : dynamique physico-chimique de la lagune

Les relevés effectués entre février et avril 2025 décrivent une lagune peu profonde (max~4,3 m) à la dynamique physico-chimique particulière, marquée par de fortes stratifications verticales et des gradients horizontaux nets. La bathymétrie révèle une cuvette centrale atteignant ~4 m, encerclée par des zones peu profondes (<1 m). Cette morphologie compartimente le plan d'eau en secteurs amont et aval relativement isolés, contribuant à des variations locales de température, de salinité et d'oxygénation, typiques des lagunes côtières (Kankara et al., 2020).

En surface, on observe un gradient physico-chimique de l'embouchure (côté nord-est) vers l'extrémité opposée (sud-ouest). Les eaux proches du grau sont plus fraîches (≈ 32 °C) et affichent une conductivité/salinité modérément élevée (~ 13 mS.cm⁻¹). Vers le sud de la lagune, en revanche, la température de surface augmente significativement (≈ 36 °C dans le bras sud-ouest) et la conductivité tend à diminuer légèrement (~ 10 – 11 mS.cm⁻¹). Ce schéma indique qu'en situation de lagune fermée (aucune connexion directe avec la mer, condition dans lesquels les paramètres ont été relevés), les eaux superficielles de l'amont subissent un piégeage thermique et un apport relatif d'eau douce (ruisseaux forestiers). Cela abaisse localement la salinité (Newton & Mudge, 2003), favorisant un gradient horizontal de température et de salinité dans la couche superficielle. Le pH demeure globalement neutre à légèrement alcalin (7,3–7,8) avec peu de variation spatiale. L'oxygène dissous de surface reste dans une fourchette assez homogène ($\sim 7,0$ – $7,5$ mg.L⁻¹), les valeurs les plus basses étant mesurées dans l'extrémité confinée du bras sud-ouest, et les plus élevées dans le bassin central et vers l'embouchure. Globalement, ces paramètres traduisent des conditions de surface chaude, bien oxygénées et saumâtres, avec un gradient de salinité décroissant de l'embouchure vers l'amont de la lagune.

En profondeur, la lagune présente une stratification marquée et inhabituelle dès ~0,8 m. La salinité (évaluée par la conductivité) quadruple entre la surface et le fond, atteignant jusqu'à 41,1 mS.cm⁻¹ en profondeur. Cela témoigne d'une évaporation intense et/ou d'intrusions marines (de Barros et al., 2017; Boutron et al., 2021). De plus, et contrairement aux systèmes classiques, la température augmente avec la profondeur. Elle atteint un maximum de 37,0 °C à 2,7 m de profondeur dans la cuvette centrale (contre ~ 32 °C en surface). Ce profil inhabituel correspond aux caractéristiques des lacs héliothermes (Por, 1969). Dans ces systèmes, la

chaleur solaire est piégée en profondeur par une couche hypersaline dense, empêchant la convection thermique. Cette halocline et une telle stratification inverse de température sont typiques des lagunes semi-fermées comme Tampolo, dont le grau ne s'ouvre qu'épisodiquement, limitant le mélange des couches d'eau (causes : fortes pluies, crues cycloniques, marées de tempête, ouverture d'origine anthropique) (Por, 1969 ; Newton et al., 2003 ; Pérez-Ruzafa et al., 2011). Par ailleurs, l'oxygène dissous montre un patron de variation atypique en augmentant en profondeur, sous le seuil de 0,8 m. Les valeurs enregistrées oscillent entre 9 et 13 mg.L⁻¹, avec un maximum de 13,48 mg.L⁻¹ (soit environ 170 % de saturation à ~30 °C). Cette sursaturation peut résulter d'une production photosynthétique benthique (Hawes et al., 2014 ; Wang et al., 2021 ; Clance, 2022), ou d'une intrusion ponctuelle d'eau marine riche en oxygène, à travers les sédiments sableux (Anschutz et al., 2009).

Ces caractéristiques physico-chimiques peuvent avoir des implications écologiques. En effet, la stratification peut limiter certains déplacements verticaux de la faune aquatique : les poissons pourraient éviter les eaux de fond trop salées et chaudes, restreignant leur habitat (Beck et al., 2001). Ce phénomène peut réduire la capacité d'accueil de la lagune en période de fermeture prolongée. Les couches profondes présentent des conditions plus contraignantes pour les espèces dulçaquicoles (forte salinité, température élevée). Cependant, elles peuvent présenter un habitat favorable pour les espèces marines ou euryalines, habituées aux variations de salinité (Nagelkerken et al., 2002). Cette distribution, en fonction des tolérances physiologiques des différentes espèces, peut conduire à une structuration complexe de la communauté ichthyologique (Casini et al., 2020). Cette hypothèse devrait être explorée dans de futurs travaux.

5.2 Richesse et complétude de l'inventaire

Avec ses 166 hectares, la lagune Tampolo abrite une communauté ichthyologique relativement diversifiée bien que déséquilibrée dans sa structure d'abondance. Sur l'ensemble de l'échantillonnage standardisé (4 sites, pêches répétées), 12 morpho-espèces de poissons ont été capturées pour un total de 364 individus et ~2,2 kg de biomasse. En ajoutant les achats auprès des pêcheurs locaux et les espèces révélées par la génétique, on obtient 17 espèces essentiellement résidentes, mais avec quelques individus visiteurs appartenant à des taxons océanodromes tels que *Caranx* et *Lutjanus*. Ainsi, la richesse spécifique observée lors de l'étude se situe entre 12 et 17 espèces selon que l'on considère uniquement les prises standardisées ou l'inventaire élargi. Ce niveau de diversité α est comparable à celui rapporté

pour d'autres petites lagunes tropicales et estuarières côtières de taille similaire, qui hébergent souvent de 10 à 30 espèces de poissons typiques (mélange d'espèces résidentes et de visiteurs marins) (Beck et al., 2001; Barbier et al., 2011).

L'apport de l'analyse génétique (codes-barres COI et 12S) a permis de lever des ambiguïtés taxonomiques liées à l'utilisation de noms vernaculaires. Elle a permis l'identification d'espèces jusque-là confondues sous un même nom local. Trois groupes, confondus sur le terrain, ont été trouvés : sous le nom vernaculaire "*Lagnaragna*" se cachent deux carangues (*Caranx sexfasciatus* et *Caranx papuensis*), "*Fiampotsy*" regroupe deux espèces de *Gerres*, et "*Tohô-be*" correspond à deux gobies indifférenciables morphologiquement (*Glossogobius spp.*). Sans le barcoding ADN, cette diversité spécifique serait restée inaperçue, confirmant la valeur ajoutée de l'approche génétique pour constituer un inventaire ichthyologique.

Au-delà du décompte des espèces, l'identification génétique a mis en évidence la présence d'espèces d'importance particulière pour la conservation. Sur les 17 espèces recensées, 14 sont autochtones à Madagascar, dont deux strictement endémiques (*Ptychochromis grandidieri* et *Sauvagella madagascariensis*). Ces deux taxons endémiques illustrent la contribution de Tampolo au patrimoine biologique malgache : *P. grandidieri* est un cichlidé micro-endémique régional, connu seulement du nord-est de l'île, tandis que *S. madagascariensis* est endémique de la côte Est malgache. La présence de telles espèces, confinées à une aire restreinte, confère à la lagune une forte valeur écologique et justifie des mesures de protection ciblées (Jumani et al., 2022). En effet, bien que les milieux de transition (estuarières, lagunes) présentent en moyenne un taux d'endémisme plus faible (~7 %) que les eaux douces continentales (Fricke et al., 2018), ils peuvent abriter localement des espèces dont la survie dépend de la gestion de ces habitats spécifiques. Il serait donc intéressant d'intégrer ces espèces endémiques dans les priorités de conservation. Par exemple, en surveillant de près l'état de leur population et en sensibilisant les pêcheurs à leur vulnérabilité, il pourrait être envisagé de classer *P. grandidieri* comme espèce d'intérêt local nécessitant des quotas de capture ou des tailles minimales pour éviter son déclin.

Par ailleurs, l'inventaire a également confirmé la présence d'une espèce allochtone introduite, *Oreochromis mossambicus*. Ce poisson exotique est réputé invasif et peut avoir un impact négatif sur les écosystèmes aquatiques indigènes, en réduisant la nourriture disponible, ou encore en dégradant des habitats par fouissage (Firmat et al., 2013). Une piste de gestion serait de contrôler cette espèce afin de limiter sa prolifération au détriment des espèces autochtones.

Malgré le nombre d'espèces identifiées via un échantillonnage de pêches standardisées et d'achats auprès des pêcheurs, plusieurs indices suggèrent que l'inventaire n'a pas encore décrit toute la diversité de Tampolo, notamment en ce qui concerne les espèces à faible abondance. La structure des fréquences de capture est assez déséquilibrée. Une seule espèce, *A. ambassis*, constitue 87% des individus capturés dans la lagune, alors que la moitié des espèces n'est représentée que par un individu (singleton). Ce déséquilibre entraîne donc une surestimation de la complétude de l'échantillonnage par l'indice de couverture de Good ($\hat{C} = 0,984$). Cet indice reflète surtout la proportion d'individus échantillonnés et non pas la proportion d'espèces ($\hat{C} = 1 - F_1/N$). Dans notre cas, la forte proportion d'*A. ambassis* "dilue" mathématiquement le poids des espèces rares.

Cette nuance est confirmée avec les courbes de raréfaction. En effet, elles ne montrent pas d'asymptote franche, confirmant visuellement que la richesse taxonomique continue d'augmenter avec l'effort d'échantillonnage. Les deux estimateurs non paramétriques convergent également vers une richesse supérieure à ce qui a initialement été capturé, avec un total d'environ 17 à 20 espèces, soit 5 à 9 espèces de plus que les 12 morpho-espèces capturées. Autrement dit, si la composante dominante de la lagune est quasiment entièrement échantillonnée, la composante discrète ou occasionnelle reste sous-représentée. Il serait intéressant d'intensifier l'effort d'échantillonnage sur les habitats ou périodes susceptibles d'héberger ces taxa peu fréquents, ainsi que d'exploiter le potentiel de l'ADN environnemental pour obtenir des données plus complètes sur l'ichtyofaune de la lagune Tampolo.

5.3 Bibliothèque génétique et ADN environnemental

L'un des objectifs spécifiques de ce travail est de constituer une bibliothèque génétique de référence pour les poissons de Tampolo, outil pour de futures études de biodiversité et de suivi environnemental dans la région. La bibliothèque établie pour les 17 espèces de Tampolo comble plusieurs lacunes de GenBank (CO1 ou 12S manquants pour *Ambassis ambassis*, *Leiognathus equula*, *Gerres methueni* ou *Sauvagella madagascariensis*) et fournit, pour la première fois, une séquence de référence pour *Scatophagus tetracanthus*, enrichissant la connaissance globale de ce taxon. L'usage conjoint des marqueurs CO1 et 12S s'est révélé décisif : lorsqu'un seul gène ne permettait qu'une assignation générique (*Atherinomorus* sp.), l'autre assurait une identification spécifique.

La détection d'ADN environnemental dans l'ensemble des échantillons collectés confirme la viabilité du protocole d'échantillonnage mis en place et valide la pertinence de ces

échantillons pour des analyses moléculaires ultérieures. Les concentrations obtenues sont suffisantes pour envisager des analyses par qPCR sur des espèces d'intérêt ou des approches de metabarcoding pour caractériser la diversité ichthyologique de la lagune. Un cas pratique illustrant cet intérêt est le cas du cichlidé endémique *Paretroplus polyactis*, autrefois signalé dans la lagune mais jamais capturé lors de nos campagnes ni par les pêcheurs locaux. Cette absence de *P. polyactis* indique que l'espèce a vraisemblablement disparu de Tampolo, sans doute victime de la surpêche locale ciblant ce poisson prisé. Une analyse qPCR permettrait de découvrir de potentielles populations relictuelle pour cette espèce.

5.4 Structure des communautés et domination d'*Ambassis ambassis*

La communauté ichthyologique est dominée numériquement par une seule espèce, *Ambassis ambassis* (87 % de l'abondance totale). Cette domination numérique se reflète dans la distribution des fréquences de capture : pas moins de 6 espèces sont des *singletons* et deux autres sont des *doubletons*. Autrement dit, 8 espèces sur 12 capturées sont considérées comme rares (≤ 2 individus) dans l'inventaire. Les indices de diversité soulignent ce déséquilibre : l'indice de Shannon global reste faible en raison de la très faible équitabilité. Cette structure en "espèce à dominance" est souvent caractéristique de milieux soumis à des stress écologiques ou à des perturbations : quelques espèces pionnières tolérantes y prolifèrent, tandis que de nombreuses espèces moins adaptées subsistent en faibles densités (Worm et al., 2006 ; García-Rubies et al., 2013). On peut aussi y voir le symptôme d'une communauté appauvrie fonctionnellement, potentiellement dû à des pressions anthropiques (surpêche sélective, dégradation de micro-habitats) ou naturelles (conditions physico-chimiques extrêmes) qui favorisent certaines espèces au détriment d'autres (Tickner et al., 2020).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la dominance d'*A. ambassis* à Tampolo. D'un point de vue écologique, cette espèce est typique des milieux estuariens et lagunaires : elle est de petite taille et atteint rapidement sa maturité sexuelle ; elle prolifère dans les eaux calmes riches en plancton (Dyer et al., 2015). Par ailleurs, la raréfaction des prédateurs supérieurs dans la lagune a pu lever une pression de prédation sur *A. ambassis*, lui permettant d'essaimer sans régulation *top-down* (García-Rubies et al., 2013). La surpêche ciblant préférentiellement les poissons de plus grande taille est un phénomène qui aboutit souvent à la prolifération de petites espèces auparavant contrôlées par ces prédateurs ou concurrents (Pauly et al., 1998; Essington et al., 2006). Les quelques espèces prédatrices ou de grande taille (Carangidae, Lutjanidae)

sont très peu représentées, laissant un vide trophique chez les tops prédateurs. On peut imaginer une communauté déséquilibrée par les activités de pêche. Ce constat s'inscrit dans la problématique plus générale de l'appauvrissement écologique lié à la surexploitation. Les stocks de grands poissons s'effondrent, entraînant une simplification des réseaux trophiques au profit d'espèces de plus bas niveau trophique (Pauly et al., 1998). Ici, à Tampolo, ce mécanisme est plausible : *A. ambassis*, avec son régime planctonophage (Dyer et al., 2015), a pu profiter de l'effondrement des carnivores de grandes tailles pour proliférer.

La domination monospécifique d'*A. ambassis*, couplée à la sous-détection d'espèces rares, signale un écosystème vulnérable aux perturbations et trophiquement simplifié. Deux axes de gestion se dégagent : (1) rétablir la pression de prédation en protégeant les carnivores de plus grande taille via des tailles minimales de capture ; et (2) créer des zones ou saisons de non-pêche.

5.5 Répartition spatiale des communautés

L'étude a mis en évidence une variabilité spatiale de la composition et de la structure des assemblages de poissons au sein de la lagune. Chacun des quatre sites d'échantillonnage (S1 à S4) héberge une communauté ichthyologique spécifique, avec à la fois des espèces communes inter-sites et des espèces propres à chaque site.

Malgré un noyau ubiquiste composé d'*Ambassis ambassis*, *Ptychochromis grandidieri* et *Leiognathus equula* présents partout, la lagune ne montre pas de simple gradation continue. La diversité β est élevée et dominée par le turnover (> 90 %), ce qui signifie que les différences entre secteurs sont surtout résultats d'un remplacement d'espèces plutôt que d'un appauvrissement local. Aucun site n'est le sous-ensemble d'un autre, chacun apporte des taxons propres. La structuration s'organise en trois ensembles : l'embouchure peu profonde (S1), la cuvette centrale profonde (S2–S3) et la périphérie alimentée en eau douce peu profonde (S4).

À proximité de l'embouchure, le site S1 présente la composition la plus singulière de la lagune. La richesse locale (α) y est élevée (6 espèces), mais l'abondance numérique reste modérée (par comparaison à S4). Plusieurs genres exclusifs soulignent cette singularité : *Eleotris*, *Gerres* et *Oxyurichthys* n'ont été collectés qu'à S1, contribuant au turnover général. La cuvette centrale (S2 - S3) ne porte pas la plus grande abondance numérique, mais concentre la biomasse via quelques grands individus. Au site S2, la biomasse atteint ~ 820 g (CPUE $\sim 0,054$ g·m⁻²·h⁻¹), dont 36 % provenant d'un seul *Lutjanus*

argenteimaculatus, signal d'une structure à gros contributeurs. Pour le site S3, trois *Scatophagus tetracanthus* totalisent ~ 62 % de la biomasse du site, confirmant la même tendance de peu d'individus mais une forte biomasse. Bien que S2 et S3 affichent une richesse identique (5 espèces chacune), ils partagent seulement 3 espèces en commun. Les taxons exclusifs renforcent cette répartition dans la cuvette : *Lutjanus* n'apparaît qu'au site S2 et *Scatophagus* qu'à S3. Ce schéma illustre une dissociation abondance/biomasse et un assemblage bimodal combinant petits poissons grégaires et individus plus gros mais sporadiques, contributeurs de biomasse. Cette configuration est fréquente dans les lagunes tropicales, où quelques "espèces-clé" soutiennent la majorité de la biomasse malgré leur rareté (Andrade-Tubino et al., 2019). Sous l'influence d'un petit affluent, le site S4 affiche la densité numérique la plus importante de la lagune : 143 individus (CPUE par individu de 0,0095 ind.·m⁻²·h⁻¹), soit environ trois fois plus que pour le site S1. La communauté y est dominée par *A. ambassis* et la richesse est de sept espèces. *Caranx* et *Sauvagella* n'ont été observés que là.

Ces résultats ont des implications fortes pour la gestion spatiale de la lagune. Le fait que chaque secteur géographique contribue à la biodiversité totale par des assemblages uniques signifie qu'il faut préserver l'ensemble du *continuum* d'habitats pour maintenir la diversité globale (Beck et al., 2001). Toutes les zones, de l'amont à l'aval, présentent une importance écologique.

5.6 Structure démographique et état des populations

L'étude de la structure en tailles et âges des poissons de Tampolo révèle des populations fortement déséquilibrées en faveur des jeunes classes, confortant l'hypothèse d'une surexploitation qui empêcherait le renouvellement normal des stocks (Froese, 2004; Ohlberger et al., 2022). Cette structure démographique tronquée s'inscrit dans un contexte plus large à Madagascar où de nombreuses pêcheries artisanales sont exploitées à la limite ou au-delà du rendement durable faute de réglementation efficace (Ali et al, 2010; Gough et al., 2020). En effet, l'analyse des longueurs totales rapportées à la taille maximale théorique (longueur relative $RL = LT/L_{max}$) montre que la presque totalité des individus capturés sont des juvéniles ou subadultes.

Tous les indicateurs convergent vers l'hypothèse d'une exploitation excessive liée à l'utilisation de filets à maille fine, sans période de repos biologique (Le Manach et al., 2012;

Tickner et al., 2020). La RL moyenne mesurée (0,39–0,44 selon les sites) se situe nettement sous le seuil d’alerte de 0,6 proposé pour des stocks peu exploités (Froese, 2004). Les juvéniles ($LT < L_{mat}$) restent minoritaires (10–20 %), signe d’un recrutement encore actif. Cependant, 80–90 % des captures sont constituées de subadultes déjà matures mais n’ayant pas atteint la classe de « méga-géniteurs » ($\geq 0,8 \times L_{max}$). La quasi-absence d’adultes (≤ 2 % des poissons capturés) révèle une pyramide des âges tronquée, probablement induite par une surpêche de croissance, c’est-à-dire des captures avant la taille maximale, entraînant la raréfaction des grands géniteurs (Hixon et al., 2014). Selon le cadre empirique de Froese (2004), un stock en bon état devrait compter au moins 30 % d’individus matures de grande taille et 10 % de méga-géniteurs. À Tampolo, les adultes ne représentent que $\sim 1,7$ % des captures, soit vingt fois moins que ce seuil, plaçant la population en zone de risque élevé pour le renouvellement naturel.

À titre d’illustration, chez l’espèce endémique *Ptychochromis grandidieri*, on aurait pu s’attendre à trouver quelques adultes (15–20 cm) si la population était équilibrée. Or, ont été uniquement collectés des juvéniles/subadultes de ~ 7 –12 cm, signe probable que les individus de grande taille de cette espèce sont prélevés par la pêche. De même, pour *A. ambassis*, la seule capture d’individus de 4–5 cm (et aucun > 8 cm) traduit une certaine exploitation, d’autant que ce poisson ne migre pas en mer. L’absence de gros spécimens résulte donc nécessairement d’une mortalité (pêche ou prédation) avant l’âge adulte. Cette perte des grands individus réduit considérablement la capacité reproductive, une femelle de grande taille produisant exponentiellement plus d’œufs et de meilleure qualité qu’une petite (Hixon et al., 2014). Tout cela expose ainsi la population à un recrutement moins constant et augmente le risque d’effondrement (Vasilakopoulos et al., 2011).

Malgré des habitats contrastés entre les sites d’échantillonnage (profondeur, salinité, proximité de l’embouchure, etc.), la structure démographique des populations de poissons reste homogène d’un site à l’autre. Aucune différence n’a été mise en évidence dans la distribution des classes d’âge (juvéniles/sub-adultes/adultes) entre les secteurs, chaque site étant dominé à plus de 80 % par des sub-adultes. Cette homogénéité spatiale suggère d’une part qu’il n’y a pas de zones de nurserie particulière et d’autre part que l’intensité de la pression de pêche est globalement uniforme à l’échelle de la lagune. Ceci peut s’expliquer par le fait que les pêcheurs locaux fréquentent de manière opportuniste toutes les zones accessibles, comme en témoigne notre propre effort d’échantillonnage réparti sur les quatre sites.

Sur le plan écologique, l’élimination des prédateurs supérieurs diminue la pression sur leurs proies, provoquant des simplifications trophiques et un appauvrissement de la diversité fonctionnelle (Worm et al., 2006).

5.7 Implication pour la gestion

Cette évaluation intégrée de la lagune Tampolo met en lumière un besoin de gestion durable pour préserver à la fois la biodiversité et les services écosystémiques locaux. Il apparaît d'abord nécessaire d'étendre le périmètre de protection à la lagune elle-même, en intégrant par exemple la zone lagunaire au sein de la Nouvelle Aire Protégée de Tampolo. Cette mesure fournirait un cadre légal pour appliquer des règles de conservation, spécifiques à cet écosystème vulnérable.

La priorité suivante consiste à permettre un renouvellement naturel des stocks en réduisant la mortalité des juvéniles et en laissant les poissons atteindre des tailles de maturité. Cela pourrait passer par la fixation d'une taille de maille minimale pour les filets, afin que les plus petits poissons puissent échapper aux mailles et grandir (Roberts et al., 2005). En complément, une période annuelle de fermeture de la pêche pourrait être instaurée pour laisser les poissons se reproduire et se développer sans pression. Des expériences à Madagascar montrent qu'un tel repos biologique peut être efficace et bien accepté lorsqu'il est mis en place avec l'adhésion des communautés locales (Cinner et al., 2009). Enfin, définir des tailles minimales et maximales de capture permettrait de relâcher les individus plus petits que la longueur de première maturité (L_{mat}) ou plus grands que 80% de la longueur maximale théorique (L_{max}), protégeant ainsi à la fois les recrues et les grands reproducteurs.

La création de zones refuges contribuerait également à restaurer la structure d'âge (García-Rubies et al., 2013; Jumani et al., 2022). Dans ces refuges, les poissons pourraient atteindre de grandes tailles et servir de source d'alevins pour l'ensemble de la lagune via un effet *spillover* lorsque certains adultes quittent la réserve pour frayer à l'extérieur. Le site S4 est le meilleur candidat pour une telle réserve intégrale : la gamme des tailles relatives y atteint 0,65, preuve qu'un certain nombre d'individus échappent déjà à la capture, tandis que la densité de poissons y est la plus forte (142 individus) et la proportion de juvéniles la plus faible (8%), indiquant une population tournée vers les classes reproductrices. Désigner S4 comme zone refuge permanente, et y interdire ou limiter la pêche, permettrait à un noyau d'individus de survivre jusqu'à l'âge adulte et d'assurer un minimum de reproduction locale.

Pour éviter un simple report de l'effort de pêche sur le reste de la lagune, ces mesures devront s'accompagner d'une gestion globale de l'effort, notamment en fixant un nombre maximal de pirogues et de filets autorisés simultanément. L'implication et la sensibilisation des pêcheurs locaux sont essentielles (Cinner et al., 2009) : il s'agit de leur faire comprendre

que prélever systématiquement des poissons immatures ou de petite taille conduit à un appauvrissement des prises à moyen et long terme. Les relevés à Tampolo montrent que la capture par unité d'effort (CPUE) en poids est actuellement faible ($\sim 0,02\text{--}0,05 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$), alors qu'elle pourrait être nettement supérieure si on laissait les poissons grandir. Concrètement, au lieu de capturer 100 individus de 5 g (500 g au total), un pêcheur pourrait en prélever 10 de 50 g (500 g) avec moins d'effort et une valeur marchande potentiellement plus élevée. Intégrer les pêcheurs dans la définition et le suivi de ces mesures, via une approche de cogestion locale, est donc capital pour garantir leur succès. (Cinner et al., 2009).

Enfin, il convient de gérer spécifiquement l'espèce exotique *Oreochromis mossambicus*. Ce tilapia, capable de se reproduire très jeune et de manière prolifique, peut concurrencer ou prédater les juvéniles d'espèces indigènes et aggraver le problème de recrutement (Firmat et al., 2013; Ciezarek et al., 2024). Bien que ce tilapia soit peu abondant dans les relevés actuels, il serait judicieux d'encourager une pêche ciblée de cette espèce afin de maintenir sa population à un niveau bas et limiter son impact sur les espèces locales.

5.8 Limites de l'étude

Malgré les résultats obtenus, ce travail présente certaines limites méthodologiques et logistiques. Tout d'abord, toutes les mesures (profils physico-chimiques, inventaires ichtyologiques, échantillons ADN) ont été réalisées durant une fenêtre temporelle restreinte (10 février – 8 avril 2025), en saison humide. Les dynamiques observées reflètent ainsi un aspect partiel du fonctionnement annuel de la lagune et ne peuvent être généralisées aux autres saisons. Par ailleurs, les profils physico-chimiques verticaux ont été réalisés une fois, ne permettant pas d'évaluer la stabilité temporelle ou saisonnière des paramètres relevés, ni de faire des liens avec la présence/absence des espèces rencontrées.

Sur les quatre campagnes prévues, trois furent pleinement exploitables. Une a été écartée en raison de conditions climatiques défavorables (cyclone), d'un montage inadéquat des filets et d'actes de braconnage. En outre, l'utilisation de filets maillants (mailles de 8 à 40 mm) positionnés en surface peut augmenter la sélectivité envers certaines classes de taille et types de poissons, induisant potentiellement une sous-représentation des très petits individus et des espèces au mode de vie benthiques. Enfin, l'absence de données sur l'effort de pêche quotidien et d'historique local des captures par les pêcheurs locaux limite l'interprétation des effets de la pêche sur la structure démographique des poissons.

La carte bathymétrique et les cartes des conditions physico-chimiques reposent sur une

interpolation IDW de douze points géoréférencés. Cette quantité de données nécessite une extrapolation qui limite la précision des estimations. Ces cartes ont un objectif visuel, permettant de mieux visualiser les tendances dans la lagune. Si de nouvelles campagnes sont réalisées, la fiabilité et la précision des cartes sera augmentée.

Enfin, l'approche ADN est restée exploratoire : une quantification globale (Qubit) des fragments d'ADN a été effectuée, sans analyses permettant d'identifier leurs natures (poissons, autres vertébrés, micro-organismes).

6. Conclusions et perspectives

Ce travail fournit une photographie de l'état écologique de la lagune Tampolo pour la période de février à avril 2025. La combinaison d'approches morphologiques et génétiques a permis d'inventorier 17 espèces ichtyologiques, dont plusieurs masquées sous un même nom vernaculaire. Les analyses physico-chimiques ont démontré une structuration spatiale et verticale marquée par des gradients thermiques, salins et d'oxygène atypiques, signe d'un système héliothermal. Ces conditions induisent une nette ségrégation écologique et une forte hétérogénéité des communautés de poissons, chaque secteur présentant des assemblages spécifiques et une biodiversité β dominée par un turnover important. Sur le plan démographique, la prédominance de subadultes confirme l'hypothèse d'une pression de pêche excessive. Celle-ci empêche les poissons d'atteindre le stade adulte, compromet la durabilité des stocks et entraîne une simplification écologique marquée par la dominance d'*Ambassis ambassis*. L'absence de *Paretroplus polyactis* dans les captures directes souligne la vulnérabilité des espèces commerciales locales, mais l'ADN environnemental laisse entrevoir la possibilité de détecter certaines espèces rares.

Pour assurer la gestion écologique et économique de Tampolo, plusieurs mesures concrètes ont été proposées. Elles concernent l'intégration de la lagune dans la Nouvelle Aire Protégée, la mise en place de réglementations rigoureuses sur les pratiques de pêche (tailles minimales/maximales de capture, périodes de repos biologique), l'établissement de zones refuges spécifiques (en particulier au site S4), ainsi qu'un suivi saisonnier régulier des populations de poissons. Enfin, une sensibilisation accrue et une cogestion active avec les communautés locales apparaît indispensables pour une protection durable et efficace de cet écosystème fragile.

Le présent travail montre certaines limites. Elles invitent à la prudence dans l'extrapolation et l'interprétation des résultats, tout en suggérant de nouvelles pistes méthodologiques pour de futures recherches.

Un protocole de suivi pluri-saisonnier intégrant les périodes sèches et humides, ainsi que les phases d'ouverture et de fermeture de la lagune, permettrait de caractériser la dynamique annuelle du système. La multiplication des profils physico-chimiques sur différentes campagnes, avec davantage de stations, renforcée par une sonde CTD, affinerait la résolution température-salinité-profondeur et la résolution spatio-temporelle des données. Une étude comparative des paramètres avant et après les ouvertures saisonnières offrirait une compréhension de l'influence des échanges mer-lagune sur la structuration des communautés. Une analyse diurne et nocturne de la sursaturation en oxygène permettrait de tester l'hypothèse d'une production benthique. Plusieurs variables clés telles que les nutriments dissous, la chlorophylle a, la turbidité et la structure de l'habitat benthique n'ont pas été mesurées. Cela limite l'interprétation écologique globale de la lagune. Intégrer ces nouvelles variables dans les futures études améliorerait la compréhension du système.

Des campagnes complémentaires de pêche, saisonnières et inter-saisonnières, exploitant filets à mailles variées, casiers ou nasses, ciblant diverses profondeurs, enrichiraient l'inventaire ichtyologique. Elles permettraient d'évaluer l'impact des ouvertures et fermetures sur la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse. Elles identifieraient aussi les périodes de recrutement marin. L'extension des analyses d'ADN environnemental, avec une augmentation du volume d'eau filtré (jusqu'à 2L), pourrait augmenter la concentration d'ADN dans les échantillons. Enfin, la sensibilisation des communautés locales, couplée à un système de surveillance participative via des carnets de pêche, offrirait une quantification précise de l'effort de pêche réel. La modélisation de scénarios de fermeture temporaire et de zones de non-prélèvement fournirait des outils pour anticiper les pressions anthropiques. Ces approches pourraient ainsi guider les mesures de conservation à long terme, visant à préserver la diversité biologique, l'abondance et la biomasse des ressources halieutiques de Tampolo, ainsi que les services écosystémiques qui y permettent la vie humaine.

Bibliographie

- Adou, Y. E., Blahoua, K. G., Bamba, M., Yao, S. S., Kouamelan, E. P., & N'Douba, V. (2017). Premières données sur l'inventaire du peuplement ichtyologique d'un lac ouest Africain situé entre deux barrages hydroélectriques : Lac d'Ayamé 2 (Côte d'Ivoire). *Journal of Applied Biosciences*, 110, 10808–10818. <https://doi.org/10.4314/JAB.V110I1.11>
- Aguaiza, C., Mumby, P. J., Rastoin-Laplane, E., Aburto-Oropeza, O., & Salinas-De-León, P. (2024). Mangroves as nursery habitats for Galápagos reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 747, 99–115. <https://doi.org/10.3354/meps14702>
- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., et al. (2020). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50, 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Ali, J. R., & Aitchison, J. C. (2010). Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature*, 463(7281), 653–656. <https://doi.org/10.1038/nature08706>
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Andrade-Tubino, M. F., Azevedo, M. C. C., Franco, T. P., & Araújo, F. G. (2020). How are fish assemblages and feeding guilds organized in different tropical coastal systems? Comparisons among oceanic beaches, bays and coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 847(20), 403–419. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04101-3>
- Andriamamijaona, N. M. T. (2018). Gestion durable des Pandanus dans la forêt littorale de Tampolo et ses environs [Mémoire de licence]. Université d'Antananarivo.
- Anschutz, P., Chaillou, G., Poirier, D., Bujan, S., & Abril, G. (2009). Turnover of shallow groundwater in a sandy-beach aquifer: Implications for nutrient supply to the sea. *Water Research*, 43(4), 1151–1160. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.12.058>
- Applied Biosystems. (2019). ExoSAP-IT Express PCR product cleanup reagent user guide (Publication No. 100027892). Thermo Fisher Scientific. Disponible: <https://www.thermofisher.com/>
- Barnes-Mauthe, M., Oleson, K. L., & Zafindrasilivonona, B. (2013). The total economic value of small-scale fisheries with a characterization of post-landing trends: An application in Madagascar with global relevance. *Fisheries Research*, 147, 175–185. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.05.023>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., Orth, R. J., Sheridan, P. F., & Weinstein, M. P. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for

- fish and invertebrates. *BioScience*, 51(8), 633–641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2)
- Beer, N. A., & Joyce, C. B. (2012). North Atlantic coastal lagoons: Conservation, management, and research challenges in the twenty-first century. *Hydrobiologia*, 701, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1325-4>
- Berkeley, S. A., Hixon, M. A., Larson, R. J., & Love, M. S. (2004). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries*, 29(8), 23–32. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2004\)29\[23:FSVPOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[23:FSVPOA]2.0.CO;2)
- Berninsone, L. G., Bordino, P., Gnecco, M., Foutel, M., Mackay, A. I., & Werner, T. B. (2020a). Switching gillnets to longlines: An alternative to mitigate the bycatch of franciscana dolphins (*Pontoporia blainvillei*) in Argentina. *Frontiers in Marine Science*, 7, Article 699. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00699>
- Berninsone, L. G., Ferraro, M., Barría, P., & Waldman, J. (2020b). Estimating fishing effort from gill-net dimensions and soak-times in small-scale fisheries. *Fisheries Research*, 226, 105527. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105527>
- Blue Ventures. (2024). Annual report 2024. Blue Ventures Conservation. Disponible : <https://blueventures.org/>
- Boutron, O., Paugam, C., Luna-Laurent, E., Chauvelon, P., Sous, D., Rey, V., Meulé, S., Chérain, Y., Cheiron, A., & Migné, É. (2021). Hydro-saline dynamics of a shallow Mediterranean coastal lagoon: Complementary information from short and long term monitoring. *Journal of Marine Science and Engineering*, 9(7), 701. <https://doi.org/10.3390/jmse9070701>
- Casini, M., Käll, F., Hansson, M., Plikshs, M., Baranova, T., Karlsson, O., et al. (2020). Changes in population depth distribution and oxygen stratification are involved in the current low condition of the eastern Baltic Sea cod (*Gadus morhua*). *Biogeosciences*, 18(4), 1321–1337. <https://doi.org/10.5194/bg-18-1321-2021>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265–270. <https://doi.org/10.2307/4615964>
- Chao, A. (2016). Species richness: Estimation and comparison. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1–26. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat03432.pub2>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., & Lee, S. M. (1992). Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87(417), 210–217. <https://doi.org/10.1080/01621459.1992.10475194>
- Chiu, C. H., Wang, Y. T., Walther, B. A., & Chao, A. (2014). An improved nonparametric lower bound of species richness via a modified Good–Turing frequency formula. *Biometrics*, 70(3), 671–682. <https://doi.org/10.1111/biom.12200>

- Chuenpagdee, R., Liguori, L., Palomares, M. L. D., & Pauly, D. (2006). Bottom-up global estimates of small-scale marine fisheries catches (Fisheries Centre Research Reports 14(8), 1–112). University of British Columbia. Disponible: <https://open.library.ubc.ca/soa/cIRcle/collections/facultyresearchandpublications/52383/items/1.0074761>
- Ciezarek, A. G., Mehta, T. K., Man, A., et al. (2024). Ancient and recent hybridization in the *Oreochromis* cichlid fishes. *Molecular Biology and Evolution*, 41(7), Article msae116. <https://doi.org/10.1093/molbev/msae116>
- Cinner, J. E., McClanahan, T. R., Daw, T. M., Graham, N. A. J., Maina, J., Wilson, S. K., & Hughes, T. P. (2009). Linking social and ecological systems to sustain coral reef fisheries. *Current Biology*, 19(3), 206–212. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.055>
- CodonCode Corporation. (2024). CodonCode Aligner (Version 12.0) [Logiciel]. <https://www.codoncode.com>
- Copsey, J. A., Jones, J. P. G., Andrianandrasana, H. T., Rajaonarison, L. H., & Fa, J. E. (2009). Burning to fish: Local explanations for wetland burning in Lac Alaotra, Madagascar. *Oryx*, 43(3), 403–406. doi:10.1017/S0030605309000520
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., et al. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Courtenay, W. R., Jr. (1997). Tilapias as nonindigenous species in the Americas: Environmental, regulatory and legal issues. In B. A. Costa-Pierce & J. E. Rakocy (Eds.), *Tilapia aquaculture in the Americas* (Vol. 1, pp. 18–33). World Aquaculture Society.
- Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2022). The sixth mass extinction: Fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97(2), 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Crisp, M. D., Laffan, S., Linder, H. P., & Monro, A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, 28(2), 183–198. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00524.x>
- Cristescu, M. E. (2019). Can environmental RNA revolutionize biodiversity science? *Trends in Ecology & Evolution*, 34(4), 694–705. DOI: [10.1016/j.tree.2019.05.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.05.003)
- de Barros, G., D'Oliveira Fonseca, A. L., dos Santos, A. C., Fontes, M. L. S., Donnangelo Varela, A. R., & Franco, D. (2017). Nutrient distribution in a shallow subtropical lagoon, south Brazil, subjected to seasonal hypoxic and anoxic events. *Brazilian Journal of Oceanography*, 65(2), 116–127. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592017101206502>
- Decru, E., Moelants, T., De Gelas, K., Vreven, E., Verheyen, E., & Snoeks, J. (2016). Taxonomic challenges in freshwater fishes: A mismatch between morphology and DNA barcoding in fish of the north-eastern part of the Congo basin. *Molecular Ecology Resources*, 16(2), 342–352. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12445>
- Delany, A., Ladwig, R., Buelo, C., et al. (2023). The influence of carbon cycling on oxygen depletion in north-temperate lakes. *Biogeosciences*, 20, 5211–5228. <https://doi.org/10.5194/bg-20-5211-2023>

- Dixon, M. J. R., Loh, J., Davidson, N. C., Beltrame, C., Freeman, R., & Walpole, M. (2016). Tracking global change in ecosystem area: The Wetland Extent Trends index. *Biological Conservation*, 193, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.023>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Durand, J.-D., Chen, W.-J., Shen, K.-N., Fu, C., & Borsa, P. (2012). Genus-level taxonomic changes implied by mitochondrial phylogeny of grey mullets (Teleostei: Mugilidae). *Comptes Rendus Biologies*, 335(10), 687–697. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2012.07.005>
- Dyer, D. C., Perissinotto, R., & Carrasco, N. K. (2015). *Temporal and spatial dietary dynamics of the longspine glassy (Ambassis ambassis) in the St Lucia estuarine system, iSimangaliso Wetland Park*. *Water SA*, 41(1), 91–104. <http://dx.doi.org/10.4314/wsa.v41i1.12>
- Elliott, M., & McLusky, D. S. (2002). The need for definitions in understanding estuaries and coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(6), 815–827. <https://doi.org/10.1006/ecss.2002.1031>
- ESSA-Forêts. (2015). Plan d'aménagement, de gestion et de sauvegarde de la forêt de Tampolo en vue de son classement en Paysage Harmonieux Protégé [Rapport technique]. Université d'Antananarivo.
- Essington, T. E., Baum, J. K., & Smith, A. D. M. (2006). *Fishing through marine food webs*. *PNAS*, 103(7), 280–283. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510964103>
- Firmat, C., Alibert, P., Losseau, M., Baroiller, J.-F., & Schliewen, U. K. (2013). *Successive Invasion-Mediated Interspecific Hybridizations and Population Structure in the Endangered Cichlid Oreochromis mossambicus*. *PLOS ONE*, 8(5), e63880. DOI : 10.1371/journal.pone.0063880
- FishBase. (1999). Morphologie et physiologie. Disponible à l'adresse : https://www.fishbase.se/manual/fishbasethe_morphology_table.htm
- Fisheries Transparency Initiative. (2023). Rapport FiTI Madagascar 2023. FiTI International Secretariat. <https://www.mpeb.mg/rappport-fiti/>
- Food and Agriculture Organization. (2020). The State of World Fisheries and Aquaculture 2020: Sustainability in action. FAO. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- Food and Agriculture Organization. (2022). The State of World Fisheries and Aquaculture 2022: Towards blue transformation. FAO. Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0461en>
- Fricke, R., Mahafina, J., Behivoke, F., Jaonalison, H., Léopold, M., & Ponton, D. (2018). Annotated checklist of the fishes of Madagascar, southwestern Indian Ocean, with 158 new records. *FishTaxa*, 3(1), 1–432. <https://protectedareas.mg/document/show/250513>
- Froese, R. (2004). Keep it simple: Three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries*, 5(1), 86–91. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00144.x>

- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Froese, R. & Pauly, D. (Eds) (2025). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org
- Ganzhorn, J. U., Lowry II, P. P., Schatz, G. E., & Sommer, S. (2009). The biodiversity of Madagascar: One of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx*, 35(4), 346–348. <https://doi.org/10.1017/S0030605300032117>
- García-Rubies, A., Hereu, B., Zabala, M., et al. (2013). Long-term recovery patterns of predatory fish in a Mediterranean MPA. *PLOS ONE*, 8(9), e73922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073922>
- Good, I. J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika*, 40(3–4), 237–264. <https://doi.org/10.1093/biomet/40.3-4.237>
- Goodman, S. M., Benstead, J. P., & Raselimanana, A. P. (2005). The natural history of Madagascar. University of Chicago Press. ISBN : 978-0226303079
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Gough, C. L. A., Ateweberhan, M., Godley, B. J., Harris, A., Le Manach, F., Zafindranosy, E., & Broderick, A. C. (2022). Temporal change and fishing down food webs in small-scale fisheries in Morondava, Madagascar. *Frontiers in Marine Science*, 9, 884083. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.884083>
- Gough, C. L. A., Dewar, K. M., Godley, B. J., Zafindranosy, E., & Broderick, A. C. (2020). Evidence of overfishing in small-scale fisheries in Madagascar. *Frontiers in Marine Science*, 7, 317. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00317>
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Geenen, B., Tickner, D., Antonelli, F., et al. (2019). Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature*, 569(7755), 215–221. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>
- Harris, A. (2007). "To live with the sea" – Ten years of building social-ecological resilience through a locally managed marine area approach to coral reef conservation in the Velondriake, southwest Madagascar. *Madagascar Conservation & Development*, 2(2), 43–49. Disponible à : https://www.google.com/url?sa=t&source=web&rct=j&opi=89978449&url=https://journalmcd.com/index.php/mcd/article/view/286/239&ved=2ahUKewijj9Smz6CPAxVR9wIHHWGZEPgQFnoECB8QAQ&usq=AOvVaw2_5XcxCY1_rNNyPQ6RCoH6
- Hawes, I., Giles, H., & Doran, P. T. (2014). Estimating photosynthetic activity in microbial mats in an ice-covered Antarctic lake using automated oxygen microelectrode profiling and variable chlorophyll fluorescence. *Limnology and Oceanography*, 59(3), 674–688. <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.3.0674>
- He, F., Zarfl, C., Bremerich, V., David, J. N., Hogan, Z., Kalinkat, G., et al. (2019). The global decline of freshwater megafauna. *Global Change Biology*, 25(11), 3883–3892. <https://doi.org/10.1111/gcb.14753>

- Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., & de Waard, J. R. (2003). Barcoding animal life: Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270 (Suppl. 1), S96–S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Hending, D. (2025). Cryptic species conservation: A review. *Biological Reviews*, 100(1), 258–274. <https://doi.org/10.1111/brv.13139>
- Hixon, M. A., Johnson, D. W., & Sogard, S. M. (2014). BOFFFFs: On the importance of conserving old-growth age structure in fish populations. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>
- Hubert, N., Hanner, R., Holm, E., Mandrak, N. E., Taylor, E., Burrige, M., et al. (2008). Identifying Canadian freshwater fishes through DNA barcodes. *PLoS ONE*, 3(6), e2490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002490>
- Ibáñez, A. L., Cowx, I. G., & O’Higgins, P. (2007). Geometric morphometric analysis of fish scales for identifying genera, species, and local populations within the Mugilidae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(8), 1091–1100. <https://doi.org/10.1139/f07-075>
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services. IPBES Secretariat. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- Ivanova, N. V., Zemplak, T. S., Hanner, R. H., & Hebert, P. D. N. (2007). Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, 7(4), 544–548. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>
- Jared Clance, Tyler Mackey, Marisol Juarez Rivera. Episodic carbonate precipitation in perennially ice-covered Lake Fryxell, Antarctica. *ESS Open Archive *. November 11, 2022. DOI: [10.1002/essoar.10512823.1](https://doi.org/10.1002/essoar.10512823.1)
- Jones, T. G., Glass, L., Gandhi, S., Ravaoarinarotsihoarana, L., Carro, A., Benson, L., & Cripps, G. (2016). Madagascar's mangroves: Quantifying nation-wide and ecosystem-specific dynamics, and detailed contemporary mapping of distinct ecosystems. *Remote Sensing*, 8(2), 106. <https://doi.org/10.3390/rs8020106>
- Jumani, S., Hull, V., Dandekar, P., & Mahesh, N. (2022). Community-based fish sanctuaries: Untapped potential for freshwater fish conservation. *Oryx*, 57(4), 522–531. <https://doi.org/10.1017/S0030605322000503>
- Jury, M. R. (2003). The climate of Madagascar. In S. M. Goodman & J. P. Benstead (Eds.), *The natural history of Madagascar* (pp. 75–87). University of Chicago Press. Disponible : <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226337609.001.0001>
- Kankara, R. S., & Panda, U. S. (2020). *Modelling of Hydrodynamics and Salinity Characteristics in Chilika Lagoon*. In C. M. Finlayson et al. (Eds.), *Ecology, Conservation, and Restoration of Chilika Lagoon, India* (pp. 115–131). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33424-6_6
- Kennish, M. J. (2002). Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environmental Conservation*, 29(1), 78–107. <https://doi.org/10.1017/s0376892902000061>

- Kjerfve, B. (1986). Comparative oceanography of coastal lagoons. In D. A. Wolfe (Ed.), *Estuarine variability* (pp. 63–81). Academic Press. Disponible: https://www.researchgate.net/profile/Bjoern-Kjerfve/publication/284327101_COMPARATIVE_OCEANOGRAPHY_OF_COASTAL_LAGOONS/links/59edfaf14585158fe53743ea/COMPARATIVE-OCEANOGRAPHY-OF-COASTAL-LAGOONS.pdf
- Kjerfve, B. (Ed.). (1994). *Coastal lagoon processes* (Elsevier Oceanography Series 60). Elsevier. ISBN: 978-0-444-88258-5
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X., & Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86(16), 6196–6200. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.16.6196>
- Laegdsgaard, P., & Johnson, C. (2001). Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 257(2), 229–253. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00331-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00331-2)
- Le Manach, F., Gough, C., Harris, A., Humber, F., Harper, S., & Zeller, D. (2012). Unreported fishing, hungry people and political turmoil: The recipe for a food security crisis in Madagascar? (*Fisheries Centre Research Reports 14*(8), 1–112). University of British Columbia. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.05.00>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd ed.). Amsterdam, Netherlands: Elsevier. ISBN 978-0-444-53868-3. ISBN: 9780444538680
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Science. ISBN: 978-0-632-05633-0
- Mahé, K., Clota, F., Blanc, M.-O., Bled Defruit, G., Chatain, B., de Pontual, H., Amara, R., & Ernande, B. (2024). Otolith morphogenesis during the early life stages of fish is temperature-dependent: Validation by experimental approach applied to European seabass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Fish Biology*, 105, 1–12. <https://doi.org/10.1111/jfb.15736>
- Mahevitra, A. M. F. (2020). Étude des activités halieutiques dans le lac Tampolo – Commune rurale d'Ampasina Maningory [Mémoire de licence]. Université de Toliara.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, 347(6219), 1255641. <https://doi.org/10.1126/science.1255641>
- Ministère de la Pêche et de l'Économie Bleue (MPEB). (2024). Bilan annuel 2024 du secteur de la pêche et de l'économie bleue. Gouvernement de Madagascar. <https://www.mpeb.mg/>
- Ministère de la Pêche et des Ressources Halieutiques (MPRH). (2023). *Rapport annuel 2023 sur les pêches et l'aquaculture à Madagascar*. Gouvernement de Madagascar.
- Miya, M., Sato, Y., Fukunaga, T., Sado, T., Poulsen, J. Y., Sato, K., et al. (2015). MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: Detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science*, 2(7), 150088. <https://doi.org/10.1098/rsos.150088>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

- Nagelkerken, I., Roberts, C. M., van der Velde, G., Dorenbosch, M., van Riel, M. C., Cocheret de la Morinière, E., & Nienhuis, P. H. (2002). How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 299–305. <https://doi.org/10.3354/meps244299>
- Ndinga, A. B. M., Swana, W. L., Ipey, C. N., Kiamfu, V. P., & Eyul'anki, D. M. (2022). Influence of environmental variables on fish distribution in the flooded swamp forest of the Lake Tumba micro-basin on the Mbandaka–CREF Mabali road axis in Bikoro, Equateur Province (DR Congo). *Annual Research & Review in Biology*, 37(7), 25–43. DOI: [10.9734/arrb/2022/v37i730520](https://doi.org/10.9734/arrb/2022/v37i730520)
- Newton, A., & Mudge, S. M. (2003). Temperature and salinity as controlling variables of a coastal lagoon: A basis for prediction of environmental value. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(5–6), 763–774. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00332-3](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00332-3)
- Newton, A., Brito, A. C., Derolez, J. D. V., Clara, I., Angus, S., Scherneski, G., & Khokhlov, V. (2018). Assessing, quantifying and valuing the ecosystem services of coastal lagoons. *Journal for Nature Conservation*, 44, 50–65. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.02.009>
- Ohlberger, J., Gownaris, N. J., Pinsky, M. L., & Thorson, J. T. (2022a). Optimum growth temperature declines with body size within fish species. *Global Change Biology*, 28(13), 4169–4183. DOI: [10.1111/gcb.16067](https://doi.org/10.1111/gcb.16067)
- Olden, J. D., Hogan, Z. S., & Vander Zanden, M. J. (2007). Small fish, big fish, red fish, blue fish: Size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 694–701. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00337.x>
- Oleson, K. L., Barnes, M., Brander, L. M., Oliver, T. A., van Beek, I., Zafindrasilivonona, B., & van Beukering, P. (2015). Cultural bequest values for ecosystem service flows among indigenous fishers: A discrete choice experiment validated with mixed methods. *Ecological Economics*, 114, 104–116. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.02.028>
- OpenAI. (2025). ChatGPT (June 2025 version) [Large language model]. OpenAI. <https://openai.com/chatgpt>
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., & Torres Jr, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352), 860–863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I. M., & Pérez-Marcos, M. (2011). Coastal lagoons: "Transitional ecosystems" between transitional and coastal waters. *Journal of Coastal Conservation*, 15(3), 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I. M., Barcala, E., Hegazi, M. I., & Quispe, J. (2007). Detecting changes resulting from human pressure in a naturally quick-changing and heterogeneous environment: Spatial and temporal scales of variability in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75, 175–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.030>
- Pielou, E. C. (1975). *Ecological diversity*. Wiley. ISBN: 978-0-471-68925-4
- Planque, B., Fromentin, J. M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., & Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to

- climate? *Journal of Marine Systems*, 79(3–4), 403–417. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.018>
- Por, F. D. (1969). Limnology of the heliothermal Solar Lake on the coast of Sinai (Gulf of Elat). *SIL Proceedings* 17(2), 1031–1034. <https://doi.org/10.1080/03680770.1968.11895949>
- Préfecture de la Région Analanjirofo. (2024). Plan régional de développement durable de la région Analanjirofo 2024–2030 (PRDD). Ministère de l'Économie et du Plan.
- QGIS Development Team. (2025). QGIS Geographic Information System (Version 3.34) [Computer software]. QGIS Association. <https://qgis.org/>
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing (Version 4.4.1) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Randrianarijaona, M. L. (2013). Étude de diversification des moyens de subsistance à Madagascar 2013 (Rapport No. SF-FAO/2013/26). Programme SmartFish de la FAO/Commission de l'océan Indien.
- Ratsirarson, J., & Goodman, S. M. (1998). Inventaire biologique de la forêt littorale de Tampolo (Fenoarivo Atsinanana) (Série Sciences biologiques 14). Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique. Disponible : <https://protectedareas.mg/document/show/209400>
- Ratsirarson, J., & Goodman, S. M. (2005). Suivi de la biodiversité de la forêt littorale de Tampolo (Fenoarivo-Atsinanana) (Série Sciences biologiques 22). Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique. Disponible : <https://protectedareas.mg/document/show/209447>
- Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., ... & Smol, J. P. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 94(3), 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Reinthal, P. N., & Stiassny, M. L. J. (1991). The freshwater fishes of Madagascar: a study of an endangered fauna with recommendations for a conservation strategy. *Conservation Biology*, 5(2), 231–243. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00128.x>
- Roberts, C. M., Hawkins, J. P., & Gell, F. R. (2005). The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360(1453), 123–132. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1578>
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129–132. DOI: [10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)
- Sassoubre, L. M., Yamahara, K. M., Gardner, L. D., Blocksom, D. C., Blocksom, M. E., Double, J. L., & Boehm, A. B. (2016). Quantification of environmental DNA (eDNA) shedding and decay rates for three marine fish. *Environmental Science & Technology*, 50(19), 10456–10464. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b03114>
- Sayer, C. A., Fernando, E., Jimenez, R. R., Macfarlane, N. B. W., Rapacciuolo, G., Böhm, M., ... & Darwall, W. R. T. (2025). One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. *Nature*, 638(8049), 138–145. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08375-z>

- Scales, I. R., Friess, D. A., Glass, L., & Ravaoarinorotsihoarana, L. (2018). Rural livelihoods and mangrove degradation in south-west Madagascar: Lime production as an emerging threat. *Oryx*, 52(4), 641–645. <https://doi.org/10.1017/S0030605316001630>
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Shin, Y. J., Rochet, M. J., Jennings, S., Field, J. G., & Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3), 384–396. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.004>
- Shoup, D. E., Evans, N. T., & Kuklinski, K. E. (2011). Comparison of electrofishing and experimental gill nets for sampling size structure and relative abundance of blue catfish in reservoirs. In P. H. Michaletz & V. H. Travnichek (Eds.), *Conservation, ecology, and management of catfish: The second international symposium* (American Fisheries Society Symposium 77, pp. 599–606). American Fisheries Society. Disponible : https://www.researchgate.net/publication/244836778_Comparison_of_electrofishing_and_experimental_gill_nets_for_sampling_size_structure_and_relative_abundance_of_blue_catfish_in_reservoirs
- Sparks, J. S., & Smith, W. L. (2004). Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics*, 20(6), 501–517. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2004.00038.x>
- Stachelek, J., & Madden, C. J. (2015). Application of inverse path distance weighting for high-density spatial mapping of coastal water quality patterns. *International Journal of Geographical Information Science*, 29(7), 1240–1250. <https://doi.org/10.1080/13658816.2015.1018833>
- Stat, M., Huggett, M. J., Bernasconi, R., DiBattista, J. D., Rees, G., & Jeffs, A. (2017). Ecosystem biomonitoring with eDNA: Metabarcoding across the tree of life in a tropical marine environment. *Scientific Reports*, 7, 12240. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12501-5>
- Stiassny, M. L. J., & Raminosoa, N. (1994). The fishes of the inland waters of Madagascar. In G. G. Teugels, J.-F. Guégan & J.-J. Albaret (Eds.), *Biological diversity of African fresh- and brackish-water fishes* (Annales – Musée Royal de l'Afrique Centrale: Sciences Zoologiques, Vol. 275, pp. 133–149). Musée Royal de l'Afrique Centrale.
- Sundblad, G., Bergström, U., Sandström, A., & Eklöv, P. (2013). Nursery habitat availability limits adult stock sizes of predatory coastal fish. *ICES Journal of Marine Science*, 71(3), 672–680. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst056>
- Tejerina-Garro, F. L., & de Mérona, B. (2000). Gill net sampling standardisation in large rivers of French Guiana (South America). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 357/358, 227–240. Disponible : https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers20-05/010027253.pdf
- Thalmann, H. L., Laurel, B. J., Almeida, L. Z., et al. (2024). Marine heatwaves alter the nursery function of coastal habitats for juvenile Gulf of Alaska Pacific cod. *Scientific Reports*, 14, 14018. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-63897-w>
- Thomsen, P. F., & Willerslev, E. (2015). Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conservation*, 183, 4–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019>

- Tickner, D., Opperman, J. J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A. H., Bunn, S. E. & Young, L. (2020). Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: An emergency recovery plan. *BioScience*, 70(4), 330–342. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa002>
- IUCN. (2019). The IUCN Red List of Threatened Species (Version 2019-3). Disponible : <https://www.iucnredlist.org/>
- IUCN/WCMC. (1994). Guidelines for protected area management categories. IUCN. Disponible à <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/paps-016.pdf>
- United Nations Development Programme. (2024). BIOFIN workbook 2024: Finance for nature. UNDP.
- Vasilakopoulos, P., Maravelias, C. D., & Tserpes, G. (2011). The alarming decline of Mediterranean fish stocks. *Current Biology*, 21(6), R242–R243. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.070>
- Volanandiana, J. J. A., Ponton, D., Ruiz, E., Fiadanamiarinjato, A. E. M., Rieuvilleneuve, F., Raberinary, D., Collet, A., Behivoke, F., Jaonalison, H., Ranaivomanana, S., Léopold, M., Randriatsara, R. M., Mbony, J., Mahafina, J., Hartmann, A., Todinanahary, G., & Durand, J.-D. (2025). Building a DNA reference for Madagascar's marine fishes: Expanding the COI barcode library and establishing the first 12S dataset for eDNA monitoring. *Diversity*, 17(7), 495. <https://doi.org/10.3390/d17070495>
- Wang, H., Liu, A., Li, C., et al. (2021). A benthic oxygen oasis in the early Neoproterozoic ocean. *Precambrian Research*, 357, 106118. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.106118>
- Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R., & Hebert, P. D. N. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360(1462), 1847–1857. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>
- Wetlands International. (2022). The state of mangroves in the Western Indian Ocean (2022) – Update. Wetlands International.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., ... & Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314(5800), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- WWF International. (2024). Living Planet Report 2024 – A system in peril. WWF International. Disponible : <https://www.worldwildlife.org/publications/2024-living-planet-report>

ANNEXES

ANNEXE A : Protocole complet de l'échantillonnage physico-chimique

L'opération s'est déroulée avec deux pirogues à balanciers et six opérateurs : deux pour la navigation (un par pirogue), deux pour manipuler le profondimètre, la bouteille Niskin et le GPS (pirogue A) et deux pour relever les paramètres à l'aide de la sonde avec prise de notes

(pirogue B). Chaque opérateur avait une tâche, qui est restée la même durant toute la durée de l'échantillonnage.

1. À chaque station : Les pirogues sont jointes pour former un grand espace de travail stable. Mesure de la profondeur (pirogue A).
2. Enregistrement de la position GPS (pirogue A).
3. La bouteille Niskin est descendue à la profondeur souhaitée où elle est fermée avant d'être remontée (pirogue A).
4. Les paramètres de surface sont relevés à l'aide d'une sonde (pirogue B).

4.1 : ouverture de la bouteille à laquelle est fixé un tube. On laisse l'eau s'écouler quelques secondes,

4.2. : transfert du contenu de la bouteille dans un récipient, en laissant s'écouler deux fois le volume total et en évitant la formation de bulles. Le tout se déroulant dans le fond de la pirogue, à l'ombre.

4.3. : Les sondes étaient immergées dans le récipient selon un ordre précis (oxygène/°C → pH → conductivité/salinité)

ANNEXE B : Agenda des visites sur le terrain, de février à avril, comprenant les activités de profilage physico-chimiques et de pêches

Date	Activité
01 fév	Repérage et contact avec les pêcheurs
10 fév	Profils physico-chimiques + Pêche S1 - 1/3
11 fév	Récupération filets S1 - 1/3
26 fév	Pêche S2 et S3 - 1/3
27 fév	Récupération filets S2 et S3 - 1/3
28 fév	Pêche S4 - 1/3
1 mar	Récupération filets S4 - 1/3
17 mar	Pêche S1, S2, S3, S4 - 2/3
18 mar	Récupération filets S1, S2, S3, S4 - 2/3
20 mar	Pêche S1, S2, S3, S4 - 2bis/3
21 mar	Récupération filets S1, S2, S3, S4 - 2bis/3
08 avr	Pêche S1, S2, S3, S4 - 3/3
09 avr	Récupération filets S1, S2, S3, S4 - 3/3

ANNEXE C : tableau reprenant la date et heure de la pose et retrait des filets, leur position géographique, ainsi que l'effort de pêche.

Site - pêche	Dépôt	Relève	Position	Temps à l'eau	Effort en m ² ·h
S1 - 1/3	10/02 - 17:45	11/02 - 05:31	S 17.256637° E 49.439551°	11:46	3718.27
S2 - 1/3	26/02 - 16:45	27/02 - 04:53	S 17.263069° E 49.431447°	12:08	3834.13
S3 - 1/3	26/02 - 17:30	27/02 - 05:09	S 17.257429° E 49.432754°	11:39	3681.40
S4 - 1/3	28/02 - 17:20	01/03 - 04:55	S 17.260845° E 49.425301°	11:35	3660.33
S1 - 2/3	17/03 - 18:08	18/03 - 05:45	S 17.256445° E 49.439818°	11:37	3670.87
S2 - 2/3	17/03 - 19:06	18/03 - 06:39	S 17.264007° E 49.434654°	11:33	3650.60
S3 - 2/3	17/03 - 17:48	18/03 - 06:12	S 17.256470° E 49.433277°	12:24	3926.04
S4 - 2/3	17/03 - 18:28	18/03 - 06:50	S 17.261340° E 49.425189°	12:22	3915.00
S1 - 2bis/3	20/03 - 17:32	21/03 - 05:15	/	11:43	3707.53
S2 - 2bis/3	20/03 - 18:10	21/03 - 05:50	/	11:40	3688.73
S3 - 2bis/3	20/03 - 17:30	21/03 - 05:20	/	11:50	3731.47
S4 - 2bis/3	20/03 - 18:15	21/03 - 05:55	/	11:40	3688.73
S1 - 3/3	08/04 - 16:53	09/04 - 05:39	S 17.256190° E 49.440090°	12:46	4037.32
S2 - 3/3	08/04 - 17:23	09/04 - 06:07	S 17.264000° E 49.433480°	12:44	4026.25
S3 - 3/3	08/04 - 16:38	09/04 - 05:24	S 17.256542° E 49.432892°	12:46	4037.32
S4 - 3/3	08/04 - 18:04	09/04 - 05:55	S 17.261206° E 49.425196°	11:51	3736.00

ANNEXE D : Protocole de prélèvement et de filtration pour l'ADN environnemental

1. Préparation
 - Étiquetage de chaque capsule avec l'identifiant (date, site, numéro de la pêche).
 - Vissage de la capsule *eDNA Dual Filter* sur une seringue stérile de 60 mL.
2. Collecte de l'eau
 - Immersion de l'orifice d'entrée du filtre sous la surface de l'eau (2-3cm).
 - Aspiration lente de 60 mL d'eau (piston à fond).
3. Filtration
 - Retirer la capsule de l'eau, vider la seringue et expulser l'eau contenue dans le filtre dans l'air libre (à distance de la pirogue).
 - Répéter deux fois ce cycle aspiration–expulsion (120 mL filtrés).
 - Après le dernier cycle, aspirer une troisième fois hors de l'eau pour vider le filtre, puis expulser l'eau résiduelle, répétition jusqu'à ce que le filtre soit complètement vide.
4. Ajout du tampon
 - Connecter la seringue contenant de 3,5 mL de tampon de conservation.
 - Injecter doucement tout le volume dans la capsule, la maintenir horizontale.
 - Sceller les deux ports avec les bouchons Duer-lock.
5. Stockage

Conservation au frigo (malgré les coupures de courants régulière), à l'abri de la lumière directe.

ANNEXE E : Extraction d'ADN

Pour chaque échantillon, Un fragment de tissu de nageoire est placé dans un tube Eppendorf de 1,5 ml, préalablement numéroté. Le reste du tissu est conservé au réfrigérateur (- 70 °C) pour compléter la collection de l'IRSNB.

Étapes d'extraction (suivant le protocole *Nucleospin Tissue*) :

1. Pré-lyse cellulaire : Addition de 180 µL de tampon de lyse T1 et 25 µL de solution de Protéinase K par échantillon. Homogénéisation par vortex et incubation à 56°C pendant la nuit.
2. Lyse cellulaire : Addition de 200 µL de tampon B3, homogénéisation par vortex et incubation à 70°C pendant 10 minutes.
3. Conditions de liaison de l'ADN : Addition de 210 µL d'éthanol 96-100% au lysat, homogénéisation vigoureuse par vortex.
4. Liaison de l'ADN : Transfert de l'échantillon complet sur une colonne NucleoSpin® Tissue placée dans un tube collecteur, centrifugation 1 minute à 11 000 × g.
5. Lavages de la membrane de silice :
 - Premier lavage : 500 µL de tampon BW, centrifugation 1 minute à 11 000 × g
 - Deuxième lavage : 600 µL de tampon B5, centrifugation 1 minute à 11 000 × g
6. Séchage : Centrifugation 1 minute à 11 000 × g pour éliminer l'éthanol résiduel.
7. Éluion : Placer la colonne dans un Eppendorf, y ajouter 100 µL de tampon d'éluion BE (Tris-HCl 5 mM, pH 8,5), incubation 1 minute à température ambiante, centrifugation finale 1 minute à 11 000 × g.

La concentration et la pureté de l'ADN extrait était mesurée aléatoirement par fluorométrie (Qubit), avec des valeurs de 2,68 ng/µL à 7,54 ng/µL. L'ADN extrait était conservé au congélateur jusqu'à utilisation.

ANNEXE F : Individus pour les analyses de laboratoire

Nom vernaculaire	Famille	Genre	Individus disponibles	Échantillons pour amplification	Échantillons pour séquençage
Ambatsy	Ambassidae	<i>Ambassis</i>	20	3	2
Kalama	Leiognatidae	<i>Leognatus</i>	13	3	2
Saroy	Cichlidae	<i>Ptychochromis</i>	8	3	3
Jeb Jeb	Mugilidae	<i>Planiliza</i>	3	3	2
Hintagna	Scatophagidae	<i>Scatophagus</i>	3	3	2
Fiampotsy	Gerreidae	<i>Gerres</i>	2	2	2
Lagnaragna	Carangidae	<i>Caranx</i>	2	2	2
Tohô-be	Gobiidae	<i>Glossogobius</i>	2	2	2
Debo	Eleotridae	<i>Eleotris</i>	1	1	1
Tohy be vava	Gobiidae		1	1	1
Varavargna	Lutjanidae	<i>Lutjanus</i>	1	1	1
Tohy	Gobiidae		1	1	1
???	Clupeidae	<i>Sauvagella</i>	1	1	1
Ambo ambo	Atherinidae		1	1	1
Tilapia	Cichlidae	<i>Oreochromis</i>	1	1	1

ANNEXE G : Amplification par PCR

L'amplification a été réalisée pour deux gènes mitochondriaux : le gène Cytochrome c oxydase sous unité 1(COI) et le gène de la sous-unité 12S de l'ARN ribosomal mitochondrial (12S rRNA).

Amplification du gène COI

L'amplification du fragment COI (~655 pb) a été réalisée en utilisant un mélange d'amorces appelé "Fish cocktail" (concentration finale 2µM), optimisé pour les téléostéens selon Ivanova et al. (2007). Ce cocktail intègre des amorces M13-étiquetées facilitant le processus de séquençage ultérieur (Messing, 1983) .

Nom	Séquence 5' → 3'	Référence
VF2_t1	TGTA AACGACGGCCAGTCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC	Ivanova et al., 2007
FishF2_t1	TGTA AACGACGGCCAGTCGACTAATCATAAAGATATCGGCAC	Ivanova et al., 2007
FishR2_t1	CAGGAAACAGCTATGACACTTCAGGGTGACCGAAGAATCAGAA	Ivanova et al., 2007
FR1d_t1	CAGGAAACAGCTATGACACCTCAGGGTGTCCGAARAAYCARAA	Ivanova et al., 2007
M13F	TGTA AACGACGGCCAGT	Messing, 1983
M13R	CAGGAAACAGCTATGAC	Messing, 1983

Chaque réaction PCR avait un volume final de 25 µL pour 1 échantillon. Le volume total du master mix était donc calculé en fonction du nombre d'échantillons à amplifier. Pour un échantillon, le master mix est composé de:

Master Mix COI pour 25 µL	Volume
Buffer (5x)	5 µL
dNTP (10µM)	0,5 µL
Fish cocktail (2 µM)	1,25
Taq polymerase (5 units per µL) (GoTaq G2 Flexi)	0,2 µL
milliQ - H2O	13,55 µL
MgCl2	2,5 µL
ADN extrait	2 µL

Ensuite, la PCR était réalisée. Le protocole thermique consistait en une dénaturation initiale à 94°C pendant 3 minutes, suivie de 35 cycles de : dénaturation à 94°C (45sec), hybridation à 51°C (40sec) et d'élongation à 72°C (90sec), avec une élongation finale de 72°C pendant 10 minutes (Decru et al., 2016).

Amplification du gène 12S

L'amplification du fragment 12S rRNA a été réalisée avec les amorces 12Sa et 12Sb (Kocher et al., 1989), couramment utilisées pour la phylogénie des vertébrés. Ces amorces ont été sélectionnées après tests préliminaires comparatifs avec les amorces MT1478H/MT1091L (Furlan et al., 2016), seul le couple 12Sa/12Sb ayant donné des résultats satisfaisants lors de la vérification électrophorétique.

Nom	Séquence 5' → 3'	Référence
12Sa	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT	Modifié d'après Kocher et al., 1989
12Sb	TGAGGAGGGTGACGGGCGGT	Modifié d'après Kocher et al., 1989

Comme pour le gène COI, chaque réaction PCR avait un volume final de 25 µL par échantillon. En voici sa composition :

Master Mix 12S pour 25 µL	Volume
Buffer (5x)	5 µL
dNTP (10µM)	0,5 µL
Primer 12Sa	2,5 µL
Primer 12Sb	2,5 µL
Taq polymerase (5 units per µL) (GoTaq G2 Flexi)	0,2 µL
milliQ - H2O	9,8 µL
MgCl ₂	2,5 µL
ADN extrait	2 µL

Le protocole thermique pour le gène 12S était composé d'une première dénaturation de 93°C pendant 2 minutes, suivi de 35 cycles de dénaturation à 93°C (1min), hybridation à 50°C (1min), une élongation à 72°C (3'30"), terminé par une élongation finale de 5 minutes à 72°C (Kocher et al., 1989).

Toutes les amplifications PCR ont été réalisées sur thermocycleur Biometra T Advanced. Des témoins négatifs (sans ADN) ont été inclus systématiquement pour détecter d'éventuelles contaminations.

ANNEXE H : Protocole électrophorèse et purification

Préparation du gel d'agarose:

La vérification de l'amplification PCR a été effectuée par électrophorèse sur gel d'agarose. Sous l'effet d'un champ électrique, les molécules d'ADN migrent vers l'électrode positive, les fragments plus petits progressant plus rapidement à travers l'agarose que les plus gros fragments. Cette technique de vérification permet de visualiser la migration des fragments (Sambrook et al., 2001). Si l'amplification est réussie, alors on observe des bandes sur le gel, correspondant à l'ADN qui a été amplifié à l'étape précédente. Le protocole standardisé suivant a été appliqué

- Dissolution de 0,4 g d'agarose dans 40 mL de tampon TBE 1×
- Chauffage au micro-ondes pendant 30 secondes jusqu'à transparence complète
- Refroidissement jusqu'à ~60°C (température de manipulation manuelle)
- Addition de 1,8 µL de Midori Green comme agent fluorescent
- Transfert du gel liquide dans un support et polymérisation pendant 25 minutes

Conditions de migration :

- Dépôt de 3 µL de produit PCR par puits
- Marqueur de taille moléculaire : 3 µL ladder 1 kb placé aux positions extrêmes
- Conditions électrophorétiques : 100V pendant 30 minutes dans du tampon TBE 1×
- Visualisation sous lumière UV.

Des tailles différentes, en fonction du gène, étaient attendues: ~655 bp pour le COI et ~400 bp pour le 12S.

Le taux de réussite d'amplification a été évalué à 89% (25/28 échantillons) pour le gène COI et 96% (27/28 échantillons) pour le gène 12S, confirmant l'efficacité des protocoles utilisés.

Purification, préparation pour séquençage et envoi

La préparation et la purification des échantillons pour séquençage, a nécessité une sélection compte tenu de la capacité maximale de 48 échantillons par plaque (96 puits avec séquençage bidirectionnel). Les 24 échantillons finaux, par gènes, ont été sélectionnés en priorisant la diversité taxonomique (maximum de 2 échantillons par espèces), voir annexe F, et en excluant prioritairement les échantillons n'ayant pas montrés de résultats sur les gels.

La purification des produits PCR, première étape de la préparation pour séquençage, a été réalisée en utilisant le réactif ExoSAP-IT™ (Applied Biosystems) selon le protocole du fabricant, permettant l'élimination enzymatique des amorces et dNTPs résiduels (Applied Biosystems, 2019).

Protocole ExoSAP-IT :

- Mélange : 2 µL de réactif ExoSAP-IT + 10 µL de produit PCR.
- Programme EXOSAP dans la machine "Biometra TOne":
 - Incubation : 37°C pendant 15 minutes

- Inactivation : 80°C pendant 15 minutes

Cette méthode permet une récupération des produits PCR tout en éliminant les contaminants pouvant interférer avec la réaction de séquençage.

Préparation de la plaque de séquençage :

- Transfert de 6 µL de produit PCR purifié, par puits (5µL PCR + 1µL ExoSAP)
- Duplication, par échantillon, pour séquençage bidirectionnel (forward/reverse)
- Addition d'amorces de séquençage à concentration 5 mM :
 - COI : Amorces M13F (forward) et M13R (reverse) (5 µL par échantillon)
 - 12S : Amorces 12Sa (forward) et 12Sb (reverse) (5 µL par échantillon)

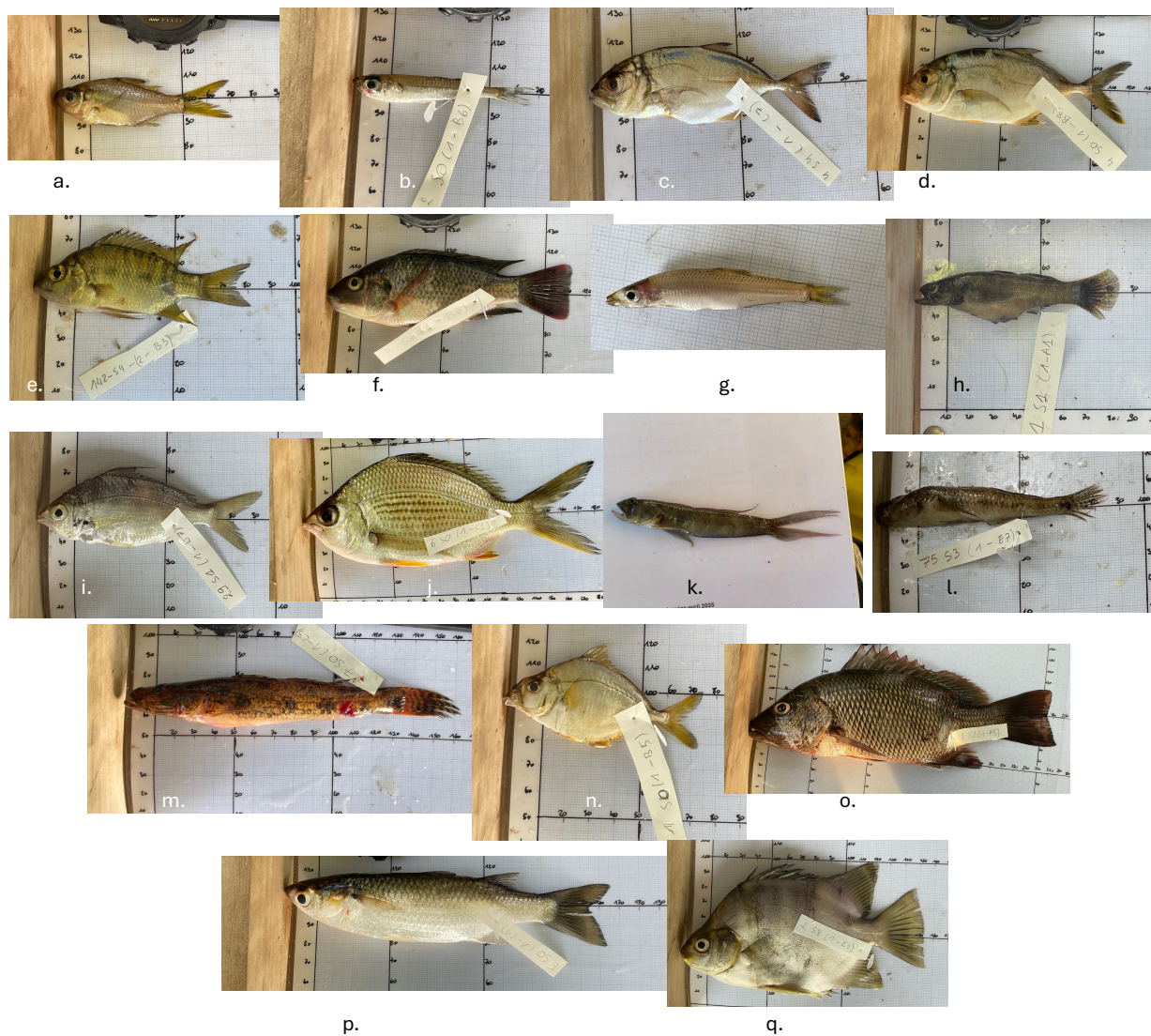
Le choix des amorces M13 pour le séquençage du COI, plutôt que le cocktail "Fish cocktail", permet un séquençage ciblé en se concentrant sur les extrémités 5' et 3' de la séquence (Messing, 1983).

Finalement, la plaque a été scellée et étiquetée, selon les spécifications de MacroGen Europe (Amsterdam, Pays-Bas), société responsable du séquençage des échantillons, en utilisant la méthode de séquençage Sanger bidirectionnel

ANNEXE I : Liste des packages R utilisés

Section	Packages appelés
Caractérisation physico-chimique	<i>dplyr, ggplot2, gstat, raster, readr, sf, viridis, patchwork, tibble, tidyverse, grid, rstudioapi, ggspatial</i>
Diversité ichtyologique et complétude d'échantillonnage	<i>tidyverse, vegan, betapart, janitor, pheatmap</i>
Variation spatiale des structures et état des communautés	<i>ape, ggVennDiagram, ggtext, janitor, patchwork, pheatmap, scales, tidyverse, vegan, PMCMRplus, ggpubr, rstatix</i>

ANNEXE J : Liste des espèces rencontrées dans la lagune, avec photographie



(a) *Ambassis ambassis* ; (b) *Atherinomorus endrachtensis* ; (c) *Caranx sexfasciatus* ; (d) *Caranx papuensis*
 (e) *Ptychochromis grandidieri* ; (f) *Oreochromis mossambicus* ; (g) *Sauvagella madagascariensis* ; (h)
Eleotris acanthopomus ; (i) *Gerres filamentosus* ; (j) *Gerres methueni* ; (k) *Oxyurichthys ophthalmonema* ;
 (l) *Glossogobius callidus* ; (m) *Glossogobius giuris* ; (n) *Leiognathus equula* ; (o) *Lutjanus argentimaculatus*
 ; (p) *Osteomugil cunnesius* ; (q) *Scatophagus tetracanthus*