



HAL
open science

Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion

Clément Trystram

► **To cite this version:**

Clément Trystram. Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion. Biodiversité et Ecologie. Université de La Réunion, 2016. Français. NNT: . tel-01481440v1

HAL Id: tel-01481440

<https://hal.science/tel-01481440v1>

Submitted on 30 Jan 2017 (v1), last revised 9 Mar 2017 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de La Réunion – Faculté des Sciences et Technologies

THESE

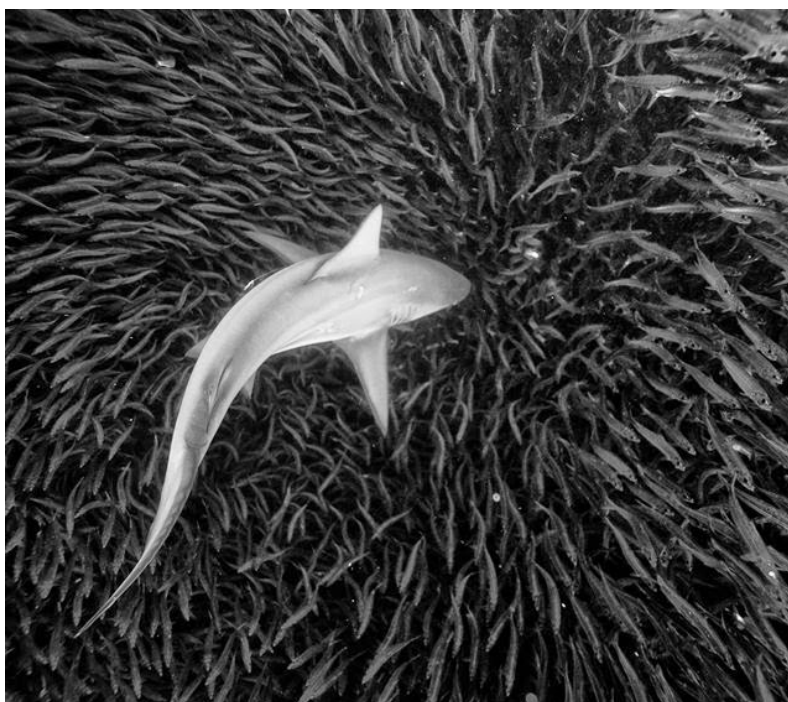
Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de La Réunion

Spécialité : Biologie Marine

Ecole doctorale : Sciences, Technologies, Santé

Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion



Présentée et soutenue publiquement le 9 décembre 2016 par

Clément TRYSTRAM

Devant un jury composé de :

- Pr. Daniel PAULY, professeur à l'Université British Columbia (rapporteur)
- Dr. HDR Audrey DARNAUDE, chargée de recherche au CNRS (rapporteur)
- Dr. HDR Dominique PONTON, directeur de recherche à l'IRD (examinateur)
- Dr. Evgeny ROMANOV, responsable de la cellule palangrière du CAP RUN (examinateur)
- Dr. Audrey JAEGER, maître de conférences à Université de La Réunion (examinatrice)
- Pr. Sébastien JAQUOMET, professeur à l'Université de La Réunion (directeur de thèse)

Crédit photographique : Paul Cowell

Partenaires

Financeurs

et



*La connaissance est un miroir,
elle permet de voir qui nous sommes
et qui nous pouvons devenir.*

Sonmi, Cloud Atlas

Avant-propos

Ressentir un vertige étourdissant face à l'étendue immense des inconnues et un frisson d'enthousiasme à la moindre miette acquise. De ces sentiments ambivalents, expérimentés par tout jeune chercheur, a émergé un profond questionnement sur ma relation à la connaissance et à sa recherche. La perpétuelle remise en question empêche toute réponse d'être définitive, mais j'aimerais poser ici un point d'amer sur cette réflexion, inspirée des textes d'hommes et de femmes partageant les caractéristiques communes d'humilité et de curiosité.

André Brahic propose deux principes sur lesquels se base la science fondamentale : « que la nature est régie par des lois et que nous sommes capables de les comprendre ». Ces deux principes étant contestables par ailleurs, le travail de recherche fondamentale s'effectue déjà dans un cadre théorique restrictif. Suis-je capable de comprendre le monde ? La réponse est claire : je n'en sais rien, donc j'essaye. Cette tentative de comprendre le monde nécessitant une grande implication personnelle, comme l'écrivait Marie-Anne Paveau : « il en faut du désir pour passer le plus clair de son temps à lire, à élaborer et à formuler des idées, à les faire tenir ensemble, à observer inlassablement le monde sous un épuisant regard analytique », il est possible de se demander pourquoi essayer, cela en vaut-il la peine ? Jacques Brel y apporte la réponse à la fois la plus naturelle et la plus désinvolte : « parce que cela m'amuse, parce que j'en ai envie, c'est la seule raison valable », avant d'ajouter « vivre c'est formidable mais ça n'est pas sérieux, ça n'est pas grave, c'est une aventure, un jeu. Il faut fuir la gravité des imbéciles ». Un jeu, certes, mais éreintant : « l'envie de réaliser un rêve, c'est le talent, tout le restant c'est de la sueur, de la transpiration, de la discipline ».

L'une des références les plus connues synthétisant toute l'humilité et la curiosité d'un homme qui a changé le cours de l'histoire scientifique est celle d'Isaac Newton, écrite à la fin de sa vie : « je me fais l'impression de n'avoir été qu'un enfant jouant sur la plage et s'y amusant à trouver de temps en temps un galet particulièrement lisse ou un coquillage plus joli que les autres, tandis que s'étendait devant moi, inconnu, le grand océan de la vérité ». Et c'est bien au premier degré que j'ai appliqué cette pensée en choisissant d'effectuer une thèse de doctorat en biologie marine. Ceci est un rappel quotidien de ce qui a fait de ces hommes et femmes des modèles jalonnant mon chemin interne : l'humilité et la curiosité.

Remerciements

Je remercie la Région Réunion et le Fond Social Européen pour avoir soutenu financièrement ce projet. Pour un étudiant en fin de master, l'accès à une bourse de thèse est probablement l'élément le plus limitant à la poursuite en doctorat, avant la qualité du dossier scolaire. Je remercie également le WIOMSA (*Western Indian Ocean Marine Science Association*) pour leurs soutiens financiers ponctuels qui m'ont permis de participer à des conférences internationales. La découverte de la richesse de ces évènements est une des grandes leçons que je retiendrai de ce doctorat, et cela n'aurait pu avoir lieu sans votre aide.

Mes plus grands remerciements vont naturellement à mon directeur de thèse. Les mots me manquent pour exprimer ma gratitude, mais à l'heure (littéralement) de terminer ce manuscrit c'est ta grande disponibilité et réactivité qui me vient en tête. Tu as été extrêmement présent tout au long de ces trois années et c'est un accompagnement précieux dont j'ai bénéficié. Présent très tôt le matin jusqu'à tard le soir, ta porte a toujours été ouverte, même quand tu avais bien d'autres choses à faire que de répondre aux questions dispersées d'un thésard trop curieux. Merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir permis de réaliser cette thèse qui n'était pas prévue au départ, mais qui n'aurait pu se concrétiser sans toi. Merci pour l'abondance de tes commentaires, si c'est mon nom qui est en page de garde, ce manuscrit me fait plutôt l'impression d'avoir été écrit à quatre mains.

Un grand merci aux rapporteurs ainsi qu'à l'ensemble des membres du jury, d'avoir accepté la lourde charge d'évaluer ce travail. Je suis de ceux qui pensent que leur travail est trop imparfait pour valoir le temps de le lire. Le temps et la considération que vous m'accordez est un bien très précieux et j'essayerai, tant que faire se peut dans la limite de mes capacités, d'en faire bon usage.

Merci aux différentes générations de stagiaires ainsi qu'à l'ensemble des personnes ayant contribué à la récolte et au traitement des échantillons en laboratoire. Ce travail n'aurait pas été possible sans vous. Vous m'avez confié la responsabilité de vous apprendre ce que vous vouliez, ce dont vous aviez besoin ou l'idée que je m'en faisais. C'est une lourde responsabilité que j'ai pris très à cœur et c'est avec une grande implication (même si cela ne se voyait pas toujours) que j'ai essayé de vous transmettre un peu de connaissance (en parlant trop vite et de trop de choses anecdotiques).

J'aimerais ici remercier le personnel d'entretien de l'Université, toutes ces personnes au travail trop souvent oublié et pourtant tellement important. Bien avant l'arrivée massive des étudiants chahutards et bruyants, l'Université est occupée de personnes discrètes, silencieuses et bienveillantes. La nuit est comme une hibernation pour l'Université, et chaque matin de chaque jour, des fourmis ouvrières la réveillent doucement, sans brusquerie. L'avenir appartient aux lèves tôt.

De même je voudrais remercier le personnel du CROUS, ainsi que toutes autres personnes simplement agréable. Vous servez avec gentillesse des plats qui sentent bon les épices et les aromates. Votre bonne humeur m'a autant nourri et reconforter dans les périodes difficiles que vos caris, massalés, civets, et autres fantaisies dont les noms m'échappent, mais pas le goût. Un sourire ne coûte pas cher, mais il vaut beaucoup.

Merci à toutes les personnes rencontrées dans le cadre associatif. Regarder dans la même direction nous a permis de nous rencontrer autour d'idées et de projets motivés uniquement par l'envie de bien faire. L'Abbé Pierre disait qu'il ne fallait pas attendre d'être un homme bon pour faire de bonnes choses. C'est effectivement à tâtons, par des séries d'essais-échecs-réussites que nous avons tous progressés ensemble vers un but commun. Merci de m'avoir appris que la volonté est la seule condition nécessaire et suffisante à la réalisation d'un projet.

Merci à mes amis pour les longues digressions nocturne, pour les joutes verbales de pensées qui vont plus vite que nos mots. A vous qui m'avez montré que la pression, il vaut mieux la boire que la subir. Changer le monde nécessite d'avoir des idées pour le faire, et je suis convaincu que ces idées prennent en parti naissance dans ce qui est communément appelé « délire de fin de soirées ». Nos café-philos improvisés ne me semblent pas si insignifiant, c'est un espace d'expression où nous avons pu éprouver, et où nous éprouverons encore, les limites de notre rapidité d'analyse. Ces dernières semaines de rédaction m'en ont privé et j'espère vous y retrouver bientôt. Gare à vous mes amis, aiguisez vos esprits, je reviens plus motivé que jamais !

Merci aux collègues doctorants pour le soutien. Le doctorat est souvent perçu comme une période de solitude, mais vous prouvez que c'est faux. Nous partageons le même quotidien et souvent les mêmes galères. Vous avez été d'une grande aide que je ne saurais exprimer mais, j'en suis sûr, que vous pouvez comprendre. Vous m'avez fait rire (ou pleurer, on ne sait plus trop où est la limite), avez échangé des repas, partagé des idées pour débloquer des problèmes

informatiques de toutes sorte. Faire de la recherche, ce n'est pas passer son temps à faire des découvertes (le rêve ...), mais passer son temps à régler des problèmes (on est plus proche du cauchemar là). Quand tout le monde te laisse régler tes problèmes car ... et bien car ce sont tes problèmes, les autres doctorants, eux, viendront t'aider, ne serait-ce que pour oublier les leurs. Cela aide énormément de se sentir soutenu de ceux qui nous comprennent, par ceux qui te disent « le bouton est là pour faire ce que tu veux » plutôt que « t'inquiète, je te fais confiance, ça va le faire » (ce qui, soit dit en passant, n'est pas d'un grand soutien).

Un immense merci à mes aînés, qui m'ont offert leur amitié alors que je ne m'en sentais pas digne. Vous m'avez regardé comme un pair, quand je vous voyais comme des pères (et mères, mais le jeu de mot ne marche qu'au masculin ici). Les grands hommes et femmes ne sont pas que dans les livres, mais aussi autour de nous, juste là, à portée de conversation. Vous êtes des personnes tellement formidables, et vous m'avez traité comme votre égal. Votre amitié est un trésor et m'en rendre digne une très grande source de motivation. Je suis fière d'avoir pu être appelé, ne serait-ce qu'un jour, votre ami.

Un énorme merci à ma famille. Même huit années après notre séparation, même à l'autre bout du monde, perdu sur votre coque de noix flottante, vous vous êtes senti concernés, jusqu'à lire une grande partie de ce manuscrit avant que l'isolement technologique ne vous empêche d'aller plus loin. Vous m'avez transmis tant d'amour et de passion, à commencer (et à finir !) par l'envie d'apprendre et de découvrir notre monde et ce qui fait qu'il ne tourne pas aussi rond qu'il le devrait. Merci de m'avoir permis de faire partie du monde de ceux qui veulent en faire le tour. Merci papa, mère-ci maman.

A Violaine Graffin, rien que des mots ne puissent exprimer.

Communications publiques

Internationales

- Trystram C**, Rogers K, Jaquemet S, Trompette B. “A first investigation of the trophic ecology of tiger sharks from Reunion Island using stable isotopes.” *8th WIOMSA Scientific Symposium*. 28th October- 2 November 2013. **POSTER**.
- Trystram C**, Jaquemet S, Rogers K. “Can stable isotopes be used to help in the management of shark attack risk? A case study from Reunion Island, Western Indian Ocean.” *9th IsoEcol*. 3-8 August 2014. **TALK**.
- Trystram C**, Rogers K, Soria M, Jaquemet S. “Exploration of trophic ecology of two sympatric shark predators from Reunion Island, western Indian Ocean.” *FederBioDiv program restitution*. 2-5 June 2015. **POSTER**.
- Trystram C**, Guyomard D., Tardy C., Brown-vuillemin S., Thubin Y., Esposito C., Leclercq F., Jaquemet S. “Trophic relationships in a large predatory pelagic species community exploited by local fisheries of an oceanic island.” *9th WIOMSA Scientific Symposium*. 26th-31th October 2015. **TALK**.
- Jaquemet S., Aumond Y., Sadeyen A., **Trystram C.**, Huet J., Roos D. “A first investigation of the trophic ecology of deep-sea fishes exploited by the artisanal fishery of reunion island.” *9th WIOMSA Scientific Symposium*. 26th-31th October 2015. **TALK**.

Locales

- Forum des Jeunes Chercheurs 07/05/2014 « Evolution spatiale et temporelle de l'activité de pêche artisanale à La Réunion et enjeux pour le futur. »
- Journée des Doctorants en Sciences Marines 11/06/2014 « Ecologie trophique et relations avec les biotoxines marines chez des espèces d'intérêt commercial à La Réunion »
- Comité de suivi des récifs artificiels Corail Réunion 30/08/2014 « Synthèse des activités du laboratoire ECOMAR sur les récifs artificiels à La Réunion »
- Cycle de conférences hebdomadaire BioEcoTrop 30/09/2014 « Présentation des outils méthodologiques utilisables pour les études trophiques. »
- Séminaire restitution programme FEDER-BioDiv équipe Mégafaune 19/03/2015 « Relations alimentaires entre prédateurs apicaux océaniques et côtiers à La Réunion »
- Forum des Jeunes Chercheurs 23/09/2015 « De la dynamique de la matière organique à l'émergence d'interactions entre les écosystèmes marins autour de La Réunion. » Prix du public.
- Cycle de conférences hebdomadaires BioEcoTrop 17/11/2015 « Ecologie alimentaire des prédateurs supérieurs : liens entre différents écosystèmes marins autour de La Réunion. ».
- Séminaire IRD de La Réunion 04/12/2015 « Ecologie alimentaire des prédateurs supérieurs : liens entre différents écosystèmes marins autour de La Réunion. »
- Séminaire IRD de Polynésie 07/12/2015 « Ecologie alimentaire des prédateurs supérieurs : liens entre différents écosystèmes marins autour de La Réunion. »
- Ma Thèse en 180s 07/05/2016 « Alimentation des prédateurs marins. » Finaliste régional.
- Journée des Doctorants en Sciences Marines 29/05/2016 « Se nourrir dans le noir, première exploration de l'écologie trophique des prédateurs abyssaux autour de La Réunion. »
- Forum des Jeunes Chercheurs 12/10/2016 « Les requins : très représentés et peu perceptibles, que comprenons-nous de leur écologie ? » Prix du public.

Sommaire

PARTIE 1 MISE EN PLACE DE L'ETUDE : OBJECTIFS, LOCALISATION ET METHODES	19
CHAPITRE I CONTEXTE GENERAL	21
1. CONCEPTS SCIENTIFIQUES GENERAUX	23
1.1. <i>Etat des pêches et gestion écosystémique</i>	23
1.2. <i>Rôles des prédateurs dans leurs écosystèmes</i>	33
2. OBJECTIFS DE LA PRESENTE ETUDE	48
2.1. <i>Contexte scientifique local</i>	49
2.2. <i>Problématiques de la thèse</i>	53
CHAPITRE II EVOLUTION DES TERRITOIRES DE PECHE A LA REUNION	57
1. UNE ACTIVITE DE PECHE INFLUENCEE PAR LES CONTRAINTES CLIMATIQUES	59
1.1. <i>La Réunion : La France et l'Europe dans l'océan Indien</i>	59
1.2. <i>Des segments de pêche déterminés par leurs rayons d'action</i>	60
1.3. <i>Une île, deux visages climatiques contrastés</i>	62
2. PANORAMA DES MESURES DE GESTION DE LA PETITE PECHE REUNIONNAISE	67
2.1. <i>Les Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP), piliers de la petite pêche traditionnelle</i>	67
2.2. <i>Les moulinets électriques, boîte de Pandore ?</i>	70
2.3. <i>Association de récifs artificiels et d'aires marines protégées, les premiers pas</i>	71
3. SYNTHÈSE	75
CHAPITRE III MODELES BIOLOGIQUES ET OUTILS METHODOLOGIQUES	77
1. MODELES BIOLOGIQUES	79
1.1. <i>Espèces épipélagiques</i>	79
1.2. <i>Espèces profondes</i>	97
2. OUTILS METHODOLOGIQUES	110
2.1. <i>Contenus stomacaux</i>	111
2.2. <i>Isotopes stables</i>	118
PARTIE 2 L'ALIMENTATION DES PREDATEURS MARINS AUTOUR DE LA REUNION : EXPLORATION DES PRINCIPAUX RESULTATS	137
CHAPITRE IV ALIMENTATION DE DEUX POPULATIONS SYMPATRIQUES DE REQUINS PREDATEURS : LES REQUINS TIGRE ET BOULEDOGUE	133
1. INTRODUCTION	135
2. METHODS	137
2.1. <i>Sample collection and preparation</i>	137
2.2. <i>Diet and trophic niche widths</i>	139
2.3. <i>Evaluation of sampling effort</i>	140
2.4. <i>Niche overlap</i>	140
2.5. <i>Length, body condition, year, capture season and sex effect</i>	141
2.6. <i>Individual specialization</i>	141
3. RESULTS	142
3.1. <i>Dietary composition</i>	142
3.2. <i>Characterization of organic matter sources</i>	146
3.3. <i>Shark isotopic niche</i>	147
3.4. <i>Niche overlap</i>	148
3.5. <i>Length, body condition, year, capture season and sex effect</i>	148
3.6. <i>Individual specialization</i>	149
4. DISCUSSION	149
4.1. <i>Dietary habits at Reunion Island confirms the opportunistic feeding behaviour of tiger and bull sharks</i>	150
4.2. <i>In limited coastal environments, tiger and bull sharks reduce the competition for resources</i>	152
4.3. <i>Bull sharks do not exhibit the same foraging strategies over time</i>	153
4.4. <i>Individual specialization is higher in bull sharks compared to tiger sharks</i>	154

5.	LES POINTS A RETENIR	157
5.1.	<i>Deux espèces opportunistes.....</i>	157
5.2.	<i>Absence de chevauchement alimentaire entre ces deux espèces</i>	159
5.3.	<i>Variations du régime alimentaire du requin bouledogue.....</i>	161
5.4.	<i>Répartition différente des ressources entre les individus des deux espèces</i>	161
CHAPITRE V PARTITION DES NICHES TROPHIQUES D'UNE COMMUNAUTE DE PREDATEURS EPELAGIQUES.....		163
1.	INTRODUCTION	165
2.	METHODS.....	166
2.1.	<i>Study area, biological model and sample collection</i>	166
2.2.	<i>Stomach content analysis</i>	167
2.3.	<i>Stable isotopes analysis.....</i>	171
2.4.	<i>Statistical analysis.....</i>	173
3.	RESULTS	174
3.1.	<i>Sample size</i>	174
3.2.	<i>Feeding patterns.....</i>	175
3.3.	<i>Predator guilds.....</i>	177
3.4.	<i>Diet and trophic overlap</i>	178
3.5.	<i>Stable isotopes.....</i>	181
4.	DISCUSSION	182
4.1.	<i>Drivers of dietary specialisation in marine predators in Reunion Island</i>	182
4.2.	<i>Interaction between coastal and oceanic ecosystems.....</i>	184
4.3.	<i>Conclusion.....</i>	186
5.	LES POINTS A RETENIR	187
5.1.	<i>Répartition en trois guildes trophiques</i>	187
5.2.	<i>Consommation de Crustacés épipelagiques par le thon jaune et la bonite</i>	190
5.3.	<i>Consommation de de stades juvéniles d'espèces récifales par la dorade coryphène et le thazard</i>	191
5.4.	<i>L'attraction non-alimentaire des objets flottant</i>	191
5.5.	<i>Chevauchement alimentaire entre le requin bouledogue et la carangue grosse-tête.....</i>	192
CHAPITRE VI PREMIERE EXPLORATION DE L'ÉCOLOGIE TROPHIQUE DES ESPECES PROFONDES EXPLOITEES AUTOUR DE LA REUNION.....		194
1.	INTRODUCTION	196
2.	METHODS.....	199
2.1.	<i>Study area.....</i>	199
2.2.	<i>Sampling.....</i>	200
2.3.	<i>Laboratory processing.....</i>	201
2.4.	<i>General diet description.....</i>	204
2.5.	<i>Length and depth effect</i>	206
2.6.	<i>Relative dependence on multiple sources</i>	206
3.	RESULTS	207
3.1.	<i>Sample size and depth distribution</i>	207
3.2.	<i>Feeding patterns.....</i>	210
3.3.	<i>Diet breadth.....</i>	216
3.4.	<i>Total length and depth of capture effects</i>	216
3.5.	<i>Relative dependence on sources</i>	218
4.	DISCUSSION	219
4.1.	<i>Dependence on pelagic sources</i>	220
4.2.	<i>Dependence on the sound-scattering layer.....</i>	221
4.3.	<i>Interspecific diet composition.....</i>	222
4.4.	<i>Intraspecific dietary pattern.....</i>	224
5.	CONCLUSION.....	225
6.	LES POINTS A RETENIR	226
6.1.	<i>Alimentation sur la couche mésopélagique à migration verticale.....</i>	226
6.2.	<i>Chevauchement trophique atténué par une séparation bathymétrique</i>	229
6.3.	<i>Importantes variations intra-spécifiques.....</i>	230
CHAPITRE VII COMPARAISON DES FACTEURS STRUCTURANT LES DEUX COMMUNAUTES DE PREDATEURS ETUDIEES		233

1.	INTRODUCTION	235
2.	MATERIALS AND METHODS	236
2.1.	<i>Sampling</i>	236
2.2.	<i>Laboratory processing</i>	238
2.3.	<i>Factors driving the diet composition</i>	239
2.4.	<i>Trophic structure of the communities</i>	239
2.5.	<i>Factors driving the isotopic composition of white muscles</i>	240
3.	RESULTS	241
3.1.	<i>Factors driving the diet composition</i>	241
3.2.	<i>Structure of the community of deep-water and epipelagic fish</i>	243
3.3.	<i>Factors driving the isotopic composition of the species</i>	244
4.	DISCUSSION	247
4.1.	<i>Trophic independence of epipelagic and deep-water fish communities</i>	248
4.2.	<i>Factors structuring the surface and the deep-water fish communities</i>	249
5.	CONCLUSION.....	251
6.	LES POINTS A RETENIR	253
6.1.	<i>Dépendance des espèces profondes et épipélagiques à différentes ressources</i>	253
6.2.	<i>Niche trophique de la communauté de surface séparée par espèces</i>	254
6.3.	<i>Niche trophique de la communauté profonde séparée par habitats</i>	254
6.4.	<i>Conclusion</i>	255
<hr/>		
PARTIE 3 DISCUSSION GENERALE : SYNTHÈSE, CONTRIBUTION ET PERSPECTIVES		263
<hr/>		
CHAPITRE VIII SYNTHÈSE GENERALE.....		259
1.	INTRODUCTION	261
2.	DEPENDANCE IMPORTANTE A LA PRODUCTION PHYTOPLANCTONIQUE	261
2.1.	<i>Echelonnage des espèces épipélagique sur un gradient côte-large</i>	262
2.2.	<i>Alimentation des espèces profondes sur la couche de diffusion mésopélagique</i>	264
2.3.	<i>Effet d'île</i>	265
3.	INTERACTIONS ALIMENTAIRES INTERSPECIFIQUES CONTRASTEES.....	267
3.1.	<i>Pas de lien de prédation au sein du cortège d'espèces étudiées</i>	268
3.2.	<i>Partitionnement des niches trophiques des espèces épipélagiques</i>	269
3.3.	<i>Chevauchement alimentaire des espèces profondes</i>	271
4.	DIFFERENTS FACTEURS DE STRUCTURATION ENTRE LES ESPECES PROFONDES ET EPIPELAGIQUES	272
4.1.	<i>Niches trophiques des prédateurs épipélagiques structurées par des facteurs intrinsèques..</i>	272
4.2.	<i>Niches trophiques des espèces profondes structurées par des facteurs extrinsèques</i>	274
CHAPITRE IX CONTRIBUTION A LA COMPREHENSION DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES MARINS AUTOUR DE LA REUNION.....		277
1.	PANORAMA GENERAL DE LA STRUCTURE ISOTOPIQUE DES ECOSYSTEMES	279
1.1.	<i>Données considérées</i>	279
1.2.	<i>Diversité isotopique des sources de matière organique récifale</i>	282
1.3.	<i>Différences isotopiques entre les écosystèmes du platier récifal et de la pente externe</i>	283
1.4.	<i>Large intervalle de $\delta^{15}N$ des proies des espèces océaniques</i>	285
1.5.	<i>Limites</i>	286
2.	ANALYSE TOPOLOGIQUE DES RESEAUX TROPHIQUES	287
2.1.	<i>Principe général de l'analyse topologique des réseaux</i>	Erreur ! Signet non défini.
2.2.	<i>Méthodes d'utilisation</i>	289
2.3.	<i>Application aux réseaux trophiques marins autour de La Réunion</i>	293
2.4.	<i>Interprétation</i>	299
CHAPITRE X PERSPECTIVES ET PRIORITES DE RECHERCHE.....		305
1.	AMELIORATION DES CONNAISSANCES SUR LES TRANSFERTS ENERGETIQUES	307
1.1.	<i>Requis méthodologiques pour l'interprétation des isotopes stables</i>	307
1.2.	<i>Utilisation d'outils complémentaires pour l'identification des proies dans les contenus stomacaux</i>	308
1.3.	<i>Augmentation des séries temporelles et spatiales</i>	309
1.4.	<i>Prise en compte de la biomasse</i>	310
1.5.	<i>Etude des compartiments méconnus</i>	311
1.6.	<i>Détermination de la diversité fonctionnelle</i>	312

2.	RISQUES SANITAIRES LIES A LA CONSOMMATION DE PRODUITS DE LA MER.....	314
2.1.	<i>Biotoxines marines</i>	314
2.2.	<i>Eléments traces métalliques</i>	315
	BIBLIOGRAPHIE.....	317

PARTIE 1



© S. Gélabert

MISE EN PLACE DE L'ETUDE : OBJECTIFS, LOCALISATION ET METHODES

Chapitre I Contexte général

Un voyage de mille lieues commence toujours par un premier pas.

Lao-Tseu

1. Concepts scientifiques généraux

1.1. Etat des pêches et gestion écosystémique

1.1.1. Les pêcheries, composante indispensable de notre sécurité alimentaire

Dans un monde où plus de 800 millions de personnes souffrent de la faim et où la population mondiale devrait encore croître jusqu'à 9,7 milliards de personnes en 2050 (United Nations, 2015), nourrir l'humanité tout en permettant aux ressources naturelles de se renouveler afin d'assurer la pérennité des générations humaines à venir constitue un immense défi. Parallèlement à ce développement démographique, la consommation de protéines animales par personne, et de poissons en particulier, est de plus en plus importante. La portion de poissons consommée par personne à l'échelle mondiale est passée de moins de 3 kg.an⁻¹ en 1950 à près de 20 kg.an⁻¹ en 2012 (FAO 2014). Les projections estiment ainsi une augmentation générale de la demande en produits de la mer de 36 % d'ici 2050 (Msangi *et al.* 2013), associée à une accentuation de la concentration de la population sur les zones littorales (Neumann *et al.* 2015).

La pêche constitue donc un secteur indispensable à la sécurité alimentaire mondiale, en particulier dans les pays en développement et les petits Etats insulaires de la ceinture intertropicale qui dépendent directement des produits régionaux et où la consommation de poissons contribue à plus de 50 % de l'apport en protéines animales (FAO 2014).

1.1.2. Des perspectives de développement limitées

Afin de répondre à la demande croissante en poissons, et dans un contexte économique de financiarisation capitaliste, les flottes de pêche se sont industrialisées durant la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, permettant une augmentation régulière de la production jusqu'en 1990 (Figure I.1). L'amélioration des techniques de pêche a permis une expansion géographique des pêches vers le large et les hautes latitudes (Swartz *et al.* 2010) mais aussi vers les profondeurs avec une augmentation de la profondeur moyenne des captures de 62,5 mètres par décennie (Watson & Morato 2013). En 1950 la profondeur moyenne des pêches se situait ainsi autour de 200 m tandis qu'elle était de plus de 550 m en 2004 (Watson & Morato 2013). De plus, la raréfaction des grandes espèces ciblées prioritairement a amené les pêcheurs à exploiter des espèces de plus petites tailles, entraînant une diminution du niveau trophique moyen des captures, phénomène connu sous le nom de *fishing down marine food web* (Pauly *et al.* 1998; Pauly &

Palomares 2005).

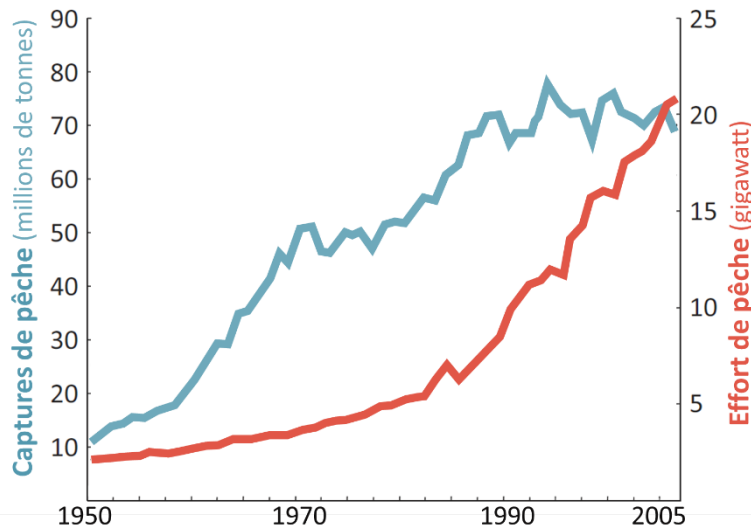


Figure I.1 : Evolution des captures mondiales de poissons et de l'effort de pêche entre 1950 et 2006 (source : Watson *et al.* 2013).

Le développement rapide des pêcheries mondiales a soumis certains stocks halieutiques¹ à des taux d'exploitation supérieurs à leurs taux de renouvellement, c'est-à-dire que les quantités prélevées sont supérieures à celles produites par les poissons reproducteurs. La nature commune des ressources marines conduit, lorsqu'elles

sont limitantes, à des conflits entre exploitants et au développement de phénomènes de « course au poisson » (plus une ressource est rare, plus elle est chère et donc recherchée) (Hilborn *et al.* 2003). Ces phénomènes se traduisent par la mobilisation de capacités de capture excédant ce qui serait nécessaire à l'obtention d'une production durable, accentuant la vitesse de déclin des stocks. Des effondrements rapides des captures ont ainsi pu être observés lorsque ces situations de surexploitation perdurent. L'un des exemples les plus emblématiques de surexploitation est celui de la morue d'Atlantique Nord (*Gadus morhua*) dont les captures se sont effondrées brusquement après l'augmentation rapide de l'effort de pêche dans les années 1970, puis dans les années 1990, entraînant la fermeture des pêcheries en 1992 ainsi qu'une vague de chômage parmi les communautés de pêcheurs canadiens dont la pêche à la morue formait une source d'identité sociale et culturelle depuis cinq siècles (Hutchings & Myers 1994). En Namibie, dans un écosystème d'*upwelling*², l'effondrement rapide des stocks de petits pélagiques³ (sardines et anchois dont les traits biologiques – maturité précoce, croissance rapide et forte fécondité – assurent un renouvellement rapide) illustre la capacité des flottes de pêche à surexploiter un écosystème, même considéré comme l'un des plus productif et résilient⁴ de la planète (Cury & Shannon 2004). D'autres situations de surexploitation avancée ont été observées en divers

¹**Stock halieutique** : fraction exploitée d'une population d'une espèce donnée dans une zone géographique circonscrite (FAO 1999).

²**Upwelling**: remontée d'eau froide profonde et riche en nutriments vers la surface.

³**Pélagique** : vivant en pleine eau, non dépendant du substrat.

⁴**Résilience** : capacité à revenir à un état initial après une perturbation.

endroits du globe et certaines estimations considèrent que 29 % des stocks halieutiques sont aujourd'hui effondrés et 34 % en cours de surexploitation (Froese *et al.* 2012 ; Figure I.2). Cette tendance est particulièrement marquée pour ces espèces de grande taille comme les thons (Famille Scombridae), les marlins (Famille Istiophoridae) qui sont ciblées prioritairement pour leur forte valeur commerciale et les requins (Familles Carcharhinidae et Lamnidae par exemple) dont les traits biologiques (maturité tardive, croissance lente et faible fécondité) les rendent sensibles à l'exploitation (soit ciblée, soit accidentelle en tant que captures accessoires). L'abondance globale de l'ensemble des espèces prédatrices de grande taille (de haut niveau trophique) aurait ainsi diminué de 90 % depuis 1950 (Baum *et al.* 2003; Myers & Worm 2003; Ward & Myers 2005; Worm *et al.* 2013). L'augmentation du nombre de stocks surexploités explique la stagnation des captures globales autour de 80 millions de tonnes depuis 1990 malgré une augmentation de l'effort de pêche d'un facteur trois sur la même période (Watson *et al.* 2013 ; Figure I.1), posant ainsi très clairement la question de la viabilité des systèmes d'exploitation actuels, à la fois du point de vue du renouvellement des ressources et de celui des sociétés humaines qui en dépendent. Certaines projections considèrent qu'au taux actuel de diminution des ressources, les stocks halieutiques de poissons ne seraient plus exploitables à l'horizon 2050 (Worm *et al.* 2006).

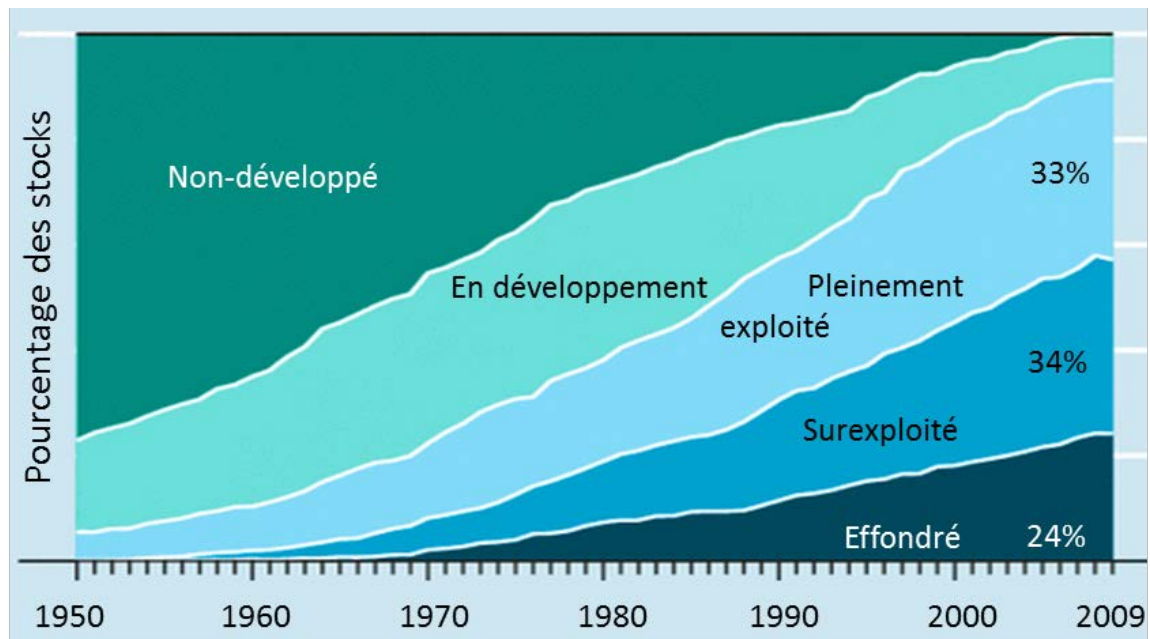


Figure I.2 : Evolution de l'état des stocks halieutiques de 1950 à 2012 (source : Froese *et al.* 2012).

Néanmoins, des incertitudes persistent sur ces estimations en raison de nombreux facteurs, telle que la difficulté de réunir des statistiques de pêche fiables à grande échelle spatiale et temporelle. Les débarquements déclarés par les différents pays, reportés et synthétisés par la FAO, seraient par exemple sous-estimés de 50 % (Pauly & Zeller 2016). Or la précision des résultats de modèles numériques de dynamique des populations, aussi évolués soient-ils, est limitée par celle des données qui y sont injectées, et sont donc très sensibles à la fiabilité des statistiques de pêches (Fromentin 2009). Le fonctionnement de ces modèles est par ailleurs fondé sur des relations stock-recrutement reliant l'abondance de recrues⁵ à partir de l'effectif ou de la biomasse des reproducteurs. Cependant de grandes lacunes persistent dans la compréhension des facteurs influençant les cycles biologiques des espèces exploitées ; en particulier la mortalité juvénile naturelle reste un paramètre aussi capital que mal maîtrisé (Cury *et al.* 2014; Subbey *et al.* 2014; Szuwalski *et al.* 2015), rendant la robustesse des modèles questionnable. De plus, des débats ont lieu au sein de la communauté scientifique sur le choix des indicateurs de biodiversité utilisés dans les estimations de l'état des stocks et leur interprétation, tels que l'évolution des captures (Pauly, Hilborn & Branch 2013) et leur niveau trophique moyen (Pauly & Watson 2005; Branch *et al.* 2010). Malheureusement, les incertitudes scientifiques peuvent freiner la mise en place de mesures de gestion qui nécessitent parfois la récolte de nombreuses données. Dans quelques cas, l'absence de preuves formelles d'une dégradation sert de caution à l'immobilisme politique. Jean-Marc Fromentin, scientifique à l'IFREMER⁶, conclut sur ce thème : « Plus les incertitudes des scientifiques sont importantes, plus la gestion devrait être précautionneuse »⁷.

L'analyse générale de l'état des pêches permet de faire ressortir les risques liés à un développement trop rapide de l'effort de pêche, la grande hétérogénéité des pêcheries en termes de viabilité (certains stocks gérés de manière durable et d'autres surexploités) ainsi que l'échelle mondiale des pêcheries (nombre limité de nouveaux stocks à découvrir). La gestion durable étant définie comme une exploitation qui ne dépasse pas les capacités de renouvellement d'un stock (Worm *et al.* 2009), les seules marges envisageables d'augmentation des captures concernent moins de un stock sur dix (Figure I.2). À l'échelle mondiale, les perspectives de développement des pêches ne résident donc pas dans l'accroissement de l'effort de pêche au

⁵**Recrues** : nouveau groupe d'individus de même âge entrant dans la portion exploitable de la population de poissons.

⁶**Ifremer** : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

⁷ Conférence au Musée océanographique de Monaco « Thon rouge : histoire d'une surpêche et d'une reconstitution » avec Gemma Quilez-Badia, Jean-Marc Fromentin et Philippe Mondielli visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=uj1pNrMJKMs>

sens large (explorations plus profondes, expansions spatiales, techniques de pêches plus efficaces, augmentation du nombre de bateaux ou de leur activité), mais dans une meilleure gestion des stocks déjà exploités. Cela passe par exemple par une transition de modèle économique, ne cherchant plus à maximiser les captures mais à diminuer les coûts d'exploitation tout en maximisant la valeur des produits, autrement dit passer d'un modèle quantitatif à un modèle qualitatif (Hilborn *et al.* 2003).

1.1.3. Effets des pêches sur les écosystèmes

Les effets des modes de production halieutique actuels ne se limitent pas aux espèces d'intérêt économique, mais s'étendent à d'autres compartiments biotiques de l'écosystème, soit par capture directe (dite capture accessoire), soit par des effets indirects issus de la diminution de l'abondance des espèces ciblées. Les exemples sont nombreux et certains effets liés à la réduction de l'abondance des prédateurs supérieurs seront développés dans la partie suivante.

D'autres activités anthropiques exercent des pressions sur les écosystèmes marins, telles que les industries exploitant les ressources énergétiques et minérales en mer, le transport maritime, les rejets des activités terrestres, l'urbanisation littorale, l'aquaculture, les activités récréatives, etc. Dans les cas les plus extrêmes, ces pressions peuvent conduire à des changements drastiques du fonctionnement des écosystèmes exploités, appelés changement de phase ou de régime, lorsque ces modifications sont irréversibles (tel qu'en Namibie où un développement important de l'abondance des méduses fait suite à la surexploitation des petits poissons pélagiques, Cury & Shannon, 2004). Aux activités anthropiques localisées s'additionnent les effets diffus et à large échelle spatio-temporelle du changement climatique – affectant la distribution et le recrutement des espèces (Perry *et al.* 2005; Brunel & Boucher 2007)– de manière synergique⁸. Par exemple, les effets des variations climatiques sur le recrutement des morues d'Atlantique Nord dépendent de l'état du stock : plus la biomasse est faible, plus l'effet lié aux variations climatiques est important (Brander 2005).

L'un des principaux impacts des activités de pêche est la réduction de la redondance fonctionnelle (plusieurs composants qui peuvent assumer la même fonction) entre les espèces au sein d'un écosystème (Navia *et al.* 2012). Une réduction de cette redondance fonctionnelle va ensuite simultanément affecter la structure, le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes (Navia *et al.* 2012, Figure I.3). Les trois effets distingués ici (sur la structure, le

⁸**Synergie** : phénomène par lequel les effets combinés de plusieurs facteurs sont plus importants que la somme de leurs effets considérés séparément.

fonctionnement et la dynamique) sont interdépendants et agissent de manière concomitante et synergique dans les écosystèmes. Les effets de la pêche sur les écosystèmes peuvent ainsi entraîner une simplification de leurs structures (Lotze, Coll & Dunne 2011), une réduction de leur résistance les rendant plus sensibles à de nouvelles perturbations (Ferretti *et al.* 2010), ou encore des changements de régime alimentaire de certaines espèces (Springer *et al.* 2003). Les pêcheries intensives entraînent donc globalement une diminution de la complexité des écosystèmes. Une étude récente, appliquée aux récifs coralliens de toute la bande intertropicale, démontre que le nombre d'espèces composant les différents groupes fonctionnels est très hétérogène (Mouillot *et al.* 2014). A titre d'illustration, dans le centre de l'Indo-Pacifique (délimité par l'Inde, l'Australie, les îles Salomon et Taïwan), 222 espèces sont redondantes au sein d'un même groupe fonctionnel tandis que 38 % des groupes fonctionnels (180 sur 468) ne sont composés que d'une seule espèce chacun. Ces résultats indiquent que même dans un milieu très diversifié les effets de l'érosion de la biodiversité ne sont pas atténués par la redondance fonctionnelle entre espèces (Mouillot *et al.* 2014).

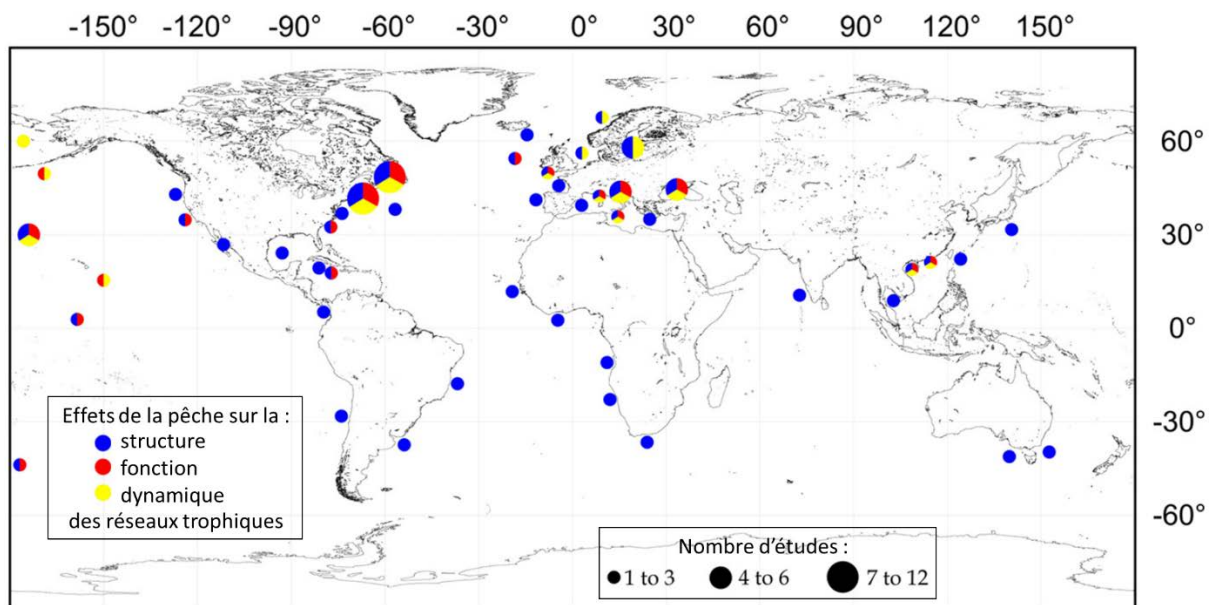


Figure I.3 : Répartition géographique des études (dont le nombre est indiqué par la taille des points) reportant l'influence des pêcheries sur la structure (en bleu), le fonctionnement (en rouge) et la dynamique (en jaune) des écosystèmes (source : Navia *et al.* 2012).

L'extension des conséquences des activités anthropiques à d'autres compartiments écosystémiques participe probablement à expliquer l'échec de mesure de gestion considérant uniquement une seule espèce d'intérêt, ignorant souvent l'habitat, les prédateurs et proies de l'espèce considérée. Ce fut le cas de la morue d'Atlantique Nord, dont la biomasse ne s'est pas reconstituée malgré la mise en place d'un moratoire en 1992. De plus, les coûts socio-économiques indirects liés à la considération d'une seule espèce dans les mesures de gestion

peuvent être substantiels. Par exemple en Atlantique, la pêche palangrière à l'espadon (*Xiphias gladius*) serait responsable de 90 % de la mortalité du marlin blanc (*Tetrapturus albidus*) dont c'est une prise accessoire (non considérée dans les modèles de gestion), menaçant à la fois cette espèce et l'industrie de pêche récréative qui en dépend, valant deux milliards de dollars par an⁹.

La gestion durable des écosystèmes requiert alors une approche intégrée, considérant l'ensemble de leurs composantes et de leurs interactions, appelée approche écosystémique.

1.1.4. Gestion écosystémique et Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin

i) Généralités sur la gestion écosystémique

L'objectif de l'approche écosystémique est de maintenir les écosystèmes marins dans un bon état écologique, ainsi que les pêcheries qui en dépendent, rendant compatibles prélèvements et renouvellement des ressources marines (Garcia *et al.* 2003; Pikitch *et al.* 2004; Fromentin, Planque & Thébaud 2007). La mise en place d'une gestion écosystémique opérationnelle nécessite l'intégration transversale de nombreux domaines scientifiques (des sciences sociales aux mathématiques en passant par la biologie), constituant un nouveau paradigme de la gestion des ressources marines (Fromentin, Planque & Thébaud 2007). Les modèles écosystémiques *end-to-end* nécessaires à la mise en place de cette approche requièrent l'intégration de nombreuses données sur la dynamique des populations, des habitats et des réseaux trophiques, et ce à différentes échelles de temps et d'espace (Cury *et al.* 2008, Figure I.4).

⁹Pétition pour l'inscription du marlin blanc sur les listes des espèces menacées : <http://www.bigmarinefish.com/text.html>

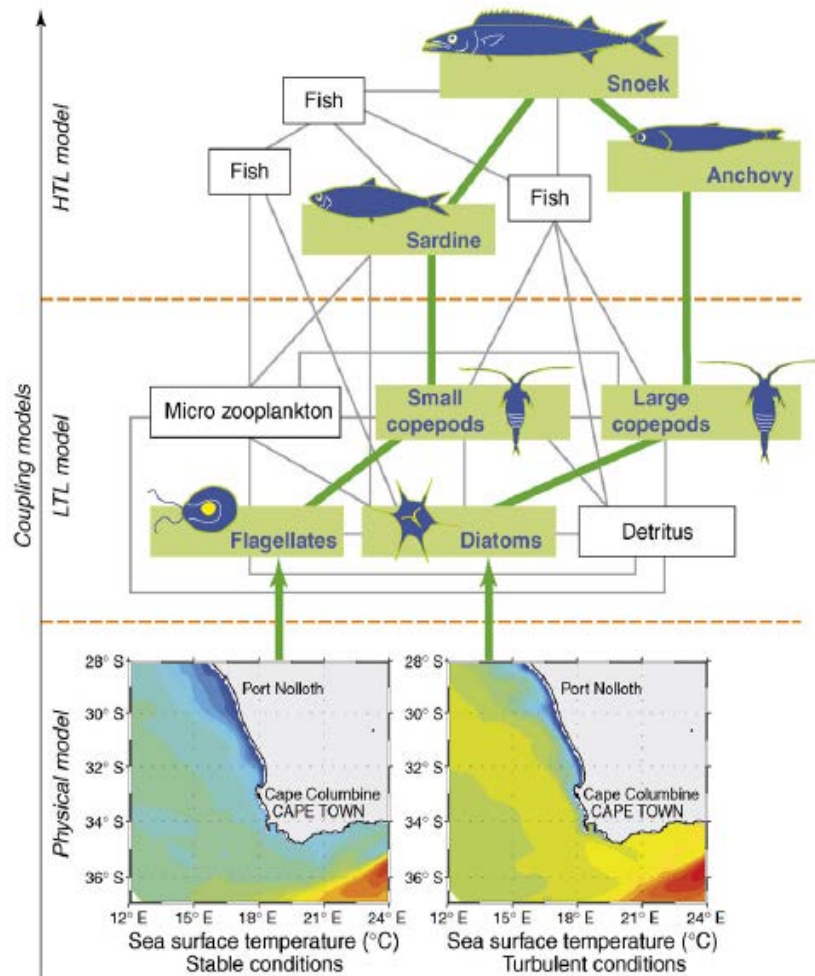


Figure I.4 : Schématisation d'un modèle écosystémique *end-to-end* intégrant l'influence des processus physiques sur les niveaux trophiques inférieurs et l'interdépendance de ces derniers aux niveaux trophiques supérieurs (source : Cury *et al.* 2008).

ii) Présentation de la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin

Face au constat de la dégradation de l'état des écosystèmes marins et avec la volonté de maintenir un usage durable des biens et services qui y sont associés, la Commission Européenne propose une application du principe d'approche intégrée à travers la directive-cadre *Good Environmental Status* et ces déclinaisons nationales, dont la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin en France (2008/56/CE, notée DCSMM dans la suite). Celle-ci vise le bon état écologique des eaux territoriales¹⁰ de l'Europe continentale à l'horizon 2020. Celui-ci est défini comme « l'état écologique des eaux marines tel que celles-ci conservent la diversité écologique et le dynamisme d'océans et de mers qui soient propres, en bon état sanitaire et productifs dans le cadre de leurs conditions intrinsèques, et que l'utilisation du milieu marin soit durable,

¹⁰**Eaux territoriales ou mer territoriale :** partie de mer côtière sur laquelle s'étend la souveraineté d'un État côtier. Sa largeur maximale est fixée à 12 milles marins (22,2 km). Les régions ultra-périphériques de l'Europe ne sont actuellement pas considérées dans la DCSMM.

sauvegardant ainsi le potentiel de celui-ci aux fins des utilisations et activités des générations actuelles et à venir » (DCSMM). Les différents écosystèmes marins ayant des fonctionnements différents, une évaluation initiale permet la définition d'indicateurs par zone géographique et l'établissement d'un état de référence pour onze descripteurs (Tableau I.1). L'importance des transferts énergétiques pour la santé des écosystèmes est reconnue par la DCSMM dans le cadre du descripteur n°4 « réseau trophique ».







iii) Définition des réseaux trophiques

La notion la plus répandue permettant de définir les relations alimentaires entre l'ensemble des espèces d'un écosystème est celle d'une chaîne alimentaire. Cette chaîne réfère à une suite linéaire décrivant l'ordre dans lequel les êtres vivants se mangent les uns les autres. Cependant, une espèce donnée peut se nourrir d'espèces appartenant à plusieurs niveaux trophiques, et pas uniquement le précédent. C'est d'autant plus vrai que les individus changent d'alimentation au cours de leur développement. Cette notion étant donc insuffisante pour représenter les dynamiques alimentaires naturelles et est remplacée par celle de réseau trophique. La notion de réseau trophique fait alors référence à « [...] l'ensemble des relations « prédateurs-proies » entre les espèces au sein d'une communauté et par lesquelles l'énergie et la matière circulent » (DCSMM, Pimm *et al.* 1991). Si une chaîne alimentaire est un fil, un réseau trophique est une pelote, parfois difficile à démêler. « Chaque réseau trophique est caractérisé par sa structure (taille et abondance des compartiments) et son fonctionnement (flux d'énergie entre les compartiments). Le réseau trophique est un système dynamique qui évolue sous l'action de pressions naturelles et humaines. » (DCSMM).

iv) Vers la recherche d'indicateurs

Les descripteurs proposés par la DCSMM concernent la productivité des espèces ou des groupes trophiques, la proportion d'espèces de hauts niveaux trophiques et l'abondance des groupes clefs de voûte (Tableau I.1). Cependant une analyse préliminaire des différents indices proposés indique que la plupart d'entre eux ne sont pas encore opérationnels, pas ou peu représentatifs de l'état des réseaux trophiques et trop axés sur la structure des écosystèmes et pas suffisamment sur leur fonctionnement et leur dynamique (Rombouts *et al.* 2013). A titre d'illustration, des simulations ont montré une influence limitée des pêcheries sur certains indices de biodiversité (équitabilité, richesse spécifique, indice de Shannon ou de Hill, etc.) qui restent stables malgré une augmentation de l'intensité de pêche (Fulton, Smith & Punt 2005).

Tableau I.1 : Liste des descripteurs proposés par la DCSMM (2008/56/CE) et détail du diagnostic des indices spécifiques au réseau trophique.

Libellé Descripteurs du bon état écologique	Critères de la décision (2010/477/UE)	Indicateurs de la décisions (2010/477/UE)	Indicateurs "Food Webs" de l'ICG-COBAM/ OSPAR		
			Indicateurs	Statut (défini par l'OSPAR)	Expert(s) et pays leader
D1	La diversité biologique est conservée. La qualité des habitats et leur nombre, ainsi que la distribution et l'abondance des espèces sont adaptées aux conditions physiographiques, géographiques et climatiques existantes.				
D2	Les espèces non indigènes introduites par le biais des activités humaines sont à des niveaux qui ne perturbent pas les écosystèmes				
D3	Les populations de tous les poissons et crustacés exploités à des fins commerciales se situent dans les limites de sécurité biologique, en présentant une répartition de la population par âge et par taille qui témoigne de la bonne santé du stock.				
D4	Tous les éléments constituant le réseau trophique marin, dans la mesure où ils sont connus, sont présents en abondance et diversité normales et à des niveaux pouvant garantir l'abondance des espèces à long terme et le maintien total de leurs capacités reproductives.				
D5	L'eutrophisation d'origine humaine, en particulier pour ce qui est de ses effets néfastes, tels que l'appauvrissement de la biodiversité, la dégradation des écosystèmes, la prolifération d'algues toxiques et la désoxygénation des eaux de fond, est réduite au minimum.				
D6	Le niveau d'intégrité des fonds marins garantit que la structure et les fonctions des écosystèmes sont préservées et que les écosystèmes benthiques, en particulier, ne sont pas perturbés				
D7	Une modification permanente des conditions hydrographiques ne nuit pas aux écosystèmes marins.				
D8	Le niveau de concentration des contaminants ne provoque pas d'effets dus à la pollution.				
D9	Les quantités de contaminants présents dans les poissons et autres fruits de mer destinés à la consommation humaine ne dépassent pas les seuils fixés par la législation communautaire ou autres normes applicables.				
D10	Les propriétés et les quantités de déchets marins ne provoquent pas de dommages au milieu côtier et marin				
D11	L'introduction d'énergie, y compris de sources sonores sous-marines, s'effectue à des niveaux qui ne nuisent pas au milieu marin.				
D11a	Énergie sonore				
D11b	Autres sources d'énergie.				
		4.1 Productivité (production par unité de biomasse) des espèces ou groupes trophiques	4.1.1 « Performances des espèces prédatrices clés, sur la base de leur production par unité de biomasse [productivité] »	FW 1 : Succès reproducteur des oiseaux marins en relation avec la disponibilité des proies FW 2 : Production du phytoplancton	 Axel Rossberg (UK)  Pascal Claquin (FR)
		4.2. Proportion des espèces sélectionnées au sommet du réseau trophique	4.2.1 « Proportion en poids des poissons de grande taille »	FW 3 : Composition en taille de la communauté des poissons (LFI) FW 4 : Changement dans les niveaux trophiques moyens des prédateurs marins (Marine Trophic Index)	 Axel Rossberg (UK) Gerjan Piet (NL)  Francois Le Loch (FR) Izaskun Preciado (ES)
		4.3. Abondance/répartition des groupes trophiques/espèces clés	4.3.1 « Tendances en matière d'abondance des espèces/groupes sélectionnés importants sur le plan fonctionnel »	FW 5 : Changement des types fonctionnels de planctons (formes de vie) FW 6 : Biomasse, composition des espèces et distribution spatiale du zooplancton FW 7 : Biomasse et abondance des groupes fonctionnels FW 8 : Changement dans la distribution de la biomasse et des espèces selon le niveau trophique ou le poids moyen FW 9 : Analyse du réseau écologique (ENA)	 Axel Rossberg (UK)  Marie Johansen (SE) Bengt Karlsson (SE) Mats Blomqvist (SE) Karl Lundström (SE)  Axel Rossberg (UK) Izaskun Preciado (ES)  Didier Gascuel (FR) Axel Rossberg (UK)  Nathalie Niquil (FR) Axel Rossberg (UK)
		Autres			
Indicateur "commun" : un indicateur est qualifié de "commun" si son application est considérée faisable soit sur la base de suivis en cours ou après une période relativement courte de développement et de test [une période n'excédant pas les 1 à 2 ans de manière à ce que l'indicateur puisse être opérationnellement utilisé en 2016 dans le cadre du JAMP (Joint Assessment and Monitoring Programme)]. (source: BDC 2014)					
Indicateur "candidat" : un indicateur est qualifié de "candidat" si un développement supplémentaire est requis avant qu'une décision ne puisse être prise afin de l'adopter en tant qu'indicateur "commun". Le maintien d'un indicateur au statut de "candidat" n'implique pas un engagement pour passer l'indicateur ultérieurement en "indicateur commun". Au final, les indicateurs "candidats" soit deviennent "communs" ou alors ils seront enlevés de la liste des indicateurs. (source: BDC 2014)					
Indicateur "candidat prioritaire" : dans le set des indicateurs "candidats", un sous-groupe d'indicateurs a été priorisé par la Commission OSPAR. Pour ce sous-groupe, le développement ainsi que les essais et tests doivent être intensifiés afin de pouvoir décider en 2014 et au plus tard en 2015 si ces indicateurs peuvent être qualifiés en tant que "communs" et ainsi fournir des informations pour l'évaluation de 2017. (source: BDC 2014)					

Les résultats de ces simulations ont été confirmés par des études de cas étudiant divers indices à travers de multiples écosystèmes soumis à des pressions de pêche croissantes (Bianchi *et al.* 2000; Piet & Jennings 2005). L'utilisation de ces indices de biodiversité apparaît donc inadéquate pour décrire les modifications structurales induites par la pêche. Le niveau trophique moyen des captures est un autre indice très utilisé pour le diagnostic de l'état des écosystèmes (Pauly & Watson 2005), mais sa représentativité de l'état de l'écosystème est soumise à débat (Branch *et al.* 2010). Sa simplicité le rend facile d'utilisation et nécessite peu d'efforts de récolte de données, ce qui le rend particulièrement intéressant pour des synthèses mondiales (Pauly & Watson 2005). Cependant, certaines études de cas montrent que la composition des débarquements de pêche est différente de celle de l'ensemble de la communauté, avec des pêches ciblant des espèces et des gammes de tailles préférentielles (Branch *et al.* 2010). Ainsi, l'indice d'état des stocks basé sur le niveau trophique moyen des captures est utile et largement répandu mais ne suffit pas à décrire la structure des écosystèmes et nécessite d'être complété. Définir le bon état d'un réseau trophique est donc un enjeu qui nécessite un travail de recherche sur la construction d'indicateurs utilisables dans les travaux de gestion et de conservation des espèces marines.

Parmi l'ensemble des composantes d'un modèle écosystémique, les prédateurs supérieurs tiennent une place à part, car ce compartiment est composé d'espèces emblématiques, et/ou au rôle potentiellement clef dans le fonctionnement des réseaux trophiques, et/ou ciblées prioritairement par les pêcheries. La prochaine partie permet de faire un état des lieux de nos connaissances sur ces espèces.

1.2. Rôles des prédateurs dans leurs écosystèmes

1.2.1. Introduction

Dans un milieu donné, les prédateurs apicaux sont des espèces dont les stades adultes occupent les niveaux trophiques supérieurs, subissant peu de prédation de la part d'autres espèces. Certaines espèces considérées ici comme prédateur supérieur peuvent éventuellement, lors d'événements rares ou au stade juvénile, subir de la prédation. Effectivement les différentes Familles de Téléostéens présentent des tailles d'œufs très similaires, autour de 1 mm (Cury & Pauly 2000). Deux espèces peuvent ainsi être simultanément proie et prédateur l'une de l'autre en fonction de leur stade de développement. Les morues adultes se nourrissent par exemple de harengs adultes qui se nourrissent de larves de morue (Stokes 1992). De plus, beaucoup

d'espèces de requins sont considérées comme des prédateurs apicaux, tels que le requin plat nez (*Notorynchus cepedianus*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) dont se nourrissent parfois les orques (*Orcinus orca*) (Reyes & García-Borboroglu 2004, C. Power, com. pers.¹¹).

La représentation psychologique des grandes espèces de requins se distingue clairement des autres prédateurs supérieurs en raison des attaques spectaculairement tragiques sur des êtres humains (notamment causées par le grand requin blanc *Carcharodon carcharias*, le requin tigre *Galeocerdo cuvier* et le requin bouledogue *Carcharhinus leucas*) (Burgess 2016). Cette caractéristique augmente l'attention du grand public sur les travaux scientifiques concernant ces espèces, avec tous les avantages et inconvénients inhérents au processus de vulgarisation et de diffusion des connaissances sur ces espèces. Dans cette partie consacrée aux rôles écologiques des prédateurs apicaux en général, une attention particulière sera portée aux grands requins. Nous aborderons ainsi dans un premier temps l'ensemble des contrôles structurant les écosystèmes avant de développer certains aspects liés directement et indirectement aux prédateurs apicaux et enfin l'évolution de la perception des requins par le grand public.

1.2.2. Définition des contrôles ascendants et descendants

L'importance écologique d'une espèce dépend **(i)** du nombre d'interactions entre celle-ci et les autres espèces de l'écosystème, **(ii)** de leur unicité ainsi que **(iii)** de leur intensité. À priori, l'intensité des interactions d'une espèce donnée, en l'absence de phénomène de densité-dépendance, est corrélée à son abondance tandis que leur unicité dépend du nombre d'espèces dans l'écosystème (plus il y a d'espèces plus la probabilité de redondance écologique augmente). L'importance du rôle écologique d'une espèce donnée varie donc d'un écosystème à l'autre en fonction des processus qui les structurent.

Deux grands types de processus simultanés structurent les écosystèmes : les processus ascendants, ou *bottom-up*, décrivant la régulation des composants d'un réseau trophique par les producteurs primaires ou l'apport en nutriments ; et les processus descendants, ou *top-down*, décrivant la régulation des niveaux trophiques inférieurs par les supérieurs (Figure I.5). Ces deux types de processus agissent de manière concomitante dans les écosystèmes, et la détermination des facteurs qui influencent leurs intensités relatives est primordiale à l'établissement de prédictions pertinentes quant à la réponse des écosystèmes à divers événements (tels que la pêche, la pollution ou les changements climatiques) (Smith, Hunter &

¹¹ La chasse d'un requin tigre par un groupe d'orques filmée au Costa Rica par Caroline Power en 2014 est visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=uqimOYOQjJ8>

Smith 2010; Oguz *et al.* 2013). Dans un écosystème contrôlé par le bas (dans lequel les processus ascendants sont plus importants que les processus descendants) une forte corrélation positive relie les différents niveaux trophiques (plus il y a de proies plus il y a de prédateurs, Figure I.5 B). À contrario, dans un écosystème contrôlé par le haut, les abondances des niveaux trophiques successifs sont anti-corrélés (plus il y a de prédateurs moins il y a de proies, Figure I.5 C) (Cury, Shannon & Shin 2003).

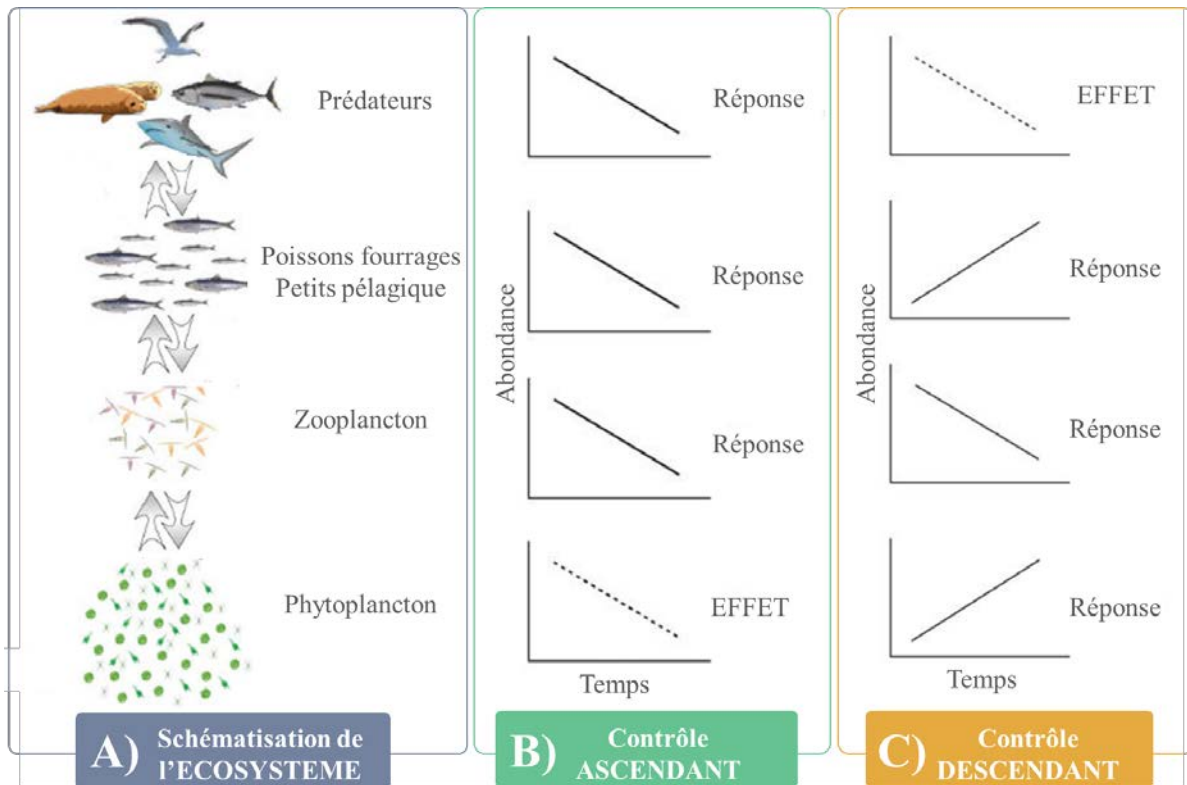


Figure I.5 : Schématisation des contrôles ascendant et descendant au sein d'un écosystème hypothétique. A) Présentation des quatre niveaux trophiques simplifiés dont les niveaux discrets consécutifs s'influencent réciproquement. B) La diminution de la production primaire entraîne une diminution simultanée de l'abondance de l'ensemble des compartiments de l'écosystème. C) La diminution de l'abondance des prédateurs réduit la pression de prédation qu'ils exercent sur le niveau trophique inférieur dont l'abondance augmente. Cette augmentation des proies des prédateurs accroît leur consommation de zooplancton dont l'abondance diminue et ainsi de suite. Les facteurs de contrôle sont indiqués en pointillés tandis que des réponses sont en lignes pleines (source : adapté de Cury, Shannon & Shin (2003)).

Le premier type de contrôle des écosystèmes, ascendant, est aussi le plus intuitif car les ressources sont nécessaires au développement d'une population qui les consomme. Les fortes corrélations positives observées entre la production primaire (estimée à partir de la couleur de la mer sur des images satellites) et les débarquements de pêche en Atlantique Nord et dans le Pacifique suggèrent une prédominance des processus ascendants dans la structuration de ces écosystèmes (Ware & Thomson 2005; Chassot *et al.* 2007). Une structuration par le bas des écosystèmes marins explique ainsi les impacts de variations climatiques telles que l'oscillation

nord Atlantique ou El Niño sur l'ensemble des compartiments écologiques, jusqu'aux prédateurs supérieurs (Stenseth *et al.* 2012). Cependant les mécanismes par lesquels le climat exerce son influence dépendent des facteurs limitant les différents compartiments de l'écosystème. Ainsi des espèces ayant le même niveau trophique peuvent réagir de manière très différente aux mêmes modifications climatiques si elles ne sont pas limitées par les mêmes facteurs (Hayward 1997).

Ce paragraphe permettra de développer les aspects généraux du second type de contrôle sur les écosystèmes, descendant, tandis que les parties suivantes permettront d'approfondir deux exemples de processus descendant de forte intensité : les cascades trophiques et les effets comportementaux indirects de la présence des prédateurs sur leurs proies. Hormis ces deux exemples, d'autres observations peuvent aussi témoigner d'une structuration par le haut des écosystèmes, telle que la stabilité de la biomasse globale d'une communauté, malgré de fortes fluctuations des différentes espèces qui la composent (Cury, Shannon & Shin 2003). En Mer du Nord par exemple, les captures globales se sont maintenues autour de trois millions de tonnes par an durant les années 1970 tandis que leur composition, elle, a changé avec une diminution des harengs (Famille Clupeidae) et maquereaux (petites espèces de la famille des Scombridae) et une augmentation des Gadidae (morues, lieus noirs). La pêche intensive des harengs et maquereaux aurait diminué la pression qu'exerçaient ces espèces sur les larves de Gadidae, augmentant ainsi leur survie (May *et al.* 1979). Les processus descendants via de multiples liens alimentaires augmenteraient ainsi la stabilité générale des écosystèmes (Cury, Shannon & Shin 2003). Des travaux théoriques montrent que la relation entre complexité¹² et stabilité des réseaux dépend de leur structure ainsi que de leur composition (Montoya & Sole 2002; Kondoh 2003; Worm & Duffy 2003). Des évidences empiriques issues d'expériences sur des végétaux montrent qu'une augmentation de la biodiversité (en espèces et en groupes fonctionnels) renforce la stabilité des écosystèmes (Diaz & Cabido 2001; Tilman, Reich & Knops 2006). Cette relation entre stabilité et complexité permet par ailleurs d'expliquer le faible nombre de niveaux composant les réseaux trophiques, qui serait issu d'un compromis entre la longueur des chaînes alimentaires et leurs stabilités. En effet, à partir d'un certain nombre d'espèces, les simulations montrent qu'augmenter le nombre de niveaux trophiques revient à diminuer le nombre d'interactions entre espèces (avec plus de prédateurs hyper spécialisés et moins d'espèces généralistes), et donc la complexité (Borrelli & Ginzburg 2014). Enfin, la complexité

¹²**Complexité** : ensemble des composantes (les espèces) et de leurs interactions au sein d'un (éco)système. Ce n'est donc pas un synonyme direct de complication qui réfère à quelque chose de difficile à comprendre.

d'un écosystème serait liée à sa « maturité » (Sandin & Sala 2012). La notion de maturité correspond ici au stade d'un écosystème au sein des successions écologiques. Ce n'est donc pas une notion employée ici dans un sens temporel ou évolutif. Des espèces de petite taille, de bas niveau trophique, aux traits d'histoires de vie¹³ simples avec de forts taux de reproduction (stratégie r) caractérisent les stades précoces des successions écologiques tandis que les stades avancés présentent un plus grand nombre d'espèces, de plus grande taille et aux histoires de vie plus complexes (Sandin & Sala 2012). Notons qu'un écosystème peut être stable dans le temps quel que soit son stade dans les successions écologiques. A titre d'illustration, les cordons littoraux à galets de la baie de la Possession (au nord-ouest de l'île de La Réunion) sont fréquemment remaniés sous l'influence des houles et courants offrant un substrat peu propice à la colonisation et au développement d'organismes benthiques. En résultent des peuplements ichthyologiques correspondant à des stades précoces dans les successions écologiques, avec des espèces très ubiquistes, pionnières, et des stades juvéniles dépourvus de grands carnivores sédentaires, et ce de manière pérenne (Pinault 2013). Dans ce genre d'écosystèmes peu matures, la dynamique de reproduction des proies compense (voire dépasse) les effets de la prédation par les rares prédateurs. Ainsi l'intensité des processus descendants serait donc plus importante dans des écosystèmes matures caractérisés par une plus forte abondance de prédateurs. De plus, les perturbations liées aux activités humaines ont tendance à impacter prioritairement les espèces de grande taille dont le taux de renouvellement est en règle générale plus faible que celui des espèces pionnières caractéristiques des stades précoces. De ce fait, les milieux perturbés correspondent souvent à des stades précoces dans les successions écologiques. Autrement dit l'importance écologique des prédateurs est probablement anti-corrélée au degré de perturbation de l'écosystème : moins un écosystème est perturbé et plus les prédateurs ont un rôle important.

Synthétiquement, la production primaire (contrôle ascendant) déterminerait la productivité globale des écosystèmes marins, agissant comme le principal facteur de leur structuration à large échelle spatio-temporelle tandis que les processus descendants stabiliseraient ces écosystèmes, influençant ainsi leur résistance¹⁴ et la résilience¹⁵ face aux perturbations,

¹³**Traits d'histoire de vie** : ensemble des caractéristiques fonctionnelles permettant de décrire le cycle de vie des individus d'une population, tels que la taille à la naissance, l'âge à maturité, le nombre, la taille et le sex-ratio des jeunes produits, la fréquence de reproduction, les variations de la survie en fonction de l'âge, la longévité, etc.

¹⁴**Résistance** : capacité à conserver un état stable face à une perturbation. La résistance peut se mesurer comme l'ampleur de la perturbation pouvant être absorbée avant que l'écosystème ne change de structure.

¹⁵**Résilience** : capacité à revenir à un état équivalent à l'état initial après une perturbation. La résilience peut se mesurer comme le temps nécessaire pour compenser les modifications structurales induites par une perturbation.

anthropiques ou naturelles (Cury, Shannon & Shin 2003).

1.2.3. Prédation directe et cascade trophique

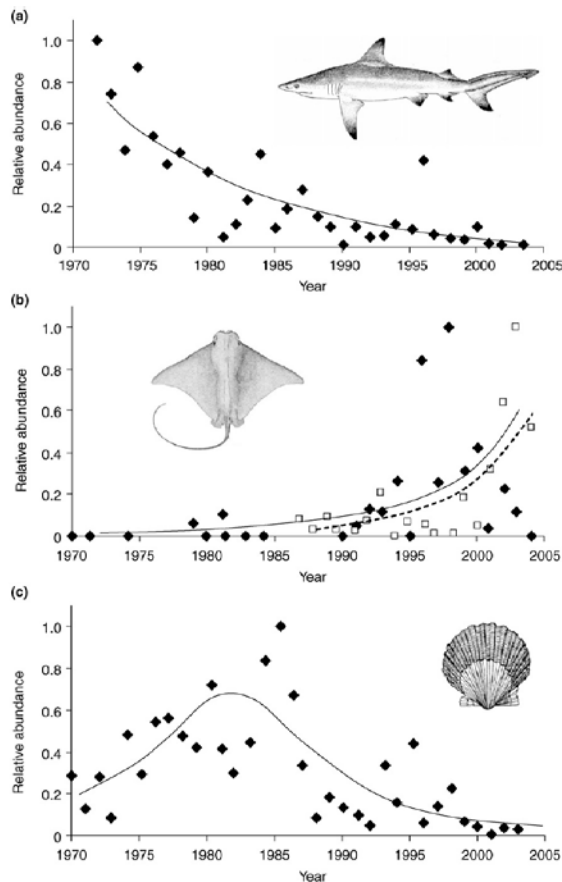


Figure I.6: Exemple de cascade trophique due à la suppression des prédateurs marins. (a) La diminution des captures de requins pointe noire (*Carcharhinus limbatus*) ainsi que de dix autres espèces de requins au cours de campagnes scientifiques en Caroline du Nord (Etats-Unis) a entraîné (b) une augmentation de l'abondance des raies mourines (*Rhinoptera bonasus*) puis une chute des pétoncles (*Argopecten irradians*) source de revenus pour les communautés de pêcheurs locaux (source : Myers *et al.* 2007 reproduite dans Heithaus *et al.* 2008).

et s'est inversé lorsque la population de loutres de mer a augmenté suite à leur protection (Estes & Duggins 1995). Des cascades trophiques ont ensuite été démontrées dans des lacs (Carpenter, Kitchell & Hodgson 1985), rivières (Power 1990) et marais salés (Altieri *et al.* 2012), ainsi qu'au sein d'autres écosystèmes faisant l'objet de diverses synthèses (Baum & Worm 2009; Estes *et al.* 2011). Les évidences de cascades trophiques en milieu marin tropical restent cependant éparses.

Dans un écosystème fortement contrôlé par le haut, une diminution de l'abondance des prédateurs apicaux peut impliquer un développement très rapide de leurs proies, appelée relâche du mésoprédateur (Baum & Worm 2009; Estes *et al.* 2011). Lorsque cet impact se propage à plus d'un niveau trophique, avec par exemple une diminution consécutive des proies de ces mésoprédateurs, le phénomène résultant est appelé cascade trophique. Les cascades trophiques se traduisent par des variations d'abondance inverses entre niveaux trophiques consécutifs (schéma conceptuel en Figure I.5.C et exemple en Figure I.6). La surexploitation des loutres de mer (*Enhydra lutris*) en Alaska a conduit à l'explosion démographique de leurs proies, les oursins (classe *Echinoidea*) qui se nourrissent d'algues laminaires (classe *Phaeophyceae*), modifiant ainsi profondément le couvert benthique (Estes & Palmisano 1974). Cette transformation a altéré la productivité, l'assemblage des espèces utilisant les laminaires comme habitat et l'érosion côtière,

La mise en évidence de ces phénomènes en milieu marin impliquant de grandes espèces prédatrices, très mobiles et avec une grande longévité, est particulièrement difficile car des tests expérimentaux y sont infaisables pour des raisons logistiques. Les manipulations contrôlées n'étant pas possibles, les chercheurs utilisent des analyses pseudo-expérimentales dans lesquelles des populations indépendantes de prédateurs sont des « répliques », et des variations temporelles ou spatiales d'abondance en prédateurs et de climat sont des « traitements ». Cette approche se traduit par des études de la composition des écosystèmes le long de gradients de perturbation (*e.g.* Dulvy *et al.* 2004, Newman *et al.* 2006) ou de longues séries temporelles en un lieu donné (*e.g.* Myers *et al.* 2007, Mumby *et al.* 2012). Les évidences empiriques issues de ces études confirment les résultats théoriques exposés dans la partie précédente : les milieux marins ne sont pas tous structurés de la même manière et les espèces prédatrices ne sont pas toutes équivalentes (Baum & Worm 2009). Ainsi la plupart des cascades trophiques documentées ont été observées en milieu tempéré à l'exception des régions d'*upwelling* à la structure particulière contrôlée par les espèces fourrages¹⁶ très abondantes, dite structure en taille de guêpe (Cury, Shannon & Shin 2003). En Caroline du Nord par exemple, l'abondance des raies mourines (*Rhinoptera bonasus*) a beaucoup augmenté à partir des années 1970 suite à la surpêche de onze espèces de requins, conduisant à la fermeture des pêcheries de bivalves qui constituent la nourriture de ces raies (Myers *et al.* 2007, Figure I.6). Cependant cette conclusion a été remise en cause par une étude récente montrant des disparités géographiques et un manque de corrélation temporelle rendant l'interprétation d'une cascade trophique induite par la pêche des requins équivoque (Grubbs *et al.* 2016).

En milieu tropical et notamment corallien, les observations de cascades trophiques sont rares. Deux exceptions concernent les Fidji dans le Pacifique, où les étoiles de mer mangeuses de corail (*Acanthaster planci*) sont trois fois plus abondantes dans les îles très peuplées soumises à de fortes pressions de pêche (Dulvy, Freckleton & Polunin 2004), et le Belize en mer des Caraïbes où l'abondance de grands mérours (famille Serranidae) et vivaneaux (famille Lutjanidae, essentiellement l'espèce *Ocyurus chrysurus*) a diminué d'un facteur dix en sept ans tandis que celle de mésoprédateurs (petits mérours *Cephalopholis fulvus*, *C. cruentatus*, and *Epinephelus guttatus*) a été multipliée par huit, conduisant à une diminution des poissons perroquets et une augmentation du couvert algal (Mumby *et al.* 2012). Le couvert algal est une indication du bon état de santé d'un récif car les algues sont en compétition avec les coraux

¹⁶**Espèces fourrages** : petites espèces pélagiques de niveau trophique intermédiaire formant de très grands bancs denses servant de nourriture à une multitude de carnassiers.

pour le substrat (McCook, Jompa & Diaz-Pulido 2001; McClanahan *et al.* 2011). Les herbivores jouent ainsi un rôle majeur en augmentant la résilience des écosystèmes coralliens en limitant le développement des macroalgues (Mumby *et al.* 2006). Si les récifs coralliens étaient structurés par le haut, les prédateurs apicaux pourraient être bénéfiques aux récifs en limitant le nombre de mésoprédateurs qui se nourrissent de poissons herbivores (plus il y a de prédateurs apicaux, moins il y a de mésoprédateurs et plus il y a d'herbivores) (*e.g.* Ruppert *et al.* 2013). Or la grande majorité des études reporte des déclinés simultanés de tous les niveaux trophiques (voir tableau 1 dans Roff *et al.* 2016) comme à Hawaï (Friedlander & DeMartini 2002; Sandin *et al.* 2008), dans la mer des Caraïbes (Newman *et al.* 2006) et sur la grande barrière de corail australienne (Rizzari, Bergseth & Frisch 2015; Casey *et al.* 2016), allant ainsi à l'encontre des prédictions précédemment énoncées.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer le faible nombre d'observations de cascade trophique en milieu tropical dont **(i)** la pêche historique, **(ii)** la pêche simultanée de plusieurs niveaux trophiques, **(iii)** la faible intensité des interactions trophiques et **(iv)** la diversité fonctionnelle des prédateurs (Roff *et al.* 2016). Les deux premières expliqueraient l'absence d'observation malgré une structure par le haut des récifs tandis que les deux dernières suggèrent une structuration par le bas de ces écosystèmes.

(i) La collection de données scientifiques ayant commencé longtemps après l'exploitation des milieux marins par la pêche, des cascades trophiques ont pu avoir lieu avant le début des suivis scientifiques.

(ii) L'hypothèse de cascade trophique implique une augmentation de l'abondance de certaines espèces qui pourrait être masquée par leur pêche.

(iii) Les cascades trophiques sont plus susceptibles de se produire si les intensités d'interactions trophiques consécutives, comme prédateur-herbivore et herbivore-producteur primaire, sont fortes. Ceci implique une certaine spécialisation à la fois des prédateurs et des mésoprédateurs sur un nombre limité de proies avec une pression de prédation dite concentrée (Borer *et al.* 2005) (Figure I.7 A). En milieu corallien le grand nombre de groupes fonctionnels consommables par les prédateurs (planctonophages, mangeurs de polypes, mangeurs d'organismes benthiques enfouis, herbivores, omnivores) et leur plasticité avec des espèces capables d'exprimer plusieurs rôles fonctionnels selon les circonstances (*e.g.* le planctonophage *Platax pinnatus* peut être herbivore lorsque qu'il y a une forte abondance d'algues, Bellwood

et al. 2006) réduit l'intensité des relations proies-prédateurs. La pression de prédation est alors diffuse, réduisant les probabilités d'effets en cascade (Borer *et al.* 2005). La vision linéaire des relations trophiques (Figure I.7 A) simplifie ainsi exagérément la dynamique des écosystèmes aussi complexe que les récifs coralliens qui contiennent une grande diversité de proies (Figure I.7 B).

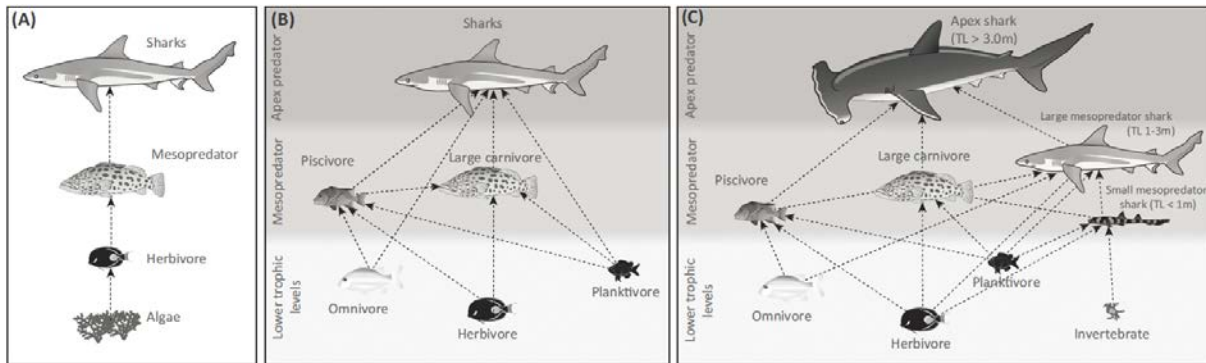


Figure I.7 : Schéma de réseaux trophiques (A) en chaîne linéaire illustrant intuitivement la possibilité de cascade trophique, (B) avec une plus grande diversité à la base du réseau, (C) séparant les requins et autres prédateurs de haut niveau trophique en différents groupes fonctionnels distincts illustrant une plus grande complexité, rendant moins intuitif la possibilité de cascade trophique (source : Roff *et al.* 2016).

(iv) De plus, les termes de « prédateurs » et « requins » masquent eux-mêmes une grande diversité écologique (Figure I.6.C). En effet, les réseaux trophiques sont organisés graduellement plutôt qu'en niveaux discrets (le niveau trophique est d'ailleurs exprimé comme une variable continue). Ce dégradé écologique a deux conséquences : des distinctions au sein du groupe nommé « prédateurs » et davantage de redondance fonctionnelle entre les prédateurs de haut niveau trophique et mésoprédateurs. Ainsi, la plupart des espèces de requins de récif ne seraient pas des prédateurs apicaux mais auraient un rôle se rapprochant de celui de grands mésoprédateurs (Vaudo & Heithaus 2011; Frisch *et al.* 2016; Roff *et al.* 2016). Ces redondances fonctionnelles augmenteraient la stabilité au sein de l'écosystème, réduisant les conséquences du retrait d'un nombre limité d'espèces. A ces quatre hypothèses nous pouvons ajouter le manque de connaissances scientifiques sur ces milieux, le nombre de cas d'étude n'étant peut-être pas assez important pour pouvoir tester l'hypothèse de cascade trophique sans équivoque.

Les phénomènes de cascade trophique ne sont donc pas systématiques et les connaissances actuelles sur les régimes alimentaires des prédateurs au sens large (téléostéens carnivores, requins mésoprédateurs et prédateurs apicaux) sont trop imprécises pour émettre des prédictions robustes concernant le fonctionnement des écosystèmes.

1.2.4. Effets comportementaux indirects

La description des phénomènes de relâche du mésoprédateur et de cascade trophique faite dans la partie précédente se base uniquement sur de la prédation directe (effet létal des prédateurs sur leurs proies). Or les prédateurs peuvent aussi entraîner des modifications comportementales de leurs proies par leur simple présence, appelé effet de risque. Ces effets non létaux se traduisent par la réduction ou la modification de l'activité des proies, comme un déplacement des zones de nutrition, un changement des techniques d'alimentation, une diminution du temps passé à se nourrir ou encore une aire d'exploration plus petite (Heithaus & Dill 2002; Wirsing, Heithaus & Dill 2007a; Palacios, Warren & McCormick 2016). Cet effet de risque peut se quantifier comme la quantité de nourriture non consommée par les proies pour éviter d'être elles-mêmes dévorées. Certains indices laissent penser que les conséquences de ces effets indirects pourraient être équivalentes voir même supérieures aux conséquences d'une prédation directe. En effet, les effets de risque ne sont pas atténués par un fort taux de reproduction des proies survivantes et ils affectent plus d'espèces et plus d'individus de chaque espèce durant une période plus longue que des événements ponctuels de prédation (Heithaus *et al.* 2008).

Une forte présence saisonnière de requins tigre (*G. cuvier*) à Shark Bay (Australie) a permis de mettre en évidence un changement d'habitat des tortues (*Chelonia mydas*), dugongs (*Dugong dugon*) et dauphins (*Tursiops aduncus*), qui vont s'alimenter sur des zones plus pauvres en nourriture mais aussi moins dangereuses lors du pic de présence des requins, modifiant ainsi indirectement l'état des herbiers marins de cette zone (*Amphibolis antarctica*, *Halodule uninervis*, *Cymodocea angustata*, et *Halophila ovalis*) (Heithaus & Dill 2002; Wirsing, Heithaus & Dill 2007b; Heithaus *et al.* 2014). De plus, les dugongs changent de technique d'alimentation en fouillant plus profondément dans le sédiment lorsque la densité de requin tigre est forte, soit pour rendre le milieu plus turbide soit pour augmenter la quantité de nourriture ingérée par bouchée (mangeant la racine en plus de la tige des herbiers) (Wirsing, Heithaus & Dill 2007a).

Concernant des espèces coralliennes, la présence d'une grande espèce de mérou (*Plectropomus leopardus*) en milieu contrôlé réduit significativement l'activité des mésoprédateurs (*Pseudochromis fuscus*), conduisant à une relâche des proies de ces derniers (les recrues de poissons demoiselles *Pomacentrus chrysurus* trop petites pour être consommées par le mérou léopard) (Palacios, Warren & McCormick 2016). L'activité de *P. fuscus* est aussi

altérée par la présence de labres bicolores (*Hemigymnus melapterus*) qui n'est pourtant pas son prédateur direct, démontrant ainsi l'aspect diffus des effets de risques qui ne se limitent pas aux proies strictes des prédateurs étudiés (Palacios, Warren & McCormick 2016). Une étude menée sur la Grande Barrière de Corail australienne s'est intéressée à ces effets indirects en milieu semi-contrôlé en quantifiant l'évolution de la masse algale (*Sargassum sp*) dans un périmètre donné (consommée par tous types d'herbivores présents sur zone) en présence ou non de maquettes de trois prédateurs de tailles différentes (requins pointe noire *Carcharhinus melanopterus*, stades adulte et juvénile de mérou léopard *P. leopardus*) (Rizzari *et al.* 2014). Les auteurs constatent (i) que le taux d'herbivorie diminue quel que soit le prédateur considéré, (ii) que cette diminution est de même amplitude pour le requin et le stade adulte de mérou et (iii) que la présence d'une maquette de l'une ou l'autre de ces espèces a le même effet que l'exclusion totale des herbivores (avec une cage) (Figure I.8, Rizzari *et al.* 2014). Ces trois observations montrent que la présence de prédateur de haut niveau trophique peut, dans certaines conditions, diminuer l'activité des herbivores et potentiellement favoriser le développement algal.

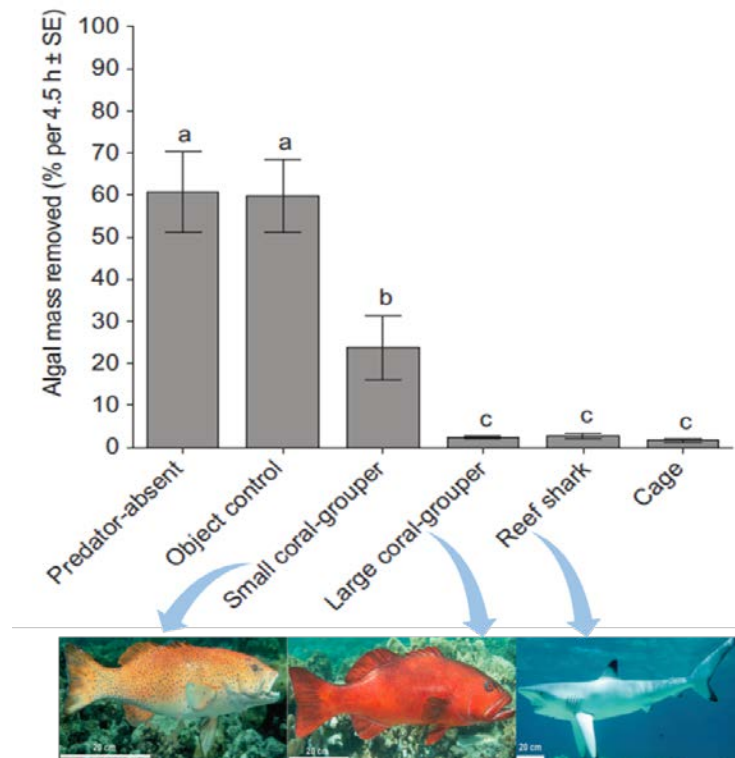


Figure I.8 : Intensité de l'herbivorie exprimé en pourcentage d'élimination par rapport à une masse initiale de *Sargassum swartzii* pour différents traitements : un témoin négatif (Predator-absent), en présence d'un cube (Object control), en présence de trois maquettes de prédateurs (Small coral-grouper, Large coral-grouper, Reefshark), entouré par une cage qui en empêche l'accès aux herbivores (Cage). Chaque traitement est répété dix fois en pente externe (entre 2 et 4 m de fond) autour de Lizard Island sur la Grande Barrière de corail afin d'obtenir des répliques permettant la réalisation d'un test de Tukey dont les résultats sont représentés par des exposants en lettres latines formant des groupes homogènes (source : Rizzari *et al.* 2014).

1.2.5. Les prédateurs apicaux : des espèces clefs de voûte ?

Une espèce clef de voûte peut être définie comme ayant une importance comparativement à sa biomasse (Heithaus *et al.* 2008). La détermination du potentiel clef de voûte des espèces passe alors par une approche modélisatrice qui a l'avantage d'inclure à la fois l'effet de variations climatiques et de la pêche sur les écosystèmes, mais qui nécessite souvent de regrouper des espèces sur des *a priori* écologiques (Libralato, Christensen & Pauly 2006). C'est le cas de l'étude de Ruiz & Wolff (2011) qui présente les requins comme un groupe clef de voûte au sein de l'écosystème du canal Bolivar aux Galápagos. Cependant le modèle utilisé dans cette étude regroupe trois espèces très différentes : le requin des Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*), le requin corail (*Triaenodon obesus*) et le requin dormeur bouledogue (*Heterodontus quoyi*), qui sont respectivement considérés comme prédateur apical, grand mésoprédateur et petit mésoprédateur (suivant les définitions de Roff *et al.* 2016 basées sur le régime alimentaire et la taille des espèces). Ce regroupement surestime alors l'abondance en prédateurs apicaux ainsi que le nombre d'interactions qu'ils ont avec les autres espèces, expliquant en partie ce résultat. Le regroupement d'espèces écologiquement différentes est l'un des principaux problèmes lié aux modèles écosystémiques, dont les résultats varient beaucoup en fonction de la diversité des groupes écologiques considérés, et est souvent dû à un manque de connaissances sur les régimes alimentaires de chaque espèce. D'autres études, basées aussi sur des modèles écosystémiques, se centrent sur un nombre limité d'espèces pélagiques ciblées par la pêche industrielle à la palangre et ne permettent pas de mettre en évidence une influence particulièrement forte du requin peau bleue (*Prionace glauca*) sur les écosystèmes océaniques du Pacifique (Kitchell *et al.* 1999, 2002; Cox *et al.* 2002) et de l'est australien (Griffiths *et al.* 2010). Ces études tendent plutôt à montrer une plus grande importance relative des thons jaunes (*Thunnus albacares*) et bonites à ventre rayé (*Katsuwonus pelamis*) dans le nord du Pacifique (Kitchell *et al.* 1999, 2002). Les écosystèmes de l'est australien et du sud du Brésil seraient structurés par des organismes de niveaux trophiques inférieurs : les calmars (ordre Teuthida) et les poissons mésopélagiques¹⁷ (familles Gonostomatidae, Myctophidae, Sternoptychidae) (Gasalla, Rodrigues & Postuma 2010; Griffiths *et al.* 2010). Cela ne signifie pas que les grandes espèces de prédateurs de haut niveau trophique comme les marlins (famille Istiophoridae), espadons (famille Xiphiidae) et certains requins (familles Carcharhinidae et Lamnidae) ne sont

¹⁷Mésopélagique : vivant majoritairement entre 200 m et 1000 m de fond. Certains organismes mésopélagiques entament des migrations verticales pour se nourrir en surface la nuit. C'est lors de ces migrations qu'ils peuvent devenir des proies pour les grandes espèces pélagiques de surface (ou épipélagique) telles que les thons.

pas importantes, mais qu'elles ne le sont pas plus que les autres espèces. Ces résultats découlent d'une redondance fonctionnelle entre ces espèces prédatrices de haut niveau trophique. Ainsi la diminution d'abondance d'une espèce peut être compensée par l'augmentation d'espèces écologiquement équivalentes. Dans ce cas de figure, la pêche ciblée d'une espèce peut être compensée tandis que la pêche intensive de l'ensemble des espèces prédatrices aura des conséquences importantes, même au sein d'écosystèmes océaniques (Ward & Myers 2005). Cependant la plasticité des comportements alimentaires des prédateurs de haut niveau trophique rend leur redondance fonctionnelle très inconstante d'une étude à l'autre. Les thons jaunes (*Thunnus albacares*) et dorades coryphènes (*Coryphaena hippurus*) présentent par exemple un fort chevauchement alimentaire en Australie, se nourrissant de poissons volants (famille Exocoetidae) (Young *et al.* 2010), tandis que leurs régimes alimentaires sont très différents dans les eaux indiennes où le thon jaune s'alimente principalement de calmars (Varghese, Somvanshi & Dalvi 2014). De plus, des observations surprenantes montrent que de grandes espèces de requins sont capables de se nourrir de petites espèces pélagiques comme les anchois (famille Engraulidae) (McCauley *et al.* 2012), entraînant par exemple un chevauchement alimentaire entre les requins bouledogues (*C. leucas*) et les bonites à dos rayé (*Euthynnus affinis*) à Mayotte (Pinault & Wickel 2013), alors que nous nous attendrions plutôt à ce que les requins bouledogues se nourrissent de bonites. D'autres études utilisant des indicateurs indirects du régime alimentaire (les isotopes stables, présentés en Chapitre III) confirment cette inconstance avec des espèces dont les niches trophiques sont parfois chevauchantes et parfois distinctes selon les localisations géographiques étudiées (Cai *et al.* 2007; Reville, Young & Lansdell 2009; Li, Zhang & Dai 2016). Il est donc fondamental de bien connaître l'écologie alimentaire des espèces dans les différents écosystèmes et éviter les généralisations des résultats d'un système vers les autres.

Une deuxième définition d'espèce clef de voûte est relative à l'unicité des liens écologiques entre une espèce donnée et les autres compartiments de l'écosystème. Par un régime alimentaire diversifié et une grande mobilité entre différents écosystèmes, les prédateurs apicaux peuvent créer de nombreux liens indirects entre les espèces de niveau trophique inférieur. Cette définition ne se concentre donc pas sur l'intensité des interactions mais plutôt sur une analyse topologique des réseaux trophiques. Cette approche a permis de mettre en exergue le rôle clef de voûte de cinq grandes espèces de requins dans les écosystèmes côtiers du sud du Brésil (Bornatowski *et al.* 2014a). Au sein des milieux côtiers, tel que les récifs coralliens, les grandes espèces de requins se distinguent par leur grande mobilité et leur capacité à se déplacer entre

différents habitats, dont les zones océaniques (Werry *et al.* 2014; Lea *et al.* 2015a). Ces mouvements augmenteraient la connectivité entre les écosystèmes dont ces grandes espèces seraient les seules porteuses (Heupel *et al.* 2014). Une grande connectivité due à des différences de régime alimentaire entre deux espèces de requins a ainsi été démontrée autour de l'atoll inhabité de Palmyra (archipel des îles de la Ligne) du Pacifique entre le milieu océanique, la pente externe et le lagon (McCauley *et al.* 2012). Bien que le requin gris (*Carcharhinus amblyrhynchos*) soit l'espèce la plus abondante autour de cet atoll, son alimentation dépend principalement du milieu océanique tandis que le requin pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*), moins abondant, exercerait une plus forte pression trophique sur le récif lui-même (McCauley *et al.* 2012). La prise en considération de la biomasse uniquement aurait ainsi amené à des interprétations erronées, mettant en évidence l'importance de considérer les régimes alimentaires des prédateurs de haut niveau trophique en plus de leur abondance afin d'établir clairement la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques.

1.2.6. Changement de perception des grands requins par le grand public

Un changement de perception des grands prédateurs, en particulier des grands requins pouvant causer des blessures graves aux humains, a été récemment observé chez le grand public. Depuis des centaines d'années, les grands requins incarnent la peur ancestrale du monstre marin, suscitant l'effroi et la crainte. Bien avant « Les dents de la mer » (réalisé par S. Spielberg en 1975), cette animosité vis-à-vis des requins avait été relayée par J. Verne dans son livre « Les enfants du capitaine Grant » (1868)¹⁸ : « On ne saurait trop exterminer ces terribles bêtes. Profitons de l'occasion, ce sera à la fois un émouvant spectacle et une bonne action » ; et plus récemment par J.-J. Cousteau dans son premier documentaire « Le monde du silence » (1956)¹⁹ : « Pour nous plongeurs, les requins c'est l'ennemi mortel, [...] tous les marins du monde détestent les requins », pour ne donner que deux exemples parmi beaucoup d'autres.

Suite au constat d'une diminution importante des populations de grands requins et à quelques travaux scientifiques ayant mis en évidence ou supputé une forte importance écologique des requins (notamment Myers *et al.* (2007) et Ruppert *et al.* (2013) pour les plus relayés), le discours médiatique contemporain concernant ces espèces est radicalement différent de celui présenté dans le paragraphe précédent. Ils sont aujourd'hui présentés comme indispensables pour le bien-être des sociétés humaines dans de très nombreuses références

¹⁸ « Les enfants du capitaine Grant » (Verne, 1868) lisible sur : <https://beq.ebooksgratuits.com/vents/Verne-Grant.pdf>

¹⁹ « Le monde du silence » (Cousteau, 1956) visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=3jH2QkP-Bvg>

grand public telles que des émissions télévisuelles (« Thalassa »²⁰, « C'est pas sorcier »²¹, etc.), des documentaires inédits (« Les seigneurs de la mer »²², « Les requins de la colère »²³, etc.) et autres livres, articles ou blogs qui titrent « Tuer les requins c'est tuer le récif »²⁴. Le très influent New York Times relaye ainsi des slogans du type « Sauver les requins, sauver le monde »²⁵.

Au vu des incertitudes exposées dans l'ensemble de cette partie, ces slogans ne semblent donc pas correspondre à l'état actuel des connaissances scientifiques sur le fonctionnement des écosystèmes naturels. D'un point de vue strictement scientifique il conviendrait de rester précautionneux afin d'éviter des simplifications abusives, donc en partie fausses, qui pourraient dévaluer la méthode scientifique auprès de la société. Par ailleurs, ces différents messages ont permis le développement d'une industrie touristique basée sur l'observation des requins, souvent associée à du nourrissage. Très florissante, cette pratique touristique rapporte beaucoup plus que la pêche de ces espèces. Aux Palaos dans le Pacifique, la vente de la chair et l'exportation des ailerons d'un seul requin de récif rapporterait 1 080 \$US tandis que son observation rapporterait 180 000 \$US par an (soit presque 2 millions de dollars américains sur sa vie, en supposant qu'il vive 12 ans) (Vianna *et al.* 2012). Cet argument économique est en faveur de la conservation de ces espèces mais les conséquences des modifications comportementales induites par les activités de nourrissage d'animaux en milieu naturel fait débat (Orams 2002; Johnson & Kock 2006).

1.2.7. Conclusion

Bien que les prédateurs marins de grande taille soient connus depuis l'Antiquité, de nombreuses incertitudes persistent quant à leurs rôles dans les écosystèmes, en particulier dans un milieu caractérisé par une importante biodiversité tels que les récifs coralliens. S'il est indéniable que les grands prédateurs sont souvent caractéristiques de milieux présentant un bon état écologique, car plus sensibles aux perturbations et donc les premiers à disparaître, toute la difficulté réside dans la distinction entre leur importance pour leur environnement (contrôle descendant), et l'importance de l'habitat pour eux (contrôle ascendant). Théoriquement, les

²⁰ « Une mer sans requins » (Thalassa, 2015) visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=aqT11ZWXn94>

²¹ « Requin » (C'est pas sorcier, 2013) visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=84C-XA3knak>

²² « Les seigneurs de la mer » (Steward, 2006) visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=oDtmwU4eJuo>

²³ Conférence à l'Université Bretagne Sud sur le film « Les requins de la colère » avec Jérôme Delafosse visible sur : <https://www.youtube.com/watch?v=ZM5hBrBjMfg>

²⁴ <http://theconversation.com/killing-sharks-is-killing-coral-reefs-too-18368>

²⁵ « Save the shark, save the world » (Reichert, 2013) lisible sur : http://www.nytimes.com/2013/12/31/opinion/save-the-shark-save-the-world.html?_r=0

cascades trophiques ne seraient pas un phénomène systématique dans un milieu généralement considéré comme limité par la production primaire et l'apport de nutriments (structuré par le bas). Les évidences de cascade trophique impliquant de grandes espèces de prédateurs, démontrées en milieu tempéré, sont rares en milieu tropical. En plus des effets directs liés à la consommation de proies, la présence de prédateurs de niveau trophique élevé peut modifier le comportement non seulement de leurs proies mais aussi d'autres espèces qu'ils ne consomment pas. En présence de prédateurs de niveau trophique élevé, les espèces de plus petite taille augmentent leur vigilance, réduisant d'autant leur propre activité alimentaire et donc les flux de matière et d'énergie qui circulent au sein des réseaux trophiques. La grande mobilité de certaines espèces leur permet de fréquenter des habitats différents, associés à des utilisations différentes (comme l'alimentation au large d'une espèce récifale) et met en exergue l'importance de les étudier sur une large gamme d'habitats.

2. Objectifs de la présente étude

Compte tenu des incertitudes exposées dans la partie précédente sur le rôle des prédateurs de niveau trophique élevé dans leur environnement, les connaissances actuelles de leurs écologies trophiques sont encore trop imprécises pour effectuer des prédictions robustes concernant le fonctionnement des écosystèmes et la mise en place de mesures de gestion pertinentes basées sur une approche intégrée. L'axe de recherche général dans lequel s'inscrit cette thèse est donc l'étude des relations alimentaires entre les prédateurs de niveau trophique élevé appartenant à différents compartiments écologiques.

Dans cette optique, la zone d'étude a été circonscrite autour d'une jeune île volcanique du sud-ouest de l'océan Indien : La Réunion. Ce choix est motivé par deux caractéristiques : (1) des fonds tombant rapidement en raison des pentes importantes issues d'un volcan actif et une taille modeste (~50 km de diamètre) induisant une forte proximité horizontale (entre les écosystèmes côtiers et océaniques) et verticale (entre les écosystèmes de surface et profonds) ; (2) une position océanique isolée des masses continentales et qui est apparentée par certains aspects à un mont sous-marin dont les effets sur la structure des communautés en milieu océanique sont connus (Bakun 2006). Une brève présentation de la dynamique scientifique locale permettra d'identifier les problématiques précises de cette thèse tandis que la description détaillée de l'île de La Réunion et de sa filière pêche fera l'objet du chapitre II.

2.1. Contexte scientifique local

En raison de son accessibilité, plusieurs études se sont concentrées sur le fonctionnement du petit récif frangeant se développant de manière discontinue sur 40 km le long du littoral ouest de l'île de La Réunion, dont la structure de son réseau trophique (Kolasinski 2009, Cuvillier, thèse en préparation). En dehors du récif, la mise en place de récifs artificiels expérimentaux a été l'opportunité d'étudier la dynamique agrégative et l'écologie trophique des espèces qui y sont associées (Potin 2009; Mablouké 2013; Pinault 2013). L'importance économique des grandes espèces pélagiques a aussi motivé l'étude de leur alimentation en relation avec des techniques de pêche (notamment les différents types de dispositifs de concentration de poissons) (Conand 1995; Taquet 2004; Jaquemet, Potier & Ménard 2011). Cependant plusieurs événements mettent en exergue un manque de connaissances sur les écosystèmes marins et leurs interactions autour de La Réunion :

- Une recrudescence de la fréquence des attaques de requins. Entre février 2011 et août 2016, vingt-trois attaques de requins ont été recensées autour de l'île, entraînant la mort de sept personnes et blessant gravement sept autres. Les espèces incriminées dans ces attaques sont principalement le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et dans une moindre mesure le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) (Werbrouck *et al.* 2014).
- Des phénomènes de prédation observés par les pêcheurs dont les prises sont mangées par des requins directement sur les engins de pêche. D'après leurs témoignages ce phénomène prend une ampleur inquiétante, affectant leur activité et leurs revenus.
- Une diminution des ressources pélagiques. Reportée par 77 % des pêcheurs (Guyomard *et al.* 2012), cette diminution est confirmée par les observations des débarquements réalisées par l'IFREMER dans le cadre du Système d'Information Halieutique (SIH 2014).
- Un effondrement drastique des rendements de la pêche profonde. Lancée en 2000 avec le subventionnement de moulinets électriques, les rendements de la pêche aux espèces profondes (100 – 600 m) ont diminué de 90 % en onze ans (Fleury *et al.* 2012).

Ces événements ont motivé la mise en place de différents programmes scientifiques d'amélioration des connaissances sur le fonctionnement du milieu marin littoral autour de La Réunion, au carrefour desquels s'inscrit cette thèse.

2.1.1. Connaissances de l'écologie et de l'habitat de deux espèces de requins côtiers sur la côte ouest de La Réunion – CHARC

Face à l'inexistence d'étude sur la biologie des requins autour de La Réunion, les pouvoirs publics ont lancé en décembre 2012 le programme CHARC (Connaissances de l'écologie et de l'Habitat de deux espèces de Requins Côtiers sur la côte ouest de La Réunion) porté par l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement) et co-financé par l'Europe (FEDER), la Région Réunion et l'Etat (DEAL). Articulé autour de six actions scientifiques, ce programme a permis d'établir un état initial des connaissances non seulement sur l'écologie et la génétique des deux espèces de requins impliquées dans les attaques mais aussi sur des espèces potentiellement associées comme les mammifères marins et tortues marines ainsi que sur les caractéristiques physico-chimiques des masses d'eaux autour de La Réunion. Ayant pris fin en décembre 2014, l'action phare de ce programme a été le marquage acoustique de 83 requins dont les déplacements ont pu être analysés au sein d'un réseau de stations d'écoute disposées le long du littoral ouest (Soria 2014; Blaison *et al.* 2015). La cinquième action de ce programme concernait « l'écologie trophique du requin tigre et bouledogue » et a été source des premiers échantillons de requins et de leurs proies potentielles analysés au cours de cette thèse (Chapitre IV).

2.1.2. VALOREQUIN-CAPREQUINS

Parallèlement au programme CHARC, plusieurs campagnes de prélèvement de requins ont lieu pour diverses raisons : recherche des requins impliqués dans les attaques, réévaluation du risque lié aux biotoxines marines, évaluation du potentiel de valorisation économique des requins et étude de leur capturabilité par différents engins de pêche. La grande majorité des requins analysés au cours de cette thèse, faisant en particulier l'objet du Chapitre IV, proviennent de ces différentes campagnes, dont certaines perdurent actuellement.

Les prélèvements de requins à visée scientifique (hors captures post attaques cherchant à neutraliser les individus directement impliqués) ont commencé en août 2012 dans l'optique d'une réévaluation du risque sanitaire lié à la consommation de six espèces dont la commercialisation est interdite (arrêté préfectoral n°99-02365 du 6 septembre 1999, modifié en 2000, 2006 et 2009). La première phase de ce programme nommé provisoirement CIGUATERA a conduit à la recherche de biotoxines apparentées à la ciguatera²⁶ dans vingt-

²⁶**Ciguatera** : intoxication résultant de la consommation de produits marins d'ambiance corallienne contaminés par des toxines marines qui agissent préférentiellement sur les canaux sodiques dépendants du potentiel d'action (Chinain *et al.* 2014). Le terme de ciguatera est donc utilisé ici dans son sens large, décrivant tous symptômes neurologiques apparaissant après la consommation de produits de la mer. Notons que de tels

quatre spécimens de requins (tigre et bouledogue confondus) et de métaux lourds dans trois requins bouledogue et deux requins tigre. Les analyses de recherche de ciguatoxines dans la chair des requins ont produit des résultats négatifs. Cependant le seuil de détection du test utilisé (essai sur souris) étant supérieur à la limite de concentration considérée sans risque pour l'homme, le manque de connaissances sur les déplacements de ces espèces et la présence de mercure à un taux supérieur à la limite européenne (CE n°1881/2006) ont conduit l'Agence nationale de sécurité sanitaire, alimentation, environnement, travail (ANSES) à émettre un avis défavorable à la reprise de la commercialisation de ces espèces (Anses 2015). Suite à cet avis, un quota supplémentaire de prélèvement de quatre-vingt-dix requins a été validé par la préfecture dans le but d'élargir l'évaluation du potentiel de valorisation des captures de requins (programme VALOREQUIN). A ce jour aucun rapport n'est disponible sur les résultats des analyses menées dans le cadre de ce programme.

Devant la nécessité de mettre en place des mesures de sécurisation et la volonté d'une partie de la population d'une pêche préventive aux requins, le Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins (CRPMEM) a démarré un programme d'évaluation de la capturabilité des requins (CAPREQUINS) par divers engins de pêche dans un objectif de réduction du risque. Soutenu financièrement par les communes, le Conseil Régional et l'Etat, la première phase de ce programme a eu lieu dans la baie de Saint Paul de janvier à octobre 2014 tandis que sa deuxième phase consiste au déploiement de *smart drumlines* (dispositif de pêche passive avec alerte de capture) en zones récifales plus proches des centres d'activités nautiques du littoral ouest. Les résultats de ce programme ne semblent pas montrer d'effet significatif des engins de pêche sur le comportement des requins. Le système d'alerte en temps réel des captures permettrait une bonne survie des captures accessoires et le dispositif s'est montré efficace pour la pêche aux requins tigre et bouledogue avec le prélèvement d'environ cent quarante individus entre janvier 2014 et juillet 2016.

2.1.3. Dynamique des Interactions entre la petite Pêche et les poissons Prédateurs au large du Littoral Ouest - DIPPLO

L'exploration des causes des déprédations observées sur les lignes des pêcheurs nécessite d'élargir le champ d'étude aux interactions entre les requins (objet central des programmes précédemment présentés) et l'activité de pêche, ainsi qu'entre les requins et les espèces faisant

symptômes peuvent être causés par différentes familles structurelles de toxines : ciguatoxines pour les téléostéens carnivores, carchatoxines pour les requins, chelonitoxines pour les tortues, etc.

l'objet des déprédations (essentiellement pélagiques). À cette fin a été mis en œuvre un programme de suivi de la Dynamique des Interactions entre la petite Pêche et les poissons Prédateurs au large du Littoral Ouest (DIPPLO), porté par le CRPMEM sur la période 2012 à 2014 ; en parallèle du programme CHARC afin de bénéficier d'un effort d'observation maximum sur cette période (stations d'écoute, etc.). DIPPLO s'est articulé entre un suivi des activités de pêche par des observateurs embarqués, le marquage acoustique de carangues grosses têtes (*Caranx ignobilis*) ainsi qu'une analyse de l'écologie trophique des espèces pélagiques ciblées par la petite pêche. C'est dans le cadre de ce dernier objectif qu'a eu lieu la récolte des échantillons de six espèces pélagiques de surface, océaniques ou côtières, faisant l'objet du Chapitre V. Outre une analyse quantitative précise de l'activité de petite pêche et des relations interspécifiques entre requins bouledogues, requins tigres et carangues grosse tête, aucune déprédation n'a été observée sur les quatre-vingt-trois sorties d'observations réalisées durant ce programme (Guyomard *et al.* 2015).

2.1.4. Analyse de la petite pêche côtière réunionnaise : démersaux - ANCRE-DMXII

Suite à l'observation d'une chute très importante des rendements de la pêche profonde dix ans après le début de cette exploitation (Fleury *et al.* 2012), l'IFREMER a initié un programme pour déterminer plus précisément la structure de ces stocks profonds peu connus, et améliorer les connaissances sur les cycles de vie des espèces exploitées à ces profondeurs (entre 100 et 600 m de fond) sur lesquelles peu d'études ont été conduites à l'échelle mondiale. Articulé autour de sept axes de recherche, ce programme a été la source des échantillons d'espèces profondes analysées dans le Chapitre VI. Conduit durant la période 2014 – 2015, ce programme a permis de confirmer les tendances de diminution des rendements de cette activité, d'apporter des éléments inédits sur la biologie de ces espèces, ainsi que de documenter un changement de la composition de la communauté ichthyologique avec une abondance croissante d'une petite espèce au renouvellement rapide dans les captures : le cerf-volant *Pristipomoides argyrogrammicus* (Roos *et al.* 2015).

Ces travaux de thèse ont donc été menés en collaboration étroite avec l'IRD, le CRPMEM et l'IFREMER et se situent à l'interface de plusieurs programmes scientifiques qui ont en commun d'intégrer un axe de recherche concernant l'écologie trophique des espèces étudiées.

2.2. Problématiques de la thèse

La clef de la compréhension et de la prédiction des variations démographiques observées au sein d'un écosystème réside dans l'élucidation des mécanismes sous-jacents, opérant souvent à des échelles différentes de celles auxquelles ces variations sont observées. Dans certains cas, ces observations doivent être considérées comme émergentes de comportements collectifs d'un large ensemble d'unités agissant à plus petite échelle (Levin 1992). Il est donc important de décrire les relations alimentaires régissant les flux énergétiques nécessaires au fonctionnement des organismes à différentes échelles : les individus, les espèces, les groupes fonctionnels²⁷ ou les communautés. Les connaissances actuelles des régimes alimentaires des prédateurs apicaux sont encore trop imprécises pour effectuer des prédictions robustes concernant le fonctionnement des écosystèmes et la mise en place de mesures de gestion pertinentes basées sur une approche intégrée. Compte tenu des incertitudes concernant le rôle des prédateurs de niveau trophique élevé dans leur environnement ainsi que l'importance de ces connaissances dans le contexte local, **l'objectif général de cette thèse est d'étudier les relations alimentaires entre les prédateurs apicaux de différents compartiments écologiques**. Au vu des connaissances disponibles et des besoins en connaissances locales, deux compartiments écologiques ont été privilégiés : épipélagique et démersal²⁸ profond avec comme point focal les espèces ciblées ou en interaction avec la petite pêche artisanale. Une approche intégrative d'analyse à différentes échelles (communauté, espèce, individus) a été adoptée afin de décrire les niches trophiques des prédateurs apicaux, développée au travers de trois problématiques :

1- De quelles sources de matière organique dépendent les espèces étudiées ?

La détermination des sources de matière organique alimentant un compartiment écologique permet de mieux définir la dépendance de celui-ci à divers habitats. Cette dépendance peut cependant être indirecte en raison de la mobilité à la fois des proies et des prédateurs. Sans permettre d'élucider de manière exhaustive la question de l'utilisation de l'habitat, cette approche permettra de compléter des indices issus d'observations directes. Autour de l'atoll de Palmyra, l'espèce de requin la plus abondante se nourrit d'espèces pélagiques et serait donc moins structurante pour le récif qu'une autre espèce moins abondante (McCauley *et al.* 2006).

²⁷**Groupe fonctionnel** : rassemblement d'espèces assurant des fonctions similaires au sein de l'écosystème du fait de leur niche écologique proche.

²⁸**Démersal** : organisme dépendant du substrat sans vivre de façon permanente proche du fond.

Cette observation met en exergue l'importance de la compréhension des liens trophique en plus de la biomasse pour évaluer l'importance d'une espèce dans son écosystème.

Deux sources principales de matière organique seront considérées dans ce travail : la matière organique en suspension issue de l'activité phytoplanctonique et la matière organique sédimentaire constituée majoritairement d'éléments détritiques, mais aussi d'une production primaire (macroalgues ou microalgues) en zone euphotique²⁹. La dépendance relative des prédateurs de niveau trophique élevé de surface à ces deux sources sera considérée comme un indicateur du caractère océanique ou côtier de ces espèces, tandis qu'elle sera considérée comme un indicateur du caractère pélagique ou benthique³⁰ des espèces démersales profondes.

2- Quels types d'interactions définissent les relations alimentaires entre ces espèces ?

La détermination des relations interspécifiques entre prédateurs de niveau trophique élevé est primordiale pour mieux cerner le fonctionnement des écosystèmes. En effet ces relations peuvent, dans certains cas, expliquer les répartitions spatiales de prédateurs de niveau trophique élevé. A Hawaï par exemple, deux espèces de requins à l'alimentation très similaire se retrouvent dans des zones géographiques distinctes, appuyant l'hypothèse d'une exclusion compétitive (Papastamatiou *et al.* 2006). La compétition entre espèces nécessite deux conditions : qu'elles aient des niches trophiques chevauchantes et que les ressources soient limitantes. De plus, bien qu'ayant peu de prédateurs au stade adulte, les liens de prédation peuvent lier deux espèces prédatrices, notamment par la consommation de juvéniles. Enfin, deux espèces peuvent présenter des alimentations différentes, phénomène appelé ségrégation ou partition trophique. Ces partitions trophiques peuvent résulter d'alimentations totalement indépendantes ou être issues de mécanismes d'évitement de la compétition.

3- Quels sont les facteurs influençant l'écologie trophique des espèces étudiées ?

Le concept de niche trophique étant dynamique, le régime alimentaire d'une espèce n'est pas fixe. L'âge (lié à la taille), le genre, le stade reproducteur (en cours de reproduction, de ponte etc.), le lieu (aspects géographiques à différentes échelles), la profondeur, l'année (liée aux cycles climatiques type El Niño), la saison, l'heure, la distance à la côte (liste non exhaustive), sont autant d'exemples de paramètres pouvant affecter le comportement de recherche alimentaire des prédateurs de niveau trophique élevé. L'identification des paramètres

²⁹**Zone euphotique** : couche où l'intensité lumineuse est suffisamment forte pour permettre la photosynthèse. Elle correspond généralement aux 100 premiers mètres en eaux claires.

³⁰**Benthique** : organisme dépendant du substrat de façon permanente.

influençant les stratégies alimentaires des organismes est donc une étape cruciale pour leur prise en compte dans les stratégies de gestion.

Les chapitres II et III de cette première partie permettront de décrire le contexte géographique de l'île de La Réunion, le cortège d'espèces étudiées, ainsi que les méthodes utilisées.

La seconde partie permettra d'explorer l'écologie trophique des espèces étudiées à travers quatre chapitres correspondant à des manuscrits préparés dans l'objectif d'être publiés dans des revues scientifiques internationales. Le chapitre IV présente les résultats obtenus concernant l'alimentation des requins tigre et bouledogue, étudiée à l'échelle populationnelle, inter-individuelle et intra-individuelle. Ce chapitre a été accepté dans le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* et est actuellement en cours d'édition (DOI : 10.1139/cjfas-2016-0105). Le chapitre V regroupe des données obtenues sur l'ensemble des huit espèces épipélagiques étudiées et est en cours de préparation pour une soumission prochainement. Le chapitre VI permet une première description de l'écologie trophique d'espèces qualifiées dans cette étude de profondes, capturées entre 100 m et 600 m de fond le long des pentes de La Réunion. Les données présentées dans ce chapitre sont en révision dans la revue *Fisheries Research*. Enfin, le chapitre VII présente une comparaison des facteurs influençant les régimes alimentaires des espèces de surface et des espèces profondes autour de La Réunion. Ce manuscrit fait l'objet d'une publication dans le *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* (volume 14 de décembre 2015)³¹.

La dernière partie constitue une discussion générale développée en trois chapitres. Le chapitre VIII synthétise l'ensemble des résultats présentés dans la deuxième partie. Le chapitre IX permettra d'intégrer les données récoltées au cours de cette étude dans le cadre d'une approche plus générale sur le fonctionnement des écosystèmes marins autour de La Réunion. Dans un premier temps cela consistera à la construction du panorama général de la structure isotopique des écosystèmes marins autour de La Réunion en rassemblant des données issues d'un ensemble d'études, dont celle-ci. Dans un deuxième temps, les données récoltées sur les contenus stomacaux des seize espèces de prédateurs de niveau trophique élevé considérées dans la deuxième partie permettront la construction de deux réseaux dont une première analyse

³¹ Ce journal ayant connu des retards dans la production pendant quelques temps, l'année de publication (2015) est antérieure à celle de soumission (2016).

topologique sera proposée. Enfin, le chapitre X s'attachera à rassembler quelques pistes de perspectives afin d'orienter de futures recherches.

Chapitre II Evolution des territoires de pêche à La Réunion

Homme libre, toujours tu chériras la mer !
C. Baudelaire

En tant que territoire insulaire, La Réunion est très dépendante de ses ressources marines. La pêche participe à l'émergence d'un sentiment d'appartenance et d'appropriation chez les personnes qui la pratiquent. Les pêcheurs sont ainsi très attachés à leur territoire dont la connaissance détermine leur subsistance. Cependant les pressions démographiques et technologiques qui se sont exercées sur l'île en une génération ont induit des bouleversements dans la structuration de l'espace halieutique de l'île. Ce document propose de se pencher sur les problématiques suivantes : quelles sont les évolutions historiques des territoires de pêche ? Quelle est la situation actuelle de la filière pêche ? La position de la filière traditionnelle au sein de l'ensemble des activités de pêche de l'île sera définie dans un premier temps, puis un panorama des diverses mesures de gestion de ce segment traditionnel sera décrit dans un second temps.

1. Une activité de pêche influencée par les contraintes climatiques

1.1. La Réunion : La France et l'Europe dans l'océan Indien

Avec des territoires éparpillés dans tous les océans de la planète, la France possède la deuxième plus grande zone économique exclusive³² (ZEE) derrière les Etats-Unis et devant l'Australie. L'océan Indien concentre plus d'un quart (26,1 %, 2,6 millions de km²) de la superficie maritime française, qui se partage entre les districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF - archipels de Crozet, Kerguelen et Amsterdam ainsi que les îles Éparses) et les deux départements que sont Mayotte et La Réunion (Figure II.1). En raison de son histoire commerciale, c'est à La Réunion que se concentre la plus grande partie des administrations et infrastructures relatives à la gestion et à l'exploitation des espaces maritimes français de l'océan Indien, notamment concernant les activités de pêche. L'influence de La Réunion s'étend ainsi au-delà de ses eaux côtières, à tout le sud-ouest de l'océan Indien, jusqu'au 50^{ème} parallèle.

La pêche (tous types confondus) représente donc une activité économique majeure pour La Réunion. Elle se situe en seconde place, en termes d'exportations, après la canne à sucre³³. Les

³² Une zone économique exclusive correspond au territoire maritime d'un Etat côtier sur lequel il exerce des droits souverains en termes d'exploration et d'exploitation, s'étendant à 200 miles nautiques (~360 km) de ses côtes.

³³ Préparation des programmes européens 2014-2020 à La Réunion – profil économique. Rapport Préfecture, Région et Conseil général

territoires de pêche administrés par La Réunion sont cependant très morcelés, dispersés, isolés et diversifiés, contraignant ainsi la filière à se subdiviser en segments distincts.

1.2. Des segments de pêche déterminés par leurs rayons d'action

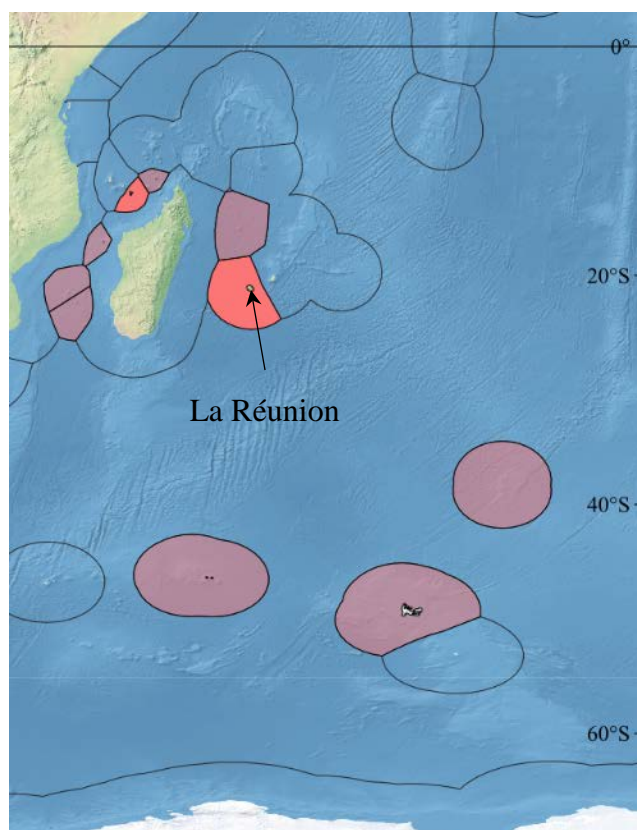


Figure II.1 : Carte du sud-ouest de l'Océan Indien représentant les zones économiques exclusives françaises (en couleur) ainsi que les limites de ces zones pour les pays de la zone. Les zones claires correspondent aux Terres australes et antarctiques françaises tandis que les zones plus foncées correspondent aux départements d'outre-mer.

La difficile adéquation entre le dimensionnement des bateaux, susceptibles d'accéder à des zones de pêche éloignées, et la relative pauvreté en poisson des eaux territoriales de La Réunion³⁴ nécessite une subdivision de la flotte réunionnaise professionnelle en trois « segments » en fonction de leur rayon d'action : la grande pêche industrielle, la pêche palangrière, apparentée à un secteur semi-industriel, et la petite pêche traditionnelle.

1.2.1. La grande pêche industrielle

La grande pêche se compose de huit grands navires congélateurs basés au port de la Pointe des Galets, principal port de pêche de l'île (>50 mètres), effectuant des marées de plus de 20 jours. Cette filière est née dès les années 1950 avec le début de l'exploitation de la légine (*Dissostichus eleginoides*) et de la langouste australe (*Jasus paulensis*) autour des archipels de Crozet, Amsterdam et Kerguelen, mais il faudra attendre le milieu des années 2000 pour voir naître le développement d'une pêche thonière dans la partie équatoriale de l'océan Indien avec des armements réunionnais (Grollier 2012). L'implantation de cette pêche industrielle sur le territoire réunionnais se traduit par la présence d'usines de

http://www.reunioneurope.org/DOCS/2014-2020/2014_2020_AMO_Profil_economique.pdf

³⁴Les eaux territoriales ou mer territoriale est la partie de mer côtière sur laquelle s'étend la souveraineté d'un État côtier. Sa largeur maximale est fixée à 12 milles marins (22,2 km).

conditionnement, pourvoyeuses d'emplois, et des sièges administratifs des différents armateurs. Cependant, les ressources ainsi ciblées ayant une très forte valeur ajoutée à l'export, elles n'alimentent pas le marché réunionnais.

1.2.2. La pêche palangrière

La pêche palangrière désigne une technique de pêche utilisée par 38 navires d'une quinzaine de mètres effectuant des marées de moins de 20 jours, ce qui leur permet d'exploiter des zones dans un rayon d'à peu près 1000 km des côtes réunionnaises, dans les eaux internationales, les ZEE françaises (Réunion, Mayotte, Iles Eparses), ou celles des pays voisins (Maurice, Madagascar) dans le cadre d'accord de pêche (Figure II.1, SIH 2014). Apparue au début des années 1990, cette filière, ciblant principalement l'espadon, divise sa production (~3 000 tonnes par an, SIH 2014) entre export et approvisionnement du marché réunionnais (Méralli-Ballou 2007).

1.2.3. La petite pêche traditionnelle

La pêche traditionnelle concerne les petites embarcations effectuant des sorties journalières dans la zone des 12 milles nautiques (eaux territoriales). Celles-ci se distinguent en deux catégories : les barques (ou canots) d'une longueur moyenne de 5,50 m, en bois ou en polyester, pouvant être hissées sur des calles de hallage et les vedettes pontées munies d'une cabine et d'une motorisation souvent plus importante. Composée de 233 embarcations armées par 340 marins professionnels en 2014, la pêche traditionnelle se définit par la petite taille des entreprises qui la composent (84% d'armateurs individuels) et par leur grande polyvalence en termes de diversité de techniques de pêche (61% des pêcheurs pratiquent 3 techniques de pêche ou plus) qui tranche avec la spécialisation des grands navires décrits précédemment (SIH 2014). Ce segment de la pêche professionnelle présente des rendements annuels moyens aux alentours de 800 tonnes de produits frais, qui alimentent quasi-exclusivement le marché local.

Dans ces mêmes catégories d'embarcations, s'ajoute au secteur professionnel une forte activité plaisancière informelle qui compose jusqu'à 80% de la flotte (~800 navires), dont la production totale estimée est du même ordre de grandeur que celle des professionnels (Biais & Taquet 1992; Tessier & Poisson 1997; Guyomard *et al.* 2012). La pêche plaisancière est donc une composante importante de la flotte traditionnelle qui rentre parfois en compétition directe avec les professionnels en vendant leurs prises, tout en s'affranchissant des charges fiscales et sociales (Biais & Taquet 1992; Guyomard *et al.* 2012). Par ailleurs, le segment traditionnel réunionnais se caractérise par une grande perméabilité entre les filières professionnelle et

plaisancière, les pêcheurs changeant de statut en fonction de la conjoncture de la filière par effet d'opportunisme (cours du carburant, prix des licences, aides financières ponctuelles, etc.) (D. Guyomard, com.pers.).

L'ensemble du secteur de la pêche, tous segments confondus, emploie environ 1200 personnes à La Réunion (armateurs, marins, usine de transformation, sièges administratifs) et affiche des recettes issues de l'exportation s'élevant à 58 millions d'euros en 2010³⁵. Malgré cela, la balance commerciale des produits de la pêche est négative en raison des importations considérables de produits destinés à la consommation locale (62 millions d'euros en 2010, SIH 2014).

1.3. Une île, deux visages climatiques contrastés

Située dans le sud-ouest de l'océan Indien, à 690 km à l'est des côtes malgaches et à 200 km au nord du tropique du Capricorne (21°06 de latitude Sud et 55°33 de longitude Est), l'île de La Réunion fait partie, avec Rodrigue et Maurice, de l'archipel des Mascareignes. Jeune île volcanique (3,5 millions d'années), La Réunion présente une topographie générale très conique culminant à 3 070m au Piton des Neiges et de plus de 7 km du plancher océanique. Les dénivelés importants persistent sous la surface de la mer avec un plateau insulaire n'excédant pas 5 km de large bordant un littoral quasi circulaire de 215 km n'offrant que très peu d'abris naturels. Ce manque d'abris naturels accentue la dépendance des activités nautiques aux conditions climatiques décrites dans cette partie.

1.3.1. Pluviométrie, température et courantologie

Le climat général de l'île de La Réunion est tropical humide, marqué par deux saisons aux conditions de température distinctes et caractérisées par une grande variabilité spatio-temporelle des précipitations. Les variations de température de la surface de la mer suivent aussi cette dichotomie saisonnière avec l'hiver austral de mai à octobre caractérisé par des températures moyennes de 24°C et l'été austral, de novembre à avril, caractérisé par des températures moyennes de 28°C (Conand *et al.* 2007). L'ensemble du bassin océanique étant également plus chaud durant l'été austral, c'est durant cette période que se forme la plus grande partie des dépressions tropicales, pouvant atteindre le stade de cyclones (Rao, Molinari & Festa

³⁵Rapport du Parlement Européen
[http://www.europarl.europa.eu/RegData/etudes/IDAN/2015/563396/IPOL_IDA\(2015\)563396_FR.pdf](http://www.europarl.europa.eu/RegData/etudes/IDAN/2015/563396/IPOL_IDA(2015)563396_FR.pdf)

1989). La pluviométrie intense liée à ces évènements épisodiques contribue de manière importante aux stocks hydriques de l'île et lui vaut la détention de presque tous les records mondiaux de précipitation entre 9 h et 15 jours³⁶. Les caractéristiques géologiques de l'île avec des reliefs importants au centre de l'île provoquent une nette dissymétrie du régime pluviométrique (Figure II.2) impliquant une distinction entre le versant oriental, humide, et le versant occidental, plus sec, permettant le développement d'un récif corallien discontinu de type frangeant (Fèvre 2005). Baignée par le courant sud équatorial, la circulation générale des eaux autour de La Réunion suit un flux dominant est-ouest tandis qu'aux abords directs du littoral les courants à petite échelle sont majoritairement parallèles à la côte (Pous *et al.* 2014). Durant l'hiver austral, l'intensification du courant Sud équatorial provoque une distinction entre la côte est qui reçoit un courant puissant et la côte ouest où se forment des perturbations hydrologiques (Pous *et al.* 2014).

1.3.2. Vents et houles

Les alizés d'est constituent le régime principal des vents et conditionnent l'orientation majoritaire de la houle. L'orientation des alizés, d'intensité maximale en hiver austral, évolue légèrement : de secteur sud/sud-est durant l'hiver ils s'affaiblissent en passant secteur est/sud-est en été (Figure II.2). Les houles d'alizés sont donc les plus fréquentes (autour de 300 jours par an), présentant une amplitude rarement supérieure à 2 m et une période allant de 3 à 6 s. Provenant du secteur sud sous influence des grandes dépressions localisées aux alentours du 50° parallèle sud, les houles australes représentent également un régime courant durant l'hiver (mai – octobre) (Figure II.2). Ces houles australes sont caractérisées par une longue fréquence (12 à 20 s) et une forte amplitude (3 à 6 m) les rendant particulièrement puissantes, pouvant influencer le littoral jusqu'à des profondeurs de 100 m (Piton & Taquet 1992). L'été austral (novembre – avril) est marqué par un affaiblissement du régime d'alizés, ponctué par des évènements climatiques violents de courte durée durant lesquels aucune activité de pêche n'a lieu : les cyclones.

³⁶ Liste des records de précipitations : www.nws.noaa.gov/oh/hdsc/record_precip/record_precip_world.html

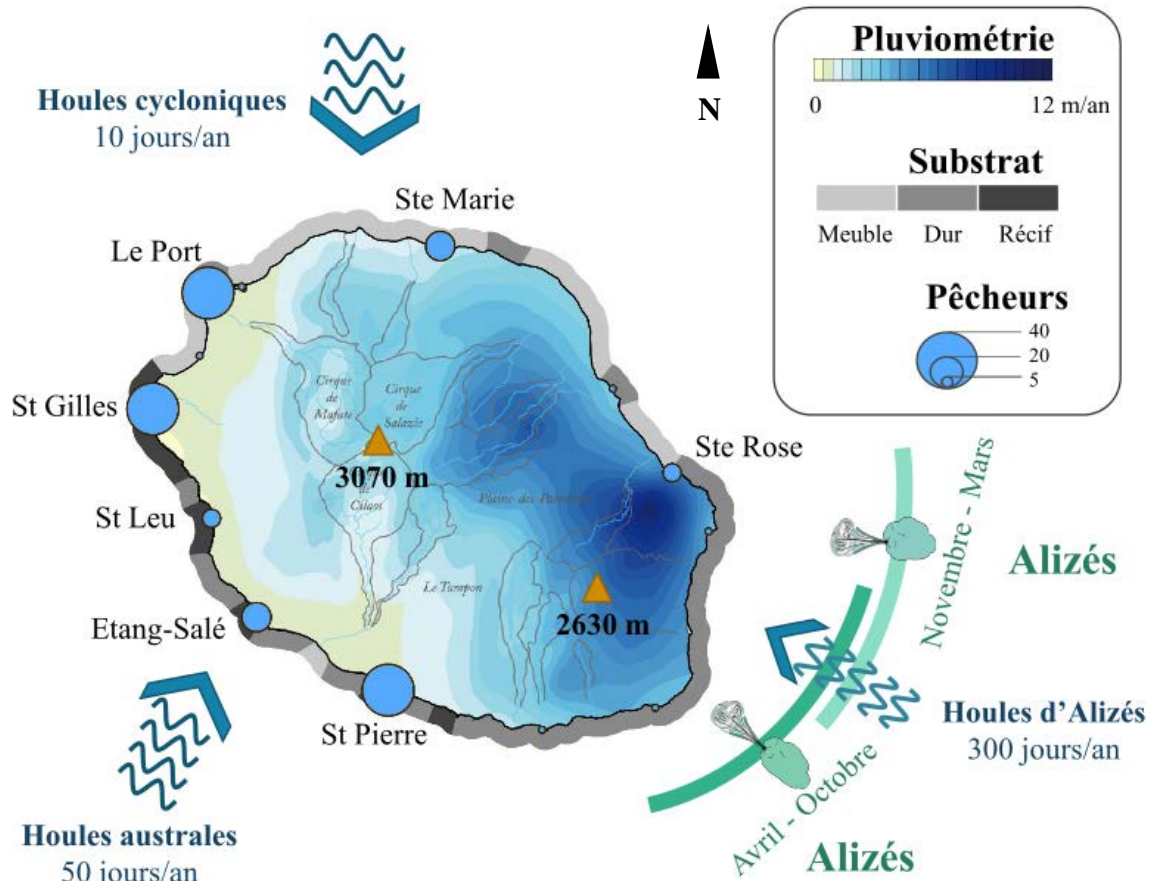


Figure II.2 : Schéma représentant les caractéristiques climatiques principales de l'île de La Réunion : les points culminants de l'île, la pluviométrie annuelle moyenne sur la période 1981-2010 (source : Météo France), les directions saisonnières des vents principaux, direction et fréquence des houles (source : Piton & Taquet 1992) ainsi que le nombre de pêcheurs professionnels par port (le nom des ports abritant au minimum 10 pêcheurs professionnels sont indiqués, source : SIH 2014). Les épiphénomènes anémométriques cycloniques n'ont pas été représentés car trop variables dans leur orientation, intensité et fréquence.

1.3.3. Faciès géomorphologiques et biocénoses associées

Le littoral réunionnais peut-être subdivisé en trois grandes catégories de faciès géomorphologiques associés à des communautés ichthyologiques distinctes. Les côtes à substrats meubles, formés de sable ou de galets basaltiques dominant les parties nord et nord-est de l'île, sont caractérisées par une forte turbidité, une faible rugosité (*i.e.* structure tridimensionnelle) et une faible énergie de houle (Guennoc *et al.* 2008; Pinault *et al.* 2013). Ces côtes meubles sont l'habitat d'espèces de poissons piscivores et carnivores nocturnes à fécondité restreinte investissant dans la survie des jeunes (stratégie K) (Pinault *et al.* 2012). La partie sud de l'île présente des côtes rocheuses constituées de falaises abruptes et de blocs basaltiques soumis à de fortes houles et colonisés par des espèces planctonophages et carnivores diurnes (Guennoc *et al.* 2008; Pinault *et al.* 2012). Enfin, la faible pluviométrie dans l'ouest de l'île permet le développement de récifs coralliens, présentant une forte rugosité et abritant des familles de poissons herbivores et brouteurs d'invertébrés sessiles avec des familles telles que

les Pomacentridae, Acanthuridae et Chaetodontidae (Pinault *et al.* 2013). La Réunion étant de taille relativement restreinte, les différences entre peuplements ichthyologiques exposées ci-dessus sont atténuées par la présence d'espèces ubiquistes opportunistes présentes sur l'ensemble du littoral (Pinault *et al.* 2013). Outre cette analyse basée sur des données de présence/absence, très peu d'études ont quantifié la biomasse en poissons sur les différents habitats non récifaux. Les suivis au sein de la réserve marine reportent une biomasse moyenne de 63,5 g.m² (Bigot *et al.* 2015), tandis que celle-ci peut atteindre 487 g.m² sur les affleurements basaltiques profonds de la baie de la Possession (Pinault *et al.* 2013).

1.3.4. Activités maritimes concentrées dans l'ouest de l'île

La jeunesse de l'île limite le nombre d'abris naturels formés par les phénomènes d'érosion et conditionne la structuration des activités nautiques par des facteurs climatiques présentant une forte disparité spatiale (côte est au vent et côte ouest sous le vent) et temporelle (variations saisonnières du régime d'alizés). L'activité de petite pêche traditionnelle est donc soumise à ces variations en particulier en ce qui concerne les zones d'activités, concentrées dans l'ouest. En effet en 2014, 83% des 169 navires professionnels référencés exploitaient les ports de la côte ouest dont les trois principaux sont Le Port, Saint Gilles et Saint Pierre (SIH 2014, Figure II.2). L'activité de pêche présente aussi une légère saisonnalité avec une baisse d'activité durant l'hiver austral (juillet-août) (SIH 2014). L'été austral étant une période globalement calme (intensité des houles et des Alizés relativement réduites), à l'exception des quelques épiphénomènes violents, c'est donc durant cette saison (saison cyclonique) que l'activité de pêche artisanale est maximale (SIH 2014).

Du fait des pentes abruptes de l'île, la profondeur augmente rapidement en allant vers le large, réduisant les fonds exploitables à une étroite bande côtière. L'effort de pêche traditionnelle réunionnaise est historiquement tourné vers la zone récifale de la côte ouest en raison de son accessibilité et de sa concentration originelle en poissons, exploitant des espèces démersales (proches du fond) peu profondes à l'aide de petites embarcations à rames. Ce secteur artisanal a tout d'abord vu sa production augmenter à partir des années 1960, grâce à la motorisation croissante de la flotte (Bertrand 1985), permettant l'extension des zones de pêche autour du littoral et vers le large (Figures II.3 et II.4). Cependant l'accroissement rapide de la population sur l'île depuis les années 1980 et, parallèlement, de l'effort de pêche a conduit à une diminution inquiétante des stocks de poissons récifaux (voir catégorie « démersaux » sur la Figure II.3). Les mesures de gestion successives ont donc eu pour objectif commun un

redéploiement de l'effort de pêche en dehors des zones récifales. Ces mesures de gestion visant à aider la filière pêche comprennent : la mise en place d'un parc de DCP à partir de 1988 (Biais & Taquet 1992), l'immersion de récifs artificiels (RA) à partir de 1995 (Turquet *et al.* 1998), la démocratisation des moulinets électriques à partir de 2000 (Roos, Tessier & Taquet 2001) et la création d'aires marines où la pêche est réglementée à partir de 2007 (Décret n°2007-236) (Figures II.3 et II.4).

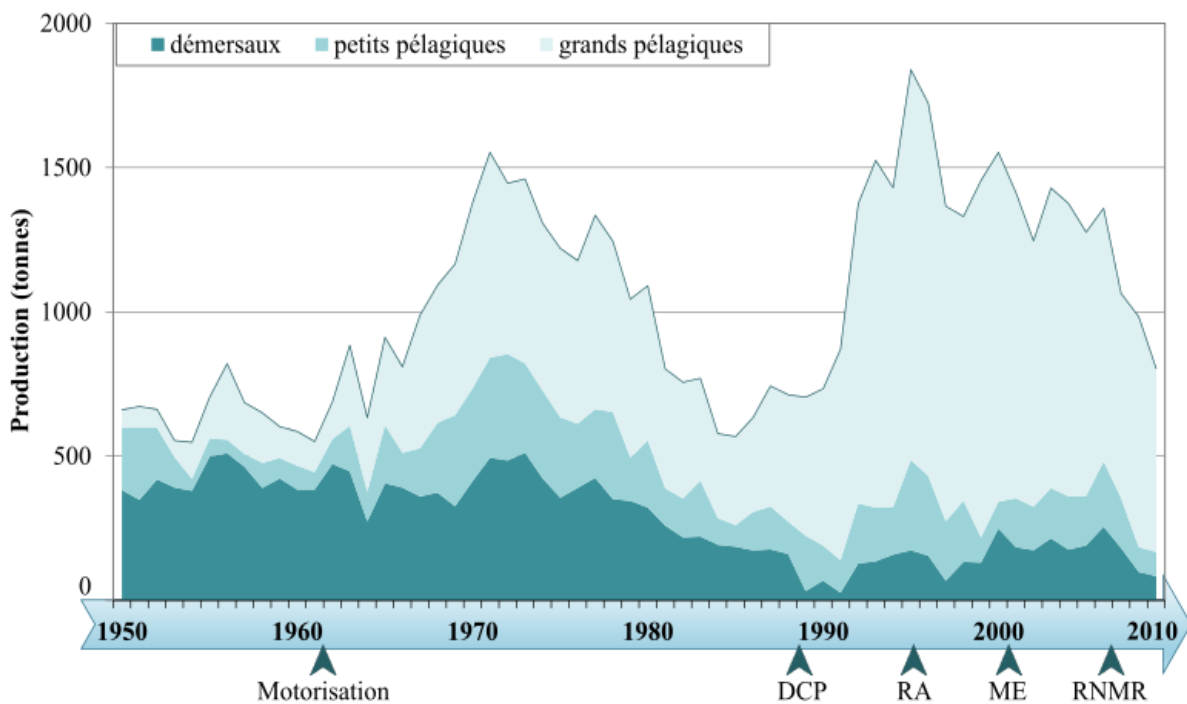


Figure II.3_: Evolution des captures de la petite pêche traditionnelle dans les eaux territoriales de La Réunion. Les chevrons marquent les débuts de diverses mesures de gestion des pêches. DCP : dispositif de concentration de poisson ; RA : récif artificiel ; ME : moulinet électrique ; RNMR : réserve naturelle marine de La Réunion. Sources : reconstruction des captures totales de la pêche traditionnelle : Le Manach *et al.* 2015 ; proportion relative de chaque catégorie de prise : Biais & Taquet 1992, Tessier & Poisson 1997, SIH 2014.

2. Panorama des mesures de gestion de la petite pêche réunionnaise

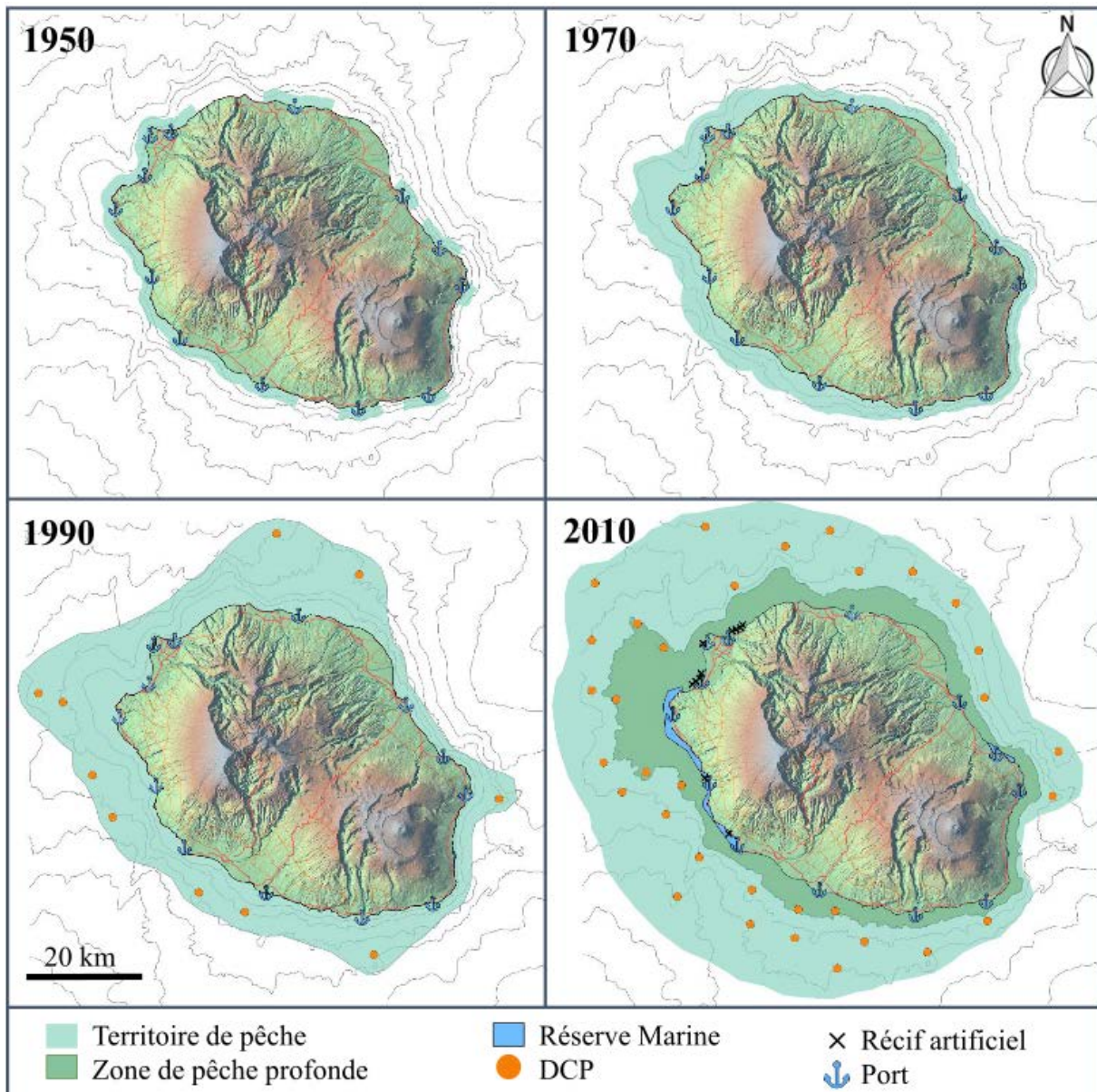


Figure II.4 : Evolution des territoires de pêche autour de La Réunion depuis 1950 en lien avec les différentes mesures de gestion mises en place. Les zones de pêche profonde sont limitées par l'isobathe 600 m et correspondent aux zones accessibles à l'aide de moulinets électriques.

2.1. Les Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP), piliers de la petite pêche traditionnelle

Ces DCP sont des structures artificielles flottantes ou ancrées autour desquelles s'agrègent naturellement les poissons (notamment les grands pélagiques, Figure II.5). Bien que ce comportement agrégatif soulève encore des questionnements scientifiques (Fréon & Dagorn

2000; Castro, Santiago & Santana-ortega 2002; Soria *et al.* 2009), les DCP ancrés sont reconnus depuis l'Antiquité comme des outils efficaces pour améliorer le rendement des petites pêches côtières. L'aménagement de ces dispositifs autour de La Réunion a permis de redynamiser la filière en changeant profondément l'organisation économique et sociale de la pêche artisanale réunionnaise.

2.1.1. La « révolution DCP » à La Réunion

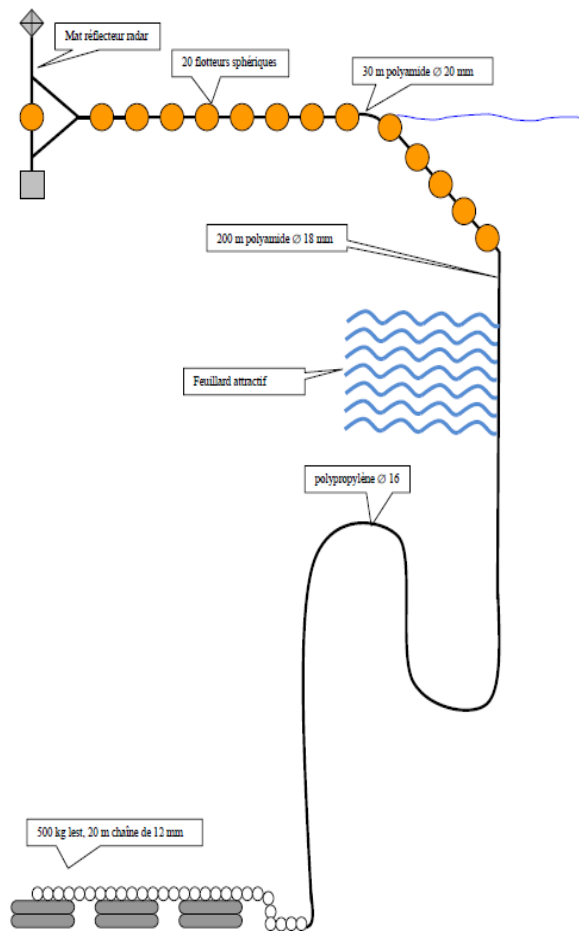


Figure II.5 : Schéma d'un DCP utilisé à La Réunion (Guyomard *et al.* 2012).

À La Réunion, les DCP côtiers ancrés ont été introduit à partir de 1988 par l'IFREMER, (Biais & Taquet 1992) grâce aux financements des collectivités locales (Instrument Financier d'Orientation de la Pêche -IFOP et contreparties étatiques et régionales). L'accroissement de l'accessibilité des ressources pélagiques autour de ces structures a permis de pallier aux difficultés liées au caractère erratique de l'exploitation de ces espèces très mobiles, ce qui s'est rapidement traduit par une augmentation des prises de grands pélagiques : +340% en 8 ans (Rey-Valette, Cillaurren & David 2000) (Figure II.3). L'implantation de ces structures autour de l'île a permis une redynamisation de la filière se traduisant par une progression du nombre de marins inscrits : de 350 en 1988 à 450 en 1994 (Rey-Valette, Cillaurren & David 2000).

2.1.2. Crise conjoncturelle de 1994

Cependant cette « révolution DCP » a profondément modifié le profil de la petite pêche. En effet, le changement du mode d'exploitation lié à de nouveaux investissements induits par l'augmentation à court terme des revenus (+157% d'excédent brut d'exploitation pour les unités utilisant des vedettes, Detolle 1998) a conduit à une progression des charges d'exploitation à moyen terme (liées à l'augmentation de la puissance motrice des embarcations). Parallèlement,

l'augmentation rapide de la production a provoqué une baisse significative des prix à la vente, conduisant à une rupture de la dynamique positive des DCP en 1994 (Rey-Valette, Cillaurren & David 2000). Ces mêmes auteurs considèrent cette crise comme en partie positive puisqu'elle a débouché sur un renforcement général de la filière grâce à une réorganisation du mode de gouvernance, impliquant les pêcheurs depuis la fabrication des engins, jusqu'à la pose, l'entretien ou encore la recherche d'améliorations techniques des structures (ce qui a valu au CRPMEM le Prix du meilleur projet Europe en 2004, Guyomard *et al.* 2012).

2.1.3. Défis actuels

Les DCP constituent l'aménagement le plus important pour la petite pêche réunionnaise, utilisés par 78% des pêcheurs (Guyomard *et al.* 2012) et contribuant à 90% des captures de thons jaunes *Thunnus albacares* (Guyomard *et al.* 2015). D'une durée de vie moyenne de 14 mois, ces dispositifs souffrent cependant d'un manque de renouvellement, notamment à cause de la hausse rapide du prix des matériaux (chaque dispositif coûte environ 1 800 €) (Guyomard *et al.* 2012). Actuellement, le parc se compose ainsi de 23 DCP fonctionnels sur les 33 emplacements historiques (<http://crpmem.re/024-dcp> consulté le 05/07/2016, Figure II.4). De plus, 51% des 103 pêcheurs professionnels enquêtés indiquent être confrontés à des conflits d'usage, notamment avec des plaisanciers (non-respect de l'interdiction de pêche sur DCP en semaine, vente illicite de leurs prises) (Guyomard *et al.* 2012). Enfin, l'évolution des catégories maritimes, avec la suppression des 4^{èmes} catégories « élargies » à 8, 12 et 15 milles, débouche sur une inadéquation entre la réglementation et le positionnement des DCP. Par exemple le DCP de Sainte-Rose est placé à 6,3 milles de la côte tandis que tous les navires professionnels de ce port sont limités à 5 milles (4^{ème} catégorie stricte).

Le parc de DCP vise l'exploitation d'espèces très mobiles (pélagiques) ne formant pas de stocks sédentaires, ce qui induit une forte irrégularité des captures (saisonniers, inter annuelles, Figure II.3). En raison de conditions de mer difficiles à certaines périodes, ce phénomène a poussé les pêcheurs professionnels et les décideurs locaux à rechercher d'autres ressources et modes d'exploitation permettant de diversifier l'activité, afin de maintenir la production durant les périodes creuses (Figure II.4).

2.2. Les moulinets électriques, boîte de Pandore ?

2.2.1. Développement rapide de la technique

L'exploitation manuelle des ressources démersales profondes (> 100m) étant laborieuse, il a fallu attendre l'évolution des barques traditionnelles en bois vers des vedettes équipées de moteurs relativement puissants pour permettre l'usage de moulinets électriques facilitant grandement le filage et le virage (descente et remontée de la ligne) sur des fonds entre 200 et 600 m (Figure II.4). Jusqu'à la fin des années 1990, l'irrégularité des captures commercialement intéressantes (espèces, poids) rend ce métier hasardeux et incite peu de réunionnais à le pratiquer comme activité professionnelle principale. Une campagne de prospection réalisée en 2000 a montré l'existence de stocks d'espèces comme le zambas (*Eumegistus illustris*) et le vivaneau-la-flamme (*Etelis coruscans*) ayant une forte valeur commerciale (Roos, Tessier & Taquet 2001). La mise en place de subventions pour l'achat de moulinets électriques par la Commission Régionale des Pêches et Aquacultures Marines (COREPAM) a permis une démocratisation rapide de cette nouvelle méthode de pêche auprès des professionnels. Considérées comme marginales en 2000, les captures de démersaux profonds s'élèvent rapidement jusqu'à 97,5 tonnes en 2006 (Fleury *et al.* 2012). La composition des prises issues de cette technique de pêche se caractérise par de nombreuses captures accessoires (78% des prises non commercialisées, Fleury *et al.* 2012). Ces prises accessoires se composent quasi exclusivement de deux espèces de petits requins (*Squalus megalops* et *Centrophorus moluccensis*), commercialisées dans d'autres régions du globe (faisant partie des captures de chalut profond).

2.2.2. Jusqu'à la surexploitation

Les caractéristiques biologiques des espèces ciblées par cette technique rendent le stock profond extrêmement vulnérable (Fry *et al.* 2006). En effet, la maturité tardive, la faible fécondité et la croissance lente de ces espèces rendent leur temps de renouvellement très long. A La Réunion, la faible productivité des ressources démersales est masquée par la diversité des espèces capturées (Biais & Taquet 1992). En 2011 une nouvelle campagne de prospection met en exergue la mauvaise santé de ces stocks (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). Ainsi, les espèces les plus abondantes en 2000 (zambas et vivaneau-la-flamme, représentant 64% des captures d'espèces commerciales) n'ont presque plus été rencontrées en 2011 (où ils ne représentent que 6% des captures). De plus, la taille des captures a baissé de manière générale conduisant à une baisse de 94% du rendement (3,48 kg/filage en 2000 contre 0,26 kg/filage en 2011, Fleury *et*

al. 2011). La baisse spectaculaire des rendements et des tailles des individus sont des marqueurs d'un état de surexploitation.

Actuellement, l'IFREMER mène des recherches afin de lever les incertitudes sur la biologie de ces espèces très peu connues. L'amélioration des connaissances sur des paramètres clés de la biologie de ces espèces pour la mise en place de mesure de gestion : taille à maturité, vitesse de croissance, régime alimentaire, vérification de la présence d'espèces cryptiques (très proche morphologiquement) qui constitueraient des stocks distincts, permettra l'affinement des propositions de gestion de ces stocks profonds (Roos *et al.* 2015).

2.3. Association de récifs artificiels et d'aires marines protégées, les premiers pas

Parmi les mesures de gestion des zones récifales les plus proches du littoral, l'association d'aires marines protégées et de récifs artificiels (RA) offre des perspectives attrayantes, à la fois en termes de rentabilité de la petite pêche et de conservation des écosystèmes. Bien que très développées dans certains endroits du globe (notamment en Asie), ces mesures sont très récentes à La Réunion et leurs effets sur la filière pêche ne se font pas encore sentir. De plus, bien que ces allégations ne soient pas soutenues par la communauté scientifique, ces mesures sont pointées du doigt par certaines associations qui les considèrent comme des facteurs ayant pu favoriser les attaques de requins qui secouent l'île depuis 2011.

2.3.1. Les récifs artificiels (RA)

Un RA est défini comme une « structure volontairement immergée pour imiter certaines fonctions d'un récif naturel comme la protection, la régénération, la concentration et/ou l'augmentation des ressources vivantes » (Fabi, Scarcella & Spagnolo 2015). Cette définition englobe donc un grand nombre de fonctions telles que la protection du littoral, la protection d'habitats contre le chalutage, l'attraction touristique ou encore la production halieutique. C'est cette dernière fonction qui a motivé l'implantation progressive de 13 structures expérimentales au niveau des zones sableuses du littoral Ouest à partir de 1995 à La Réunion (Arrêté Préfectoral n°12-991/SG/DRCTCV du 11 juillet 2012, Figure II.4).

Des structures de petite taille (pour garantir la réversibilité des opérations, Figure II.6) ont ainsi été immergées à partir de 1995 (Turquet *et al.* 1998) afin d'expérimenter les opportunités offertes par ces outils dans le contexte réunionnais (plateau insulaire étroit, fortes contraintes



Figure II.6 : Photographie d'un récif artificiel de type tripode construit avec des poteaux EDF usagés. Photo : David Guyomard CRPMEM.

météorologiques et océaniques). Ces structures ont fait l'objet de nombreux rapports scientifiques et de trois thèses (Tessier 2005; Mablouké 2013; Pinault 2013).

Si l'objectif affiché lors des phases préliminaires était avant tout le soutien de la petite pêche professionnelle côtière, l'ensemble des expériences menées a fourni des résultats d'évaluation assez similaires, faisant mention de réels atouts. La création d'habitats artificiels en zones peu productives a notamment permis

l'installation et la croissance de fortes densités de poissons démersaux d'intérêt halieutique, comme le Ti'jaune (*Lutjanus kasmira*), qui représentait 41% des abondances et 24% des biomasses mesurées lors des suivis scientifiques des structures, à des stades de développement biologique précoces, extrêmement sensibles d'un point de vue écologique (prédation, mortalité naturelle, etc.) (Pinault 2013). Le fort potentiel attractif des structures sur certains petits poissons pélagiques a également été un atout considérable pour le développement de la filière "vifs", nécessaire à la pratique de la pêche autour des DCP (*i.e.* utilisation de poisson vivant pour attraper de grands prédateurs océaniques comme les marlins) (Tessier 2005; Potin 2009). La proportion élevée des espèces d'intérêt commercial et la grande part d'espèces démersales à haute valeur marchande étaient également des indicateurs de réussite de ces essais. Enfin, la très faible productivité des fonds de baie sableux, choisis pour l'installation des structures, la proximité des zones d'activité de petite pêche professionnelle et la relative protection offerte par l'effet de baie permettaient une exploitation optimale des structures tout au long de l'année (Pinault 2013).

Cependant, dans le contexte d'une vocation extractive des RA et en limitant leur objectif à leur exploitation halieutique directe, certaines contraintes avaient également été mises en évidence. La quasi absence de poissons démersaux adultes était à l'origine de productions nettes très faibles ($0,16 \text{ kg.m}^{-3}.\text{an}^{-1}$) de biomasse exploitable de ces espèces à forte valeur ajoutée (Tessier 2005). Le prix élevé de l'immersion des récifs (15 000 à 35 000 €par RA) et la faible longévité de certaines structures représentaient également deux importantes contraintes qui contribuaient largement aux difficultés rencontrées lors de la rentabilisation des structures

immergées (Pinault 2013). En outre, le manque de connaissance sur la dynamique des espèces ciblées ne permettait pas, lors des expérimentations, de comprendre les interactions milieux naturels/milieux artificiels en terme de transfert de biomasse, ni de déterminer si le bilan global du recrutement et de l'exportation d'individus permettait d'augmenter la biomasse globale de l'espèce. Il était alors impossible d'estimer la part de survie et la part de mouvement dans l'évolution des effectifs (Tessier 2005).

Les travaux de thèse réalisés ont permis d'envisager plusieurs scénarii d'aménagement, susceptibles de prendre le meilleur parti des atouts ciblés tout en limitant les contraintes observées. Il est ainsi apparu qu'une augmentation des profondeurs d'immersion, de la hauteur moyenne des structures et du rapport entre le périmètre de l'habitat et sa surface (effet de bord) augmenteraient significativement les densités, les biomasses les tailles et les poids individuels des poissons ciblés (Pinault 2013). En outre une duplication des structures sur de vastes surfaces (aménagement en villages de récifs artificiels), en respectant les distances et les corridors écologiques permettant une connectivité avec les habitats naturels environnants, augmenterait le rendement total des aménagements (Pinault 2013). Ces modèles théoriques devraient être mis en application lors de projets à venir d'aménagements de grande ampleur, notamment dans le cadre de mesures compensatoires de projets d'aménagement littoraux tel que la nouvelle route du littoral.

2.3.2. Réserves marines

Suite au constat unanime d'une importante diminution des populations d'espèces récifales et démersales côtières ainsi qu'une dégradation de l'habitat (Ribes 1978), des associations d'usagers (telles que Vie Océane et Animation du Port de Sainte-Rose) proposent la mise en place d'espaces réglementés sous forme de réserves marines au niveau du complexe récifal de La Saline (ouest) et de Sainte-Rose (est). Suite à un long processus de dialogue entre les parties prenantes ces demandes ont conduit à la mise en place progressive de deux réserves : la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (RNMR) à l'ouest en 2007 (Décret n°2007-236, Figure II.7) et la réserve de pêche de Sainte-Rose à l'est en 2010 (Arrêté préfectoral n°748 du 30 mars 2010). L'objectif général des réserves interdites à la pêche est d'y permettre la sédentarisation de populations de reproducteurs et ainsi un accroissement rapide de la biomasse en poissons qui alimentent alors les zones limitrophes, appelé effet « spillover ». Bien qu'issues de l'initiative d'associations d'usagers et de compromis d'acteurs, ces structures souffrent d'un manque d'acceptation sociale et le faible nombre de contrôles conduit au non-respect de leurs



Figure II.7 : Carte de la réserve naturelle marine de La Réunion délimitant les différentes zones et niveaux de protection associés.

réglementations, limitant leur efficacité. Le suivi réalisé par le CRPME en septembre 2015 au sein de la réserve de pêche de Sainte-Rose n'a ainsi pas démontré d'évolution significative par rapport à 2011 (Pinault & Garnier 2015). Dans le contexte de la crise requin, la RNMR est source de grandes controverses car elle concentre la majorité des attaques ainsi que l'unique zone balnéaire de l'île. Cette réserve est divisée en trois niveaux de protection : les niveaux 1 et 2 correspondent à une réglementation particulière de la pêche traditionnelle (800 cartes de pêche avec déclaration des captures) et professionnelle (limitation de certains engins en

pente externe) tandis que le niveau 3 correspond aux sanctuaires où aucune activité n'est autorisée (représentant 6 % de la surface totale de la RNMR, Figure II.7). La création de la RNMR est le fruit de 30 années de concertation dans un climat social et politique tendu marqué par de nombreux conflits entre différents acteurs (Figure II.8) témoignant d'une superposition complexe d'usages territoriaux (Thomassin 2011). Ces conflits entre chasseurs sous-marins, surfeurs, plongeurs, pêcheurs, opérateurs touristiques et protecteurs de l'environnement a conduit à un découpage très complexe du périmètre de la réserve (Figure II.7) limitant l'appropriation de cette structure par les usagers et rendant les contrôles plus difficiles. Le suivi scientifique réalisé au sein du périmètre de la RNMR démontre une augmentation de la biomasse et de la diversité en poissons (principalement pour les espèces d'intérêt halieutique) entre 2006 et 2015 uniquement dans les sanctuaires (Bigot *et al.* 2015). Dans le reste de la réserve où différentes activités de pêche sont autorisées mais réglementées, l'évolution à la baisse des biomasses en poissons commerciaux atteste d'un non-respect de la réglementation

(Bigot *et al.* 2015). Des études régionales comparant la composition et la biomasse des communautés ichthyologiques le long d'un gradient d'ancienneté de réserves marines montrent que l'effet réserve peut mettre plusieurs dizaines d'années avant de revenir aux niveaux de biomasses initiales (McClanahan *et al.* 2011; McClanahan 2014; McClanahan & Graham 2015).

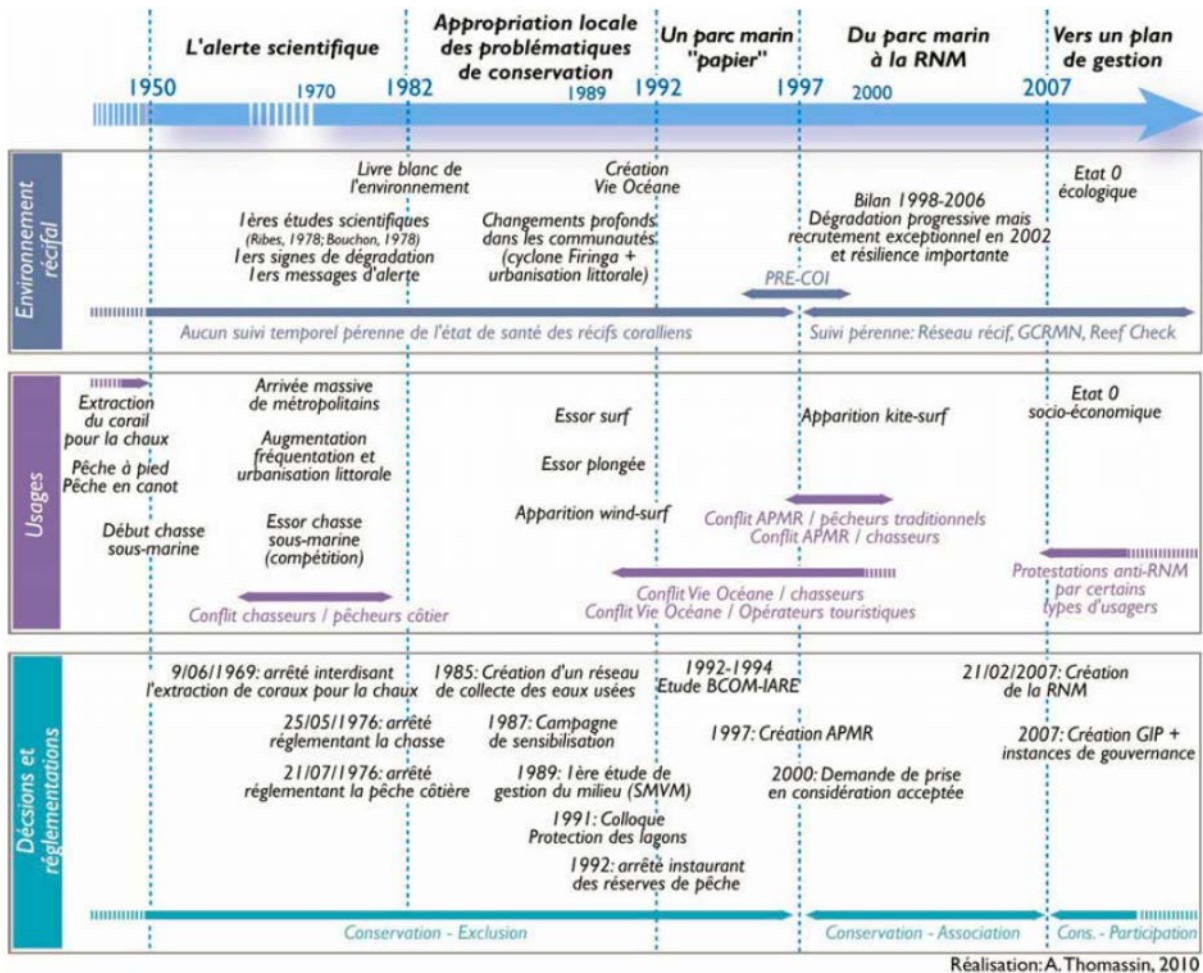


Figure II.8 : Frise chronologique de la mise en place de la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (Thomassin 2011).

3. Synthèse

La mise en place progressive des mesures de gestion a induit des bouleversements sociétaux profonds qui ont modifié le visage de la petite pêche traditionnelle forgeant l'identité maritime de l'île. Les DCP fournissent ainsi un outil aujourd'hui indispensable, ayant induit une modernisation rapide de la flotte mais qui nécessite l'utilisation d'embarcations motorisées impliquant des coûts d'exploitation élevés (entretien, carburant). Composé autrefois quasi exclusivement de petites barques en bois à rames, la flottille de petite pêche comporte aujourd'hui des petites vedettes motorisées et des navires pontés spécialisés dans l'activité

touristique de pêche au gros. Les enjeux ont ainsi basculé en l'espace de 50 ans d'une pêche essentiellement vivrière à la superposition dans un espace limité d'un ensemble complexe d'usages lucratifs et récréatifs. L'analyse historique de l'évolution de la filière pêche fait émerger plusieurs caractéristiques des territoires de pêche : une forte dépendance aux conditions climatiques (voir 1.3) et la perméabilité des compartiments socio-environnementaux. Cette perméabilité se traduit par une ambivalence d'utilisation et de perception du territoire. D'un côté les pêcheurs traditionnels réunionnais se caractérisent par une grande polyvalence, capables d'utiliser de multiples outils. Certains vont ainsi attraper des petits pélagiques sur les RA afin de les utiliser comme « vifs » sur les DCP. D'un autre côté cela se traduit parfois par des conflits d'usage et des perceptions contradictoires de certaines structures. Le succès des DCP et des moulinets électriques a par exemple conduit à des conflits entre professionnels et plaisanciers (dont certains ont une activité très importante et en vivent de manière informelle). De plus, les conflits impliquant la réserve naturelle marine font parfois référence à une trop faible production de biomasse regrettée par les pêcheurs et parfois à une trop forte production de biomasse (effet « garde-manger » pour les requins avancé par les surfeurs).

La reconstruction historique de la production de la petite pêche montre qu'après 50 ans de développement (motorisation et modernisation des embarcations, parc de DCP, subvention pour les moulinets électriques, immersion de récifs artificiels, délimitation de zone de réserve) le volume actuel des captures est équivalent aux débarquements estimés durant les années 1960. Le seul territoire sur lequel une augmentation de la biomasse en poissons exploitables est enregistrée est constitué des zones sanctuaires de la RNMR et n'atteignent pas à ce jour des niveaux pouvant être considérés comme élevés pour une aire marine protégée récifale. Les effets limités des autres zones de réserve ainsi que de nombreux conflits entre professionnels et plaisanciers sont dus en grande partie au non-respect de la réglementation par une part des usagers (braconnage dans les réserves, activité plaisancière rémunératrice non-déclarée importante dans des zones et/ou à des périodes réservées aux professionnels). A l'heure actuelle les perspectives de gestion de la pêche ne résident donc plus dans la mise en place d'infrastructures mais dans l'augmentation de l'effort de contrôle afin de faire appliquer la législation existante.

Chapitre III Modèles biologiques et outils méthodologiques

*Nous sommes ce que nous mangeons...
...moins ce que nous rejetons.*

B. Fry

1. Modèles biologiques

Cette partie permet de compiler quelques informations descriptives des espèces étudiées au cours de ce travail, considérées comme des prédateurs de niveau trophique élevé dans leurs écosystèmes réciproques. A quelques exceptions près, la taille maximale des proies ingérables par un prédateur est limitée par la taille de la bouche de ce dernier, expliquant l'importante structuration par taille des milieux marins (Sheldon et al 1977 cité dans Cury, Shannon & Shin 2003). En effet, la forte densité de l'eau favorise des profils corporels épurés facilitant les mouvements rapides et efficaces, limitant le développement d'appendices aidant à attraper de larges proies.

1.1. Espèces épipelagiques

1.1.1. Introduction

Les espèces épipelagiques considérées dans cette étude appartiennent à quatre familles de Téléostéens : les Scombridae, les Coryphaenidae, les Sphyraenidae et les Carangidae ; ainsi qu'à une famille de Chondrichtyens : les Carcharhinidae.

Les Scombridae et Coryphaenidae comprennent respectivement onze et deux espèces commerciales dans l'océan Indien. Ces espèces sont exploitées dans l'ensemble du bassin océanique par les pêcheries artisanales, les palangriers, canneurs et surtout senneurs. Parmi elles, quatre espèces ont été considérées dans cette étude : la bonite *Katsuwonus pelamis*, le thon jaune *Thunnus albacares*, le thazard *Acanthocybium solandri* et la dorade coryphène *Coryphaena hippurus* représentant à elles seules plus de 95 % des débarquements de la petite pêche réunionnaise (Guyomard *et al.* 2015). Ces quatre espèces présentent des comportements agrégatifs distincts autour d'objets flottants naturels ou artificiels : la bonite et le thon jaune forment de larges bancs multi-spécifiques (de plusieurs milliers d'individus) tandis que le thazard et la dorade coryphène forment des petits groupes uni-spécifiques d'une vingtaine d'individus (Taquet *et al.* 2007). Elles présentent des morphologies fusiformes hydrodynamiques en relation avec leur grande mobilité (migration).

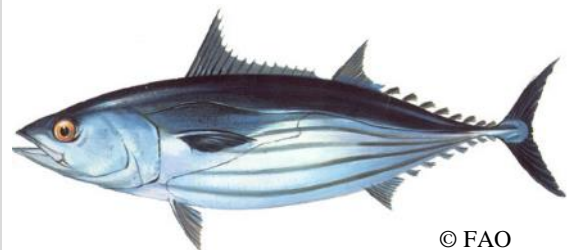
Les Sphyraenidae et Carangidae représentent respectivement 27 et 146 espèces (Froese & Pauly 2016). Ces familles sont donc très diversifiées et incluent des espèces aux écologies diverses, en particulier les Carangidae qui comprennent de grandes espèces prédatrices et de petites espèces dites fourrage (petites espèces pélagiques de niveau trophique intermédiaire

formant de très grands bancs denses servant de nourriture à une grande diversité de prédateurs de niveau trophique élevé). Les espèces considérées dans cette étude sont le barracuda *Sphyraena barracuda* et la carangue grosse tête *Caranx ignobilis*. Le barracuda et la carangue grosse tête sont aussi appréciés des pêcheurs sportifs et sous-marins. Les Carcharhinidae regroupent 59 espèces, dont le requin bouledogue *Carcharhinus leucas* et le requin tigre *Galeocerdo cuvier*, qui seront également étudiés.

Les échantillons de bonite, thon jaune, thon banane et dorade coryphène ont été recueillis auprès des pêcheurs traditionnels durant leurs actions de pêche lors d'embarquements d'observation. Les échantillons de carangue grosse tête, barracuda, requin tigre et bouledogue ont été obtenus à l'aide de *drumlines* et de palangres de fond disposées proche de la côte dans le cadre du programme CAPREQUINS. Ces quatre espèces ont en effet la caractéristique commune d'être interdites à la vente à La Réunion, suivant le principe de précaution vis-à-vis du risque sanitaire d'intoxication de type ciguatérique (arrêté préfectoral n°99-02365 du 6 septembre 1999, modifié en 2000, 2006 et 2009).

1.1.2. La bonite à ventre rayé

Nom scientifique :	<i>Katsuwonus pelamis</i> Linnaeus 1758
Noms vernaculaires français :	Bonite à ventre rayé, Listao
Nom vernaculaire anglais :	Skipjack tuna
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Scombridae
Longueur maximale (Lf) :	100 cm
Poids maximal :	34,5 kg
Taille à maturité (Lf) :	45 cm
Longévité :	8-12 ans



© FAO

i) Habitat, distribution, écologie

La bonite à ventre rayé est une espèce grégaire abondante, présente dans l'ensemble des océans tropicaux (distribution circumtropicale) car affectionnant des eaux supérieures à 15°C. Elle forme fréquemment de larges bancs de surface multispécifiques avec les jeunes thons jaunes. Les outils génétiques n'ont pas permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs populations distinctes à l'échelle mondiale. Les échanges seraient donc fréquents entre les bassins océaniques mais la grande taille des populations pourrait limiter la dérive génétique et ainsi la différenciation génétique entre les océans, bien que les populations soient isolées (Ely *et al.* 2005). Présente habituellement dans les eaux de surface, c'est une espèce épipelagique dont la profondeur maximale répertoriée est de 200 m (Conand 1995).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Les modèles de croissance pour cette espèce suggèrent une croissance rapide avec des individus atteignant 41 cm à la fin de la première année, 49 cm à la fin de la deuxième, 57 cm à la fin de la troisième jusqu'à une taille maximale comprise entre 78 et 97 cm (Batts 1972; Hallier & Gaertner 2006). La maturité sexuelle est précoce, atteinte durant la deuxième année entre 40 et 45 cm (Froese & Pauly 2016). Une fois celle-ci atteinte, la reproduction des bonites dans l'océan Indien est pratiquement continue avec deux pics d'activité plus marqués en juillet et en janvier (Stéquert *et al.* 2001). La bonite a une longévité estimée entre 8 et 12 ans (Collette & Nauen 1983; Opic, Conand & Bourret 1994).

iii) *Régime alimentaire*

Cette espèce s'alimente essentiellement durant les périodes de transition lumineuse, à l'aube et au crépuscule (Opic, Conand & Bourret 1994). La variété des proies retrouvées dans les estomacs de *K. pelamis*, comprenant des crustacés épipélagiques, de petits poissons pélagiques (dont des juvéniles de la même espèce) et des céphalopodes (principalement des calmars), suggère que cette espèce est opportuniste (Smale 1986; Ménard *et al.* 2000, 2013).

iv) *Importance halieutique*

Avec plus de 2 millions de tonnes pêchées par an, la bonite est l'espèce de thonidés la plus pêchée, et la troisième espèce la plus pêchée au niveau mondial (FAO 2014). Dans l'océan Indien, en moyenne 400 000 tonnes en sont pêchées annuellement par 18 pays différents, dont la moitié par des senneurs et canneurs (IOTC-SC18 2015). La production de pêche maximale équilibrée (permettant un renouvellement du stock) étant estimée entre 550 000 et 850 000 tonnes, ce stock est considéré en bon état, ne faisant pas l'objet d'une surexploitation (IOTC-SC18 2015). C'est aussi une espèce importante pour les pêcheries artisanales qui la ciblent avec des traînes de surface, représentant par exemple 15 % de la production réunionnaise (Guyomard *et al.* 2015).

1.1.3. Le thon jaune

Nom scientifique :	<i>Thunnus albacares</i> Bonnaterre 1788
Noms vernaculaires français :	Thon jaune, Albacores
Nom vernaculaire anglais :	Yellowfin tuna
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Scombridae
Longueur maximale (Lf) :	239 cm
Poids maximal :	184 kg
Taille à maturité (Lf) :	100 cm
Longévité :	9 ans



i) *Habitat, distribution, écologie*

Affectionnant les eaux chaudes ($> 20^{\circ}\text{C}$), les thons jaunes sont retrouvés dans tous les océans tropicaux essentiellement dans les 100 premiers mètres bien qu'ils soient capables d'incursions profondes (jusqu'à 1000 m) (Conand 1995; Block *et al.* 1997; Dagorn *et al.* 2006). Espèce grégaire, les stades juvéniles forment de larges bancs multispécifiques associés aux bonites et s'agrègent autour d'objets flottants, tandis que les adultes forment généralement des bancs « libres » (non associé à des objets flottants) unispécifiques nageant généralement plus en profondeur dans l'océan Indien (Ménard *et al.* 2000; Dagorn *et al.* 2006; Robert *et al.* 2012). Dans le Pacifique, cette espèce est fréquemment associée aux dauphin, compliquant leur pêche qui génère alors des captures accessoires indésirables (Hall 1998). Tout comme les bonites, une faible différenciation génétique a été observée entre les populations des différents océans, marquant soit des échanges fréquents (et donc l'existence d'une unique population mondiale), soit une grande taille de population limitant la dérive génétique (Ely *et al.* 2005).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

L'observation des stries de croissance dans les otolithes (*i.e.* pièce calcifiée de l'oreille interne des Téléostéens) des thons jaunes du Pacifique suggèrent une croissance rapide avec des individus atteignant 75 cm à la fin de la première année, 115 cm à la fin de la deuxième, 138 cm à la fin de la troisième, jusqu'à une taille maximale d'environ 180 cm (Lehodey & Leroy 1999). Le plus grand individu répertorié mesurait 239 cm et pesait 184 kg (IGFA 2016), tandis que la moyenne se situe autour de 150 cm (Froese & Pauly 2016). Comme la bonite, la maturité sexuelle du thon jaune est atteinte au cours de la deuxième année pour une taille oscillant entre 78 cm et 158 cm (Froese & Pauly 2016). Une fois la maturité sexuelle atteinte la période de reproduction des thons jaunes dans l'océan Indien s'étend de décembre à mars,

durant la mousson nord-est (Stéquert *et al.* 2001).

iii) *Régime alimentaire*

A l'instar de la bonite, le thon jaune se nourrit de crustacés épipélagiques, de céphalopodes et de petit poissons pélagiques, et est considéré comme une espèce opportuniste (Potier *et al.* 2007; Jaquemet, Potier & Ménard 2011; Ménard *et al.* 2013). La gamme de tailles des thons jaunes étant plus large que celle des bonites, les changements alimentaires liés à une augmentation de l'ouverture de la bouche sont aussi plus marqués chez cette espèce. Essentiellement composée de crustacés durant les stades de vie précoces, leur alimentation se diversifie au cours de leur croissance avec une consommation croissante de poissons (Ménard *et al.* 2006; Graham *et al.* 2007; Jaquemet, Potier & Ménard 2011). La distance à la côte semble être un autre paramètre déterminant de leur régime alimentaire avec une augmentation de la proportion d'espèces récifales (au stade juvénile) à proximité de la côte (Jaquemet, Potier & Ménard 2011; Allain *et al.* 2012). La prédominance de ce genre de ressources autour des îles, des monts et bancs sous-marins font partie des hypothèses explicatives de l'agrégation des thons autour de ces structures topographiques (Fréon & Dagorn 2000).

iv) *Importance halieutique*

Le thon jaune est la seconde espèce de thonidés la plus convoitée par les pêcheries, et la huitième tous stocks confondus avec des captures supérieures à 1 million de tonnes annuelles (FAO 2014). Les 430 000 tonnes pêchées dans l'océan Indien en 2014 par plus de 30 pays sont supérieures aux estimations de prises maximales équilibrées (421 000 tonnes). L'estimation de la mortalité par pêche pour 2014 étant supérieure de 34 % par rapport au taux de mortalité correspondant aux prises maximales équilibrées, ce stock étant ainsi considéré comme surexploité (IOTC-SC18 2015). Contrairement à la situation dans les autres océans, la composante artisanale des pêcheries dans l'océan Indien est importante, représentant 20 à 30% des captures totales (IOTC-SC17 2014). Entre 2005 et 2009, les captures de thons jaunes dans l'océan Indien occidental ont considérablement diminué, en particulier dans les zones au large de la Somalie, du Kenya et de la Tanzanie en raison de la piraterie qui y sévissait (IOTC-SC17 2014). D'après les pêcheurs traditionnels réunionnais, cette baisse d'activité des senneurs industriels dans le nord-ouest de l'océan Indien aurait eu des répercussions jusqu'à l'île de La Réunion avec l'observation plus fréquente d'individus de plus grande taille durant cette période (F. Payet, com. pers.). Cette observation n'est cependant pas confirmée par les captures totales

de thons jaunes par la pêche artisanale réunionnaise (sans tenir compte de l'effort de pêche), qui ont diminué de 300 tonnes en 2004 à 100 tonnes en 2010 avant de remonter à 300 tonnes en 2014 (base de données de la CTOI consultable sur <http://iotc.org/oqs>). Le thon jaune représente à lui seul 35 % des captures de grands pélagiques autour de La Réunion, composées essentiellement d'individus de petite taille avec un poids moyen individuel de 5,5 kg (Guyomard *et al.* 2015).

1.1.4. Le thazard

Nom scientifique :	<i>Acanthocybium solandri</i> Cuvier 1832
Noms vernaculaires français :	Thazard noir, thon banane
Nom vernaculaire anglais :	Wahoo
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Scombridae
Longueur maximale (Lf) :	210 cm
Poids maximal :	83 kg
Taille à maturité (Lf) :	100 cm
Longévité :	5-6 ans



© Charting Nature

i) *Habitat, distribution, écologie*

Le thazard est une espèce largement distribuée dans les eaux tropicales et subtropicales jusqu'en mer Méditerranée (Collette & Nauen 1983). Affectionnant les eaux plutôt côtières, il peut se rencontrer en plein océan associé à des objets flottants tels que les radeaux de sargasses (Rooker, Turner & Holt 2006). C'est une espèce épipélagique fréquentant les 20 premiers mètres de la colonne d'eau avec un record de profondeur mesuré à 253 m (Sepulveda *et al.* 2011). Les thazards forment des petits groupes rassemblant régulièrement entre trois et une vingtaine d'individus, avec un maximum observé de 100 individus sous un même DCP (Taquet *et al.* 2007). Tout comme les deux autres espèces de thonidés décrites précédemment, les études génétiques suggèrent l'existence d'échanges fréquents à l'échelle mondiale (Garber, Tringali & Franks 2005; Theisen *et al.* 2008).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Espèce très fusiforme, la taille moyenne des individus est comprise entre 100 et 170 cm avec un record de 210 cm pour 83 kg (Collette & Nauen 1983). Le thazard se caractérise par une croissance très rapide et une faible longévité : en moyenne deux ans au maximum neuf ans (McBride, Richardson & Maki 2008). La maturité sexuelle est donc atteinte très rapidement et la capture fréquente d'individus à différents stades de maturité suggère une période de

reproduction étalée dans le temps (Collette & Nauen 1983). Cette croissance rapide associée à une forte fécondité (avec six millions d'œufs relâchés par frai pour une femelle de 131 cm) assure un taux de renouvellement élevé (Collette & Nauen 1983).

iii) *Régime alimentaire*

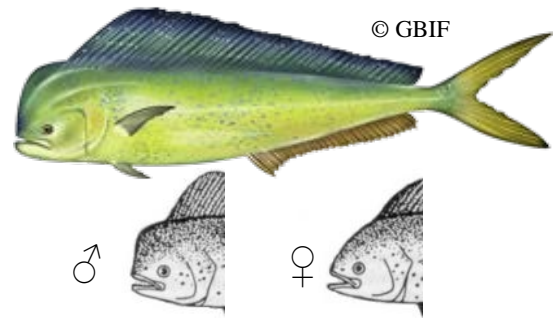
Le thazard se distingue des autres thonidés par l'absence de branchicténies, ces petites excroissances pointues des arcs branchiaux qui forment un filtre empêchant les proies de ressortir par les ouïes, expliquant l'absence de petits crustacés dans son alimentation. En effet, *A. solandri* se nourrit essentiellement de poissons, dont une forte proportion de juvéniles de Scombridae, et de calmar (Teuthida) (Potier *et al.* 2007; Ménard *et al.* 2013). La présence de trématodes géants (*Hirudinella ventricosa*) dans les estomacs d'*A. solandri* est très fréquemment recensée tout autour du globe (Manooch & Hogarth 1983; Calhoun *et al.* 2013) sans que la raison de cette prédominance de parasitisme chez cette espèce ne soit connue.

iv) *Importance halieutique*

Bien qu'il ne fasse pas l'objet d'une filière industrielle structurée, le thazard est souvent capturé en tant que prise accessoire des pêches à la senne tournante sous DCP (Romanov 2002; Zischke 2012). Cette espèce est très recherchée par les pêcheries artisanales et sportives, capturée à la traîne de surface. Avec des captures annuelles autour de sept tonnes, elle constitue ainsi entre 12 % et 19 % des débarquements d'espèces pélagiques de la petite pêche réunionnaise (Guyomard *et al.* 2015).

1.1.5. La dorade coryphène

Nom scientifique :	<i>Coryphaena hippurus</i> Linnaeus 1758
Nom vernaculaire français :	Dorade coryphène
Nom vernaculaire anglais :	Common dolfinfish
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Coryphaenidae
Longueur maximale (Lf) :	210 cm
Poids maximal :	46 kg
Taille à maturité (Lf) :	55 cm
Longévité :	4 ans



i) Habitat, distribution, écologie

La forme et les couleurs caractéristique de la dorade coryphène permet de l'identifier très rapidement aussi bien en mer que sur des représentations anciennes. Ainsi les premières représentations de dorade coryphène datent de l'Antiquité cycladique (il y a 4000 ans) avec une fresque découverte sur l'île de Santorin (Figure III.1). L'utilisation du caractère agrégatif de la dorade coryphène sous les objets flottants date aussi de l'Antiquité, avec par exemple la description du poète romain d'origine sicilienne Oppian dans son ouvrage « Halieutica » (200 ans avant Jésus Christ, traduit du grec par J. Jones en 1722) :

« Les pêcheurs rassemblent des roseaux et en font des fagots qu'ils jettent dans les vagues et au-dessous ils attachent une lourde pierre pour servir de lest. Ils laissent tout ceci flotter doucement au gré des flots et immédiatement, l'ombre attire des groupes de dorades coryphènes qui se rassemblent en bancs et s'attardent autour béatement en frottant leur dos contre les roseaux. Puis les pêcheurs rament vers elles pour trouver une proie disponible, appâtent leurs hameçons et les jettent à l'eau, les poissons s'en saisissent précipitant ainsi leur propre destruction».



Figure III.1 : Fresque murale d'une maison de l'île de Santorin (Grèce) datant d'il y a environ 4000 ans.

Les causes et mécanismes de l'attraction des dorades coryphènes sous les objets flottants sont encore mal connus mais semblent dépendre de l'état de maturité et du sexe des individus. Si certaines études suggèrent que les bancs de sargasses fourniraient une source de nourriture indirecte aux juvéniles (Wells & Rooker 2009), d'autres constatent une alimentation des adultes basée sur des proies non associées aux DCP (Castriota *et al.* 2007). De plus, alors que le sexe ratio est équilibré en eaux libres, deux fois plus de femelles que de mâles sont observées autour des objets flottants (Potoschi, Reñones & Cannizzaro 1999; Dempster 2004). *Coryphaena hippurus* forme des groupes de 20 à 30 individus en moyenne sous ces objets flottants (Taquet *et al.* 2007).

Espèce circumtropicale, la dorade coryphène affectionne les eaux chaudes au-dessus de 21°C (Palko, Beardsley & Richards 1982). Cette limite de température explique l'observation de migrations latitudinales saisonnières (Hammond 2007; Merten, Appeldoorn & Hammond 2014). Des variations saisonnières d'abondance sont ainsi observées dans de nombreux endroits tels que la Californie (Flores, Ortega-García & Klett-Traulsen 2008), Panama (Lasso & Zapata 1999) ou encore la Méditerranée (Massutí & Morales-Nin 1995). Comme les trois espèces de thons présentées précédemment, la dorade affectionne les eaux superficielles jusqu'à une centaine de mètres de profondeur (Froese & Pauly 2016). Contrairement aux trois précédentes espèces, quelques différenciations génétiques ont été observées entre les individus d'Atlantique et ceux de l'Indopacifique (Díaz-Jaimes *et al.* 2010). Ses spectaculaires changements de coloration dans des conditions de stress lui valent le surnom de « poisson caméléon » : de bleu argenté en situation normale, les dorades virent au jaune doré voir blanc ponctué lorsqu'elles sont ramenées à bord des navires de pêche (Opic, Conand & Bourret 1994).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Avec une longévité ne dépassant pas les 4 ans pour des tailles maximales de 2 m, la dorade coryphène possède l'une des croissances les plus rapides, de l'ordre de 2 mm par jour en milieu naturel (Besbes Benseddik *et al.* 2011) et presque 10 mm par jour en captivité (Schekter 1982). De même que le thazard, la dorade coryphène a un développement très rapide, atteignant la maturité sexuelle au bout de six mois (~50-55 cm, Alejo-Plata *et al.* 2011). Les dorades coryphènes présentent alors un important dimorphisme sexuel, les mâles étant reconnaissables par leur profil de tête marqué par leur crête osseuse proéminente, absente chez les femelles. Tandis qu'une seule saison de reproduction est observée en Méditerranée (Potoschi, Reñones & Cannizzaro 1999), deux recrutements ont lieu en milieu tropical autour des îles d'Hawaï,

suggérant des reproductions en juillet et janvier (Kraul 1999). A La Réunion, l'espèce présente deux pics principaux de capture en juin et novembre (SIH 2013), qui pourraient correspondre à deux périodes de reproduction.

iii) *Régime alimentaire*

Les dorades coryphènes s'alimentent de petits poissons pélagiques et de stades juvéniles de grandes espèces ainsi que de crustacés et céphalopodes. De plus, une étude utilisant des mesures indirectes du régime alimentaire (isotopes stable, voir paragraphe 2.2.2) suggère une forte consommation de méduses (non visible dans les estomacs car se dégrade rapidement) par les prédateurs apicaux en Méditerranée (Cardona *et al.* 2012). Une modification du régime alimentaire en relation avec la taille des individus est régulièrement observée, avec une augmentation de la proportion en Céphalopodes et une diminution de la proportion de Téléostéens dans l'alimentation des grands individus (Massutí *et al.* 1998; Varghese *et al.* 2013; Torres-Rojas *et al.* 2014). Les estimations de consommation indiquent que *C. hippurus* ingèrerait quotidiennement l'équivalent de 5 % de son propre poids (Olson & Galván-Magaña 2002; Varghese *et al.* 2013).

iv) *Importance halieutique*

Comme les thazards, le regroupement des dorades en petits groupes de quelques dizaines d'individus seulement limite toute exploitation industrielle ciblée, et en fait donc une capture accessoire des pêches à la senne et à la palangre. Cette espèce est cependant ciblée par les pêcheries artisanales et sportives tout autour du globe pour la qualité de sa chair, très appréciée des consommateurs locaux. Les statistiques concernant les captures globales sont donc difficiles à inventorier et peu robustes, empêchant toute estimation générale de l'état des stocks. A La Réunion, cette espèce est la deuxième plus importante pour la petite pêche, constituant 28 % des captures de grands pélagiques (Guyomard *et al.* 2015) avec 53 tonnes débarquées chaque année (SIH 2013).

1.1.6. *Le barracuda*

Nom scientifique :	<i>Sphyraena barracuda</i> Edwards 1771
Nom vernaculaire français :	Grand barracuda
Nom vernaculaire anglais :	Great barracuda
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Sphyraenidae
Longueur maximale (Lf) :	210 cm
Poids maximal :	40 kg
Taille à maturité (Lf) :	66 cm
Longévité :	14 ans



© D. R. Peebles

i) Habitat, distribution, écologie

Le barracuda est une espèce affectionnant les zones récifales peu profondes, souvent rencontrée dans les trente premiers mètres (Froese & Pauly 2016). Elle est distribuée dans toutes les zones côtières tropicales à l'exception de l'est du Pacifique. Si les juvéniles peuvent former des bancs, les adultes sont généralement solitaires (De Sylva 1963). Peu farouche, le barracuda peut se montrer agressif et être responsable d'attaques sur des plongeurs (parfois insistant dans leur proximité) et apnéistes (notamment lors d'action de chasse) laissant des traces très caractéristiques. En effet la disposition particulière de dents longues et coupantes (trois dents en triangle sur la mâchoire supérieure et deux dents proéminentes sur la mâchoire inférieure) ne laisse pas de place au doute lors de l'analyse de la morsure (Grubich, Rice & Westneat 2008).

ii) Croissance, longévité, reproduction

Mesurant en moyenne entre 1 m et 1,40 m, les plus grands individus peuvent atteindre 2 m pour 40 kg (IGFA 2016). Les juvéniles mesurent entre 25 et 30 cm à la fin de la première année et 46 à 56 cm à la fin de la deuxième année. Pouvant vivre jusqu'à 14 ans, le barracuda devient mature entre la troisième et la quatrième année et se reproduit durant l'été (De Sylva 1963). Comme de nombreuses espèces côtières, ces œufs sont emportés au large par le courant et se développent en larves et post-larves en plein océan avant de recruter sur un récif.

iii) Régime alimentaire

Le barracuda est une espèce très majoritairement piscivore se nourrissant quasi exclusivement de Téléostéens et occasionnellement de Crustacés benthiques (Blaber *et al.* 1990, Baker & Sheaves 2005, Hooker *et al.* 2007, Hammerschlag *et al.* 2010, Gajdzik *et al.*

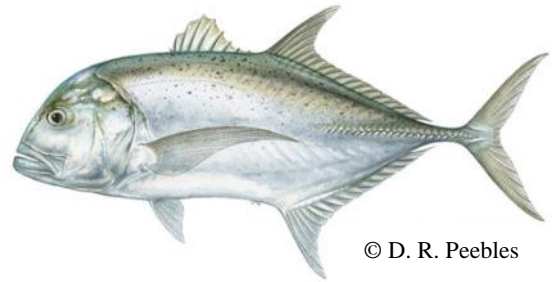
2014, Varghese *et al.* 2014).

iv) *Importance halieutique*

Espèce solitaire ciblée principalement par la pêche sportive et plaisancière à la traîne, du bord ou sous-marine, très peu de statistiques fiables existent pour cette espèce.

1.1.7. *La carangue grosse tête*

Nom scientifique :	<i>Caranx ignobilis</i> Forsskål 1775
Nom vernaculaire français :	Carangue grosse tête
Nom vernaculaire anglais :	Giant trevally
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Carangidae
Longueur maximale (Lf) :	170 cm
Poids maximal :	80 kg
Taille à maturité (Lf) :	60 cm
Longévité :	20 ans



i) *Habitat, distribution, écologie*

Les espèces appartenant à la famille des Carangidae se reconnaissent à la présence d'une ligne de grandes écailles robustes au niveau du pédoncule caudal appelées scutelles. La carangue grosse tête fait partie des plus grandes espèces de Carangidae, reconnaissable à sa tête massive. Cette espèce est largement répartie le long des côtes de l'indopacifique. Les jeunes vivent généralement en bancs de quelques dizaines d'individus tandis que les grands spécimens sont plutôt solitaires ou par paires. Très puissantes, les carangues sont capables d'effectuer des charges violentes pouvant tuer des requins de récif comme le requin pointes noires (*Carcharhinus melanopterus*) (McPherson, Blaiyok & Masse 2012). A Hawaï, les carangues forment des groupes comportementaux distincts, dont certains s'associent aux requins des Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*) (Papastamatiou *et al.* 2015). Le même genre d'associations a été observé à La Réunion avec les requins bouledogue à l'aide d'une caméra immergée (N. Loiseau, données non publiées) et de détections acoustiques (Guyomard *et al.* 2015).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Une équation de croissance établie sur des individus de taille inférieure à 1,2 m (Sudekum *et al.* 1991), appliquée aux plus grands individus observés (1,70 m) permet d'estimer la

longévité de cette espèce autour d'une vingtaine d'années. La taille commune se situe plutôt autour de 70 cm (Nadon *et al.* 2015). La taille à maturité est atteinte autour de 60 cm (3,5 ans) et la reproduction a lieu durant l'été (Sudekum *et al.* 1991).

iii) *Régime alimentaire*

Les carangues grosses têtes se nourrissent majoritairement de Crustacés benthiques et occasionnellement de Téléostéens récifaux (Blaber & Cyrus 1983, Sudekum *et al.* 1991, Brewer *et al.* 1995, Meyer *et al.* 2001, Smith & Parrish 2002, Baker & Sheaves 2005, Ley 2005, Nanjo *et al.* 2008, Nakane *et al.* 2011).

iv) *Importance halieutique*

Comme le barracuda, cette espèce est principalement ciblée par la pêche sportive et plaisancière à la traîne, du bord ou sous-marine, et très peu de statistiques fiables existent pour la décrire. Elle est régulièrement l'objet de prises accessoires lors de pêche aux requins utilisant des *drumlines* et palangres de fond dans le cadre du programme CAPREQUINS.

1.1.8. Le requin tigre

Nom scientifique :	<i>Galeocerdo cuvier</i> Péron & Lesueur 1822
Nom vernaculaire français :	Requin tigre
Nom vernaculaire anglais :	Tiger shark
Classification Ordre/Famille :	Carcharhiniformes/ Carcharhinidae
Longueur maximale (Lt) :	740 cm
Poids maximal :	3 000 kg
Taille à maturité (Lt) :	300 cm
Longévité :	27 ans

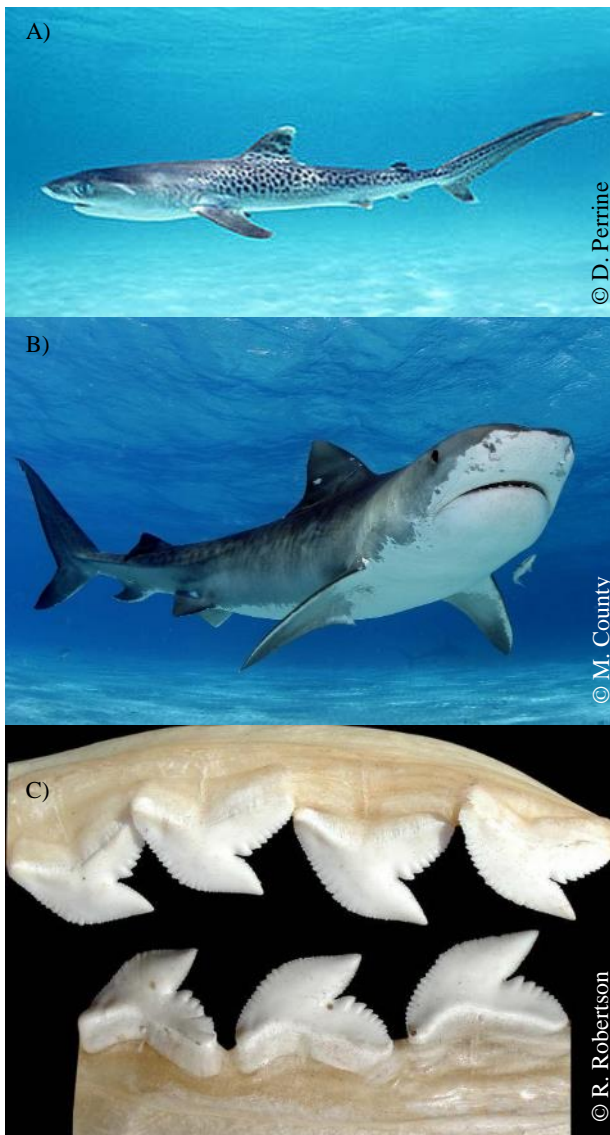
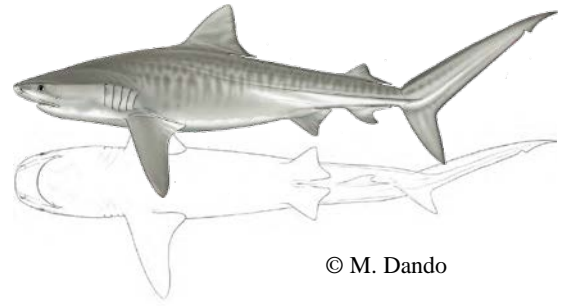


Figure III.2 : Caractéristiques morphologiques du requin tigre : A) juvénile aux motifs très contrastés, B) adulte au museau court et large, C) dents incurvées symétriques entre la mâchoire supérieure et inférieure.

i) Habitat, distribution, écologie

Le requin tigre est reconnaissable aux rayures verticales couleur bleu-gris sur tout le corps, particulièrement contrastées chez les juvéniles (formant un motif en points), ainsi qu'à la forme caractéristique de sa tête au museau large et aux dents incurvées (Figure III.2). Cette espèce est répartie sur toutes les mers tropicales et subtropicales. Capable de longs trajets dans des eaux hauturières, le requin tigre est considéré comme semi-pélagique (Holmes *et al.* 2014; Werry *et al.* 2014; Lea *et al.* 2015b; Graham *et al.* 2016). Ceci est confirmé par des marqueurs moléculaires. En effet les requins tigre forment des groupes génétiquement homogènes dans l'Atlantique et dans l'Indo-Pacifique (Bernard *et al.* 2016). Ils sont donc ubiquistes, capable de fréquenter une grande diversité d'habitats côtiers comme hauturiers. Passant la majorité du temps dans les eaux de surface, en particulier la nuit, les plus grands individus sont néanmoins capables d'effectuer des plongées profondes

jusqu'à 1112 m (Afonso & Hazin 2015).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Le requin tigre est la deuxième plus grande espèce de requin en taille moyenne après le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), et la plus grande en considérant une taille maximale (longueur totale) de 7,4 m pour plus de 3 tonnes (Vidthayanon 2005). Il mesure généralement entre 3 m et 4 m pour des poids de 350-700 kg. Le requin tigre est l'unique ovovivipare de la famille des Carcharhinidae : les œufs incubent sans lien placentaire et éclosent à l'intérieur du ventre de la mère après une gestation de 15 mois (Clark & Von Schimdt cité dans Blaison 2012). C'est l'un des élastomobranques avec le plus fort taux de croissance, atteignant 50 cm par an la première année et 10 cm par an à l'âge adulte (Branstetter, Musick & Colvocoresses 1987). Les individus deviennent mûres à partir de 10 ans (310 – 320 cm) et se reproduiraient tous les deux ou trois ans (Branstetter, Musick & Colvocoresses 1987). La taille des portées est très grande. A La Réunion par exemple, une portée de 42 embryons a été observée dans une femelle de 384 cm pêchée dans le cadre des programmes de pêche ciblée (Jaquemet *et al.* 2012).

iii) *Régime alimentaire*

Le régime alimentaire de cette espèce est tellement diversifié qu'elle est parfois surnommée « poubelle des mers ». Son alimentation comprend ainsi de nombreuses proies marines (Téléostéens, Crustacés, Elasmobranques, tortues marines, oiseaux marins, Mammifères marins, Gastéropodes, serpents de mer) ainsi que des Mammifères terrestres (chat, chien, rat, cheval, chèvre, mouton³⁷, Lowe *et al.* 1996). Les requins tigre se sont probablement nourris de charognes charriées par les rivières. Opportuniste, le requin tigre présente de grandes variations spatiales de régime alimentaire (Rancurel & Intes 1982, Simpfendorfer 1992, Lowe *et al.* 1996, Simpfendorfer *et al.* 2001, Heithaus 2001, Bornatowski *et al.* 2014a) certainement en lien avec la disponibilité en proies.

iv) *Importance halieutique*

Ne faisant pas l'objet d'une pêcherie industrielle particulière, le requin tigre fait partie des

³⁷ Une dissection d'un requin tigre présentant des restes de mouton dans l'estomac est visible sur : https://www.youtube.com/watch?v=h3UcRY_kor8

prises accessoires de la pêche palangrière. Des cartes postales datant du début du siècle dernier immortalisent des captures par des pêcheurs artisanaux à La Réunion (Figure III.3). Jusqu'en 1999 la commercialisation de la chair de requin (toutes espèces confondues) était autorisée sur l'île, mais il est difficile de déterminer avec exactitude les espèces qui en faisaient l'objet. Bien que toujours autorisée, la pêche des requins a beaucoup diminué depuis l'arrêt de la commercialisation, se réduisant à des captures occasionnelles par des plaisanciers dont il est très difficile d'estimer l'intensité. Etant responsable d'attaques récentes visant des êtres humains (Werbrouck *et al.* 2014), cette espèce est aujourd'hui de nouveau ciblée dans le cadre du programme de pêche CAPREQUINS. Entre janvier 2014 et juin 2016, 77 requins tigre ont ainsi été prélevés aux abords de la côte Ouest de La Réunion.

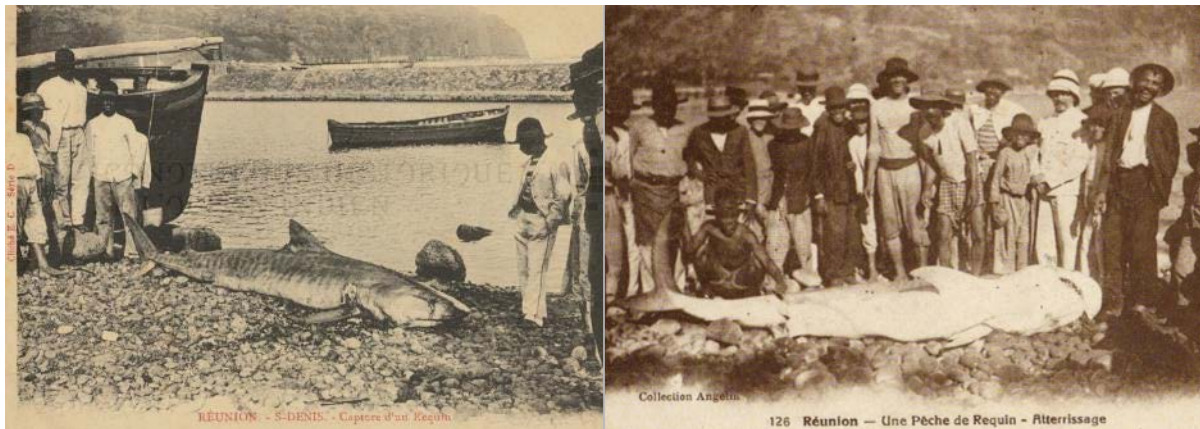
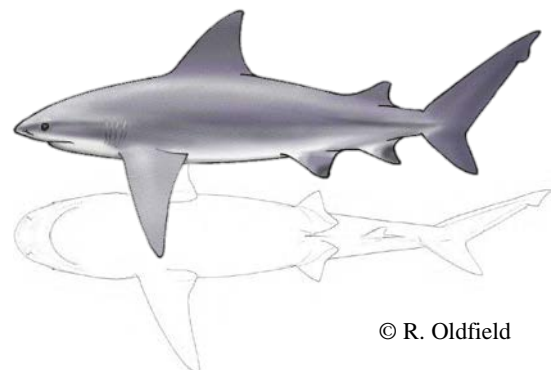


Figure III.3 : Cartes postales du début du XX^e siècle (1903 – 1930) témoignant de la pêche artisanale historique de requins tigres autour de La Réunion (Source : archives départementales de La Réunion).

1.1.9. Le requin bouledogue

Nom scientifique :	<i>Carcharhinus leucas</i> Müller & Henle 1839
Nom vernaculaire français :	Requin bouledogue
Nom vernaculaire anglais :	Bull shark
Classification Ordre/Famille :	Carcharhiniformes/ Carcharhinidae
Longueur maximale (Lt) :	400 cm
Poids maximal :	320 kg
Taille à maturité (Lt) :	200 cm
Longévité :	30 ans



© R. Oldfield

i) *Habitat, distribution, écologie*

En raison d'adaptations particulières lui permettant de faire varier la pression osmotique de ses fluides internes, le requin bouledogue est l'une des rares espèces de requin euryhaline (*i.e.*

supportant des variations importantes de salinité) (Pillans *et al.* 2006). Sa capacité à remonter les fleuves lui valut l'appellation de requin du Zambèze (du fleuve mozambicain du même nom). En effet les juvéniles ont tendance à se développer en amont des estuaires avant de transiter en zone côtière (Werry *et al.* 2011). Sa distribution s'étend sur l'ensemble de la zone intertropicale et subtropicale. Il est fréquemment observé dans des eaux côtières de faible profondeur (< 20 m) mais peut atteindre des profondeurs plus importantes jusqu'à 140 m (Bunnschweiler & Buskirk 2006 cité dans Blaison 2012). De récentes observations d'excursions en zone océanique remettent en cause son affinité exclusive à des zones côtières peu profondes (Soria 2014; Lea *et al.* 2015a). Des études génétiques semblent confirmer l'existence de déplacements à large échelle permettant une importante connectivité au sein des différents bassins océaniques (Testerman 2014). La comparaison de marqueurs nucléaires (issus des deux parents) et mitochondriaux (issus uniquement de la mère) indique un caractère potentiellement philopatride des femelles au nord de l'Australie (Tillett *et al.* 2012). C'est-à-dire que les femelles resteraient ou reviendraient proche (entre 500 et 1000 km) d'un même lieu pour donner naissance, tandis que les mâles se déplaceraient sur l'ensemble du bassin océanique (Tillett *et al.* 2012).

Le requin bouledogue présente une dentition différente sur la mâchoire supérieure et inférieure. Les dents de la mâchoire supérieure sont larges de forme triangulaire tandis que les dents de la mâchoire inférieure sont fines et pointues (Figure III.4). Cette dissymétrie permet de reconnaître les traces de morsure induite par les requins bouledogues (Werbrouck *et al.* 2014). La force déployée par les muscles de la mâchoire est spectaculaire : avec une force maximale de presque 6 000 newtons (kg.m.s^{-2}), c'est la mâchoire la plus puissante des Elasmobranches (plus que celle du grand requin blanc) (Habegger *et al.* 2012).

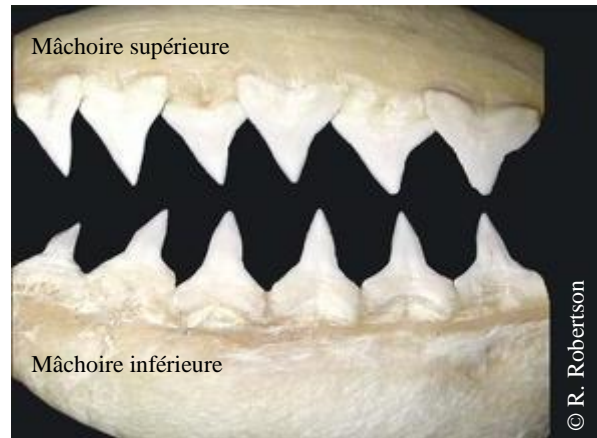


Figure III.4 : Photographie de la dentition du requin bouledogue *Carcharhinus leucas*.

ii) Croissance, longévité, reproduction

Pouvant grandir jusqu'à 4 m et 320 kg (McCord & Lamberth 2009), la majorité des individus adultes observés mesure entre 150 cm et 180 cm (Cliff & Dudley 1991). La maturité

sexuelle est atteinte au bout de 10 ans (2 m) (Cruz-Martínez, Chiappa-Carrara & Arenas-Fuentes 2004). Comme la plupart des Carcharhinidae, il s'agit d'une espèce vivipare : les embryons sont nourris par l'intermédiaire d'une liaison placentaire durant une période d'incubation d'une dizaine de mois (Brunnschweiler & Baensch 2011 cité dans Soria 2014). Le taux de croissance des individus diminuerait progressivement de 15-20 cm par an durant la première année à 4-5 cm par an à partir de 15 ans (Cruz-Martínez, Chiappa-Carrara & Arenas-Fuentes 2004). Les plus vieux individus dont les âges ont pu être déterminés avaient entre 29 et 32 ans pour des tailles de 2,16 m et 2,21 m respectivement (Wintner *et al.* 2002). Ainsi l'observation d'individus allant jusqu'à 4 m suggère que la longévité du requin bouledogue pourrait être sous-estimée.

iii) *Régime alimentaire*

Bien que de nombreuses catégories de proies ont été identifiées dans l'alimentation du requin bouledogue, celui-ci est essentiellement piscivore (Sadowsky 1971, Tuma 1976, Snelson *et al.* 1984, Cliff & Dudley 1991, Werry 2010, Olin *et al.* 2013). Comme chez le requin tigre, des morceaux de Mammifères terrestres ont été retrouvés dans quelques estomacs de requin bouledogue (lapin, taupe, chien, chat et paresseux, Tuma 1976, Cliff & Dudley 1991). Ces animaux ont probablement été consommés morts après avoir été rejetés à la mer par les rivières et suggèrent un comportement opportuniste du requin bouledogue. Des modifications de son régime alimentaire, notamment la composition des familles de Téléostéens, ont été enregistrées en lien avec la transition milieu d'eau douce / milieu salin (Werry 2010). Schmid & Murru (1994) estiment la consommation hebdomadaire du requin bouledogue à 3,4 % de son propre poids, ce qui correspond à une ration journalière de 1 kg pour un requin de 200 kg.

iv) *Importance halieutique*

Le requin bouledogue ne fait pas l'objet d'une pêche à des fins de consommation à La Réunion. Principal responsable des attaques récentes sur des surfeurs et baigneurs à La Réunion (Werbrouck *et al.* 2014), cette espèce est prioritairement ciblée par les actions de pêche du programme CAPREQUINS. Entre janvier 2014 et octobre 2016, 73 requins bouledogue ont ainsi été prélevés aux abords de la côte ouest de La Réunion.

1.2. Espèces profondes

1.2.1. Introduction

i) Conditions physique du milieu

Les espèces profondes étudiées au cours de cette thèse ont été échantillonnées par l'IFREMER dans le cadre du projet DMX II (voir Chapitre I). La gamme de profondeurs exploitée (entre 100 m et 600 m) se caractérise par un fort gradient de température et une très faible luminosité (Figure III.5). La température, homogène dans les cents premiers mètres, passe ainsi de 24°C à 100 m à 10°C à 600 m (Leroy & Barbaroux 1980). La luminosité décroît de manière exponentielle, à 100 m de profondeur, moins d'1% de l'intensité lumineuse de surface est encore disponible (Figure III.5). Cette faible intensité lumineuse ne permet pas le développement de producteurs primaires photosynthétiques mais peut être perçue par les organismes qui

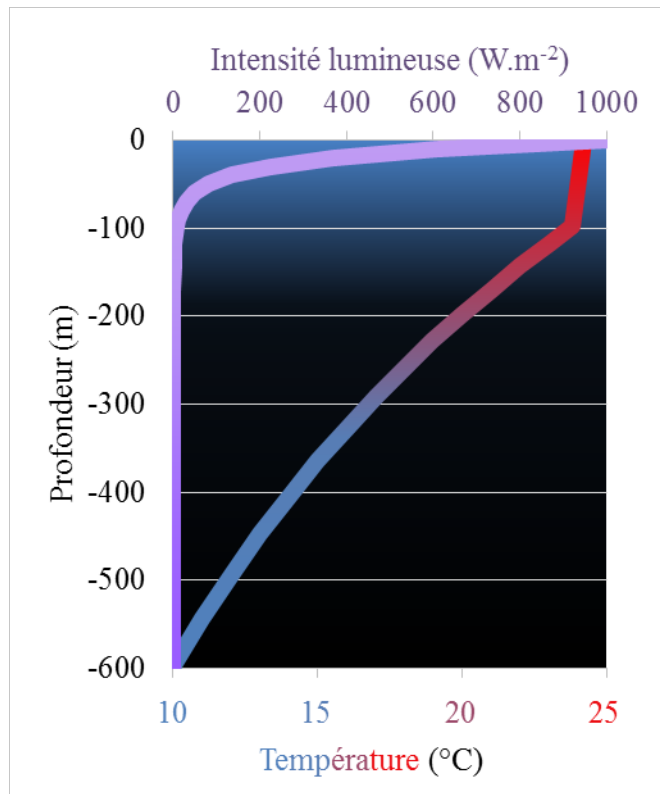


Figure III.5 : Evolution de la température et de la luminosité entre la surface et 600 m de profondeur. Les valeurs de températures ont été mesurées autour de La Réunion (Leroy & Barbaroux 1980) tandis que l'intensité lumineuse suit une équation théorique en eau claire pour une longueur d'onde de 450 nm (Le Calvé 2004).

vivent à ces profondeurs, formant ce qui est appelé le crépuscule abyssal. La pression augmente quant-à-elle de manière linéaire, passant de 11 atmosphères à 100 m à 61 atmosphères à 600 m. Ces conditions de température, de luminosité et de pression induisent des adaptations particulières des organismes profonds.

ii) Adaptations des espèces profondes

La faible luminosité permet le développement de la bioluminescence chez de nombreux organismes, Téléostéens, Crustacés et Céphalopodes (qui serait trop coûteuse énergétiquement

en surface, où il faudrait compenser la luminosité ambiante pour être perçu comme lumineux). Celle-ci est utilisée pour diverses fonctions : vision (utilisée comme des phares de voitures), communication, prédation en attirant des proies, leurre pour échapper à un prédateur ou encore camouflage pour ne pas être visible d'en dessous par contraste avec la surface (Figure III.6). Si la bioluminescence n'a pas été mise en évidence chez les espèces de prédateurs présentées dans cette partie, nombre des proies retrouvées dans leurs estomacs en sont capables (par exemple les poissons mésopélagiques des familles Myctophidae et Sternoptychidae ou encore les calmars du genre *Chiroteuthis*, Figure III.6) (voir Chapitre VI).

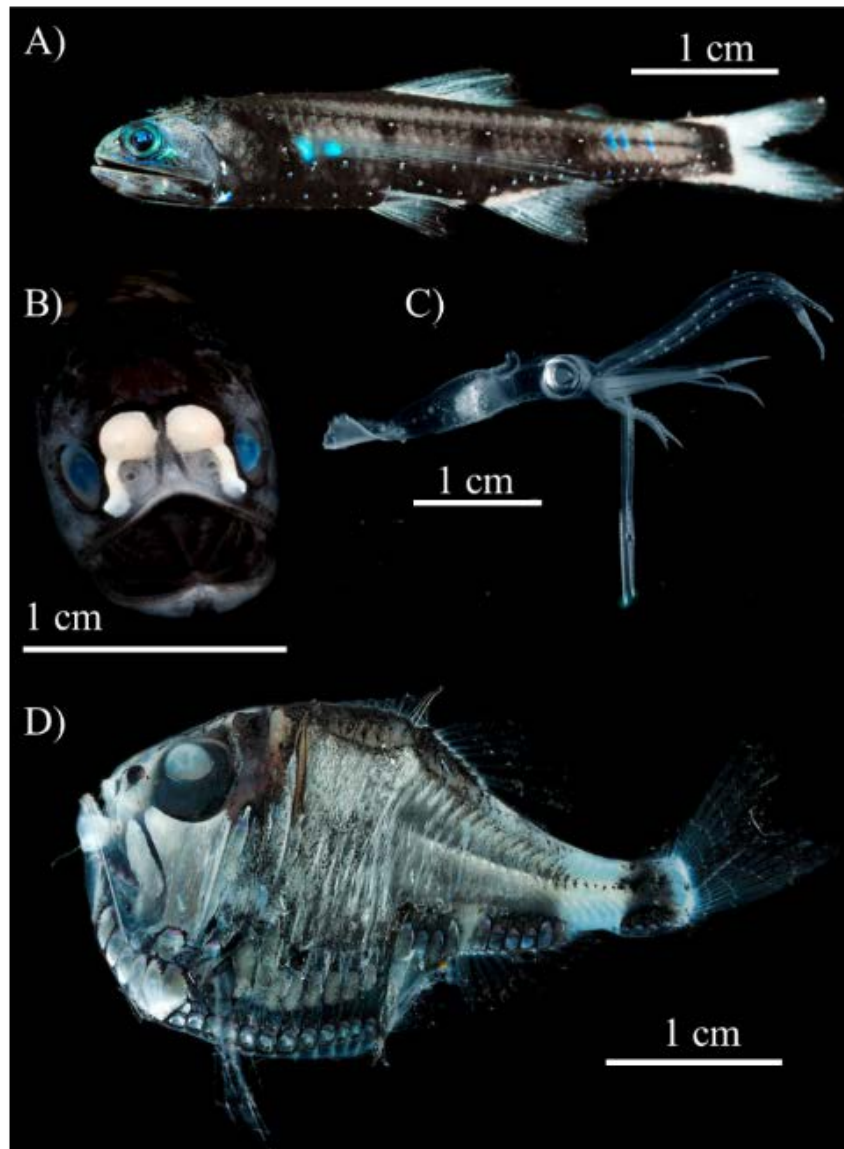


Figure III.6 : Exemple d'organismes mésopélagiques bioluminescents retrouvés dans les estomacs des prédateurs étudiés dans cette thèse. A) Vue latérale et B) faciale d'un Myctophidae du genre *Diaphus* possédant des lignes de photophores latéraux et deux grands photophores faciaux lui permettant d'éclairer ces proies C) calmar du genre *Chiroteuthis* dont l'extrémité de deux tentacules émettent de la lumière afin d'attirer ses proies. D) vue latérale d'un poisson de la famille des Sternoptychidae présentant des photophores ventraux le camouflant pour ne pas être visible d'en dessous par contraste avec la surface. (Photographies : A) S. Zankl, B) D. Fenolio, C) BBC, D) S. Zankl).

La forte pression régnant à ces profondeurs influence beaucoup de processus métaboliques en limitant en particulier la fluidité des membranes lipidiques des cellules. Les organismes vivant dans ces milieux compensent cet effet en modifiant la composition lipidique de leurs membranes qui comportent une plus grande proportion de lipides insaturés. Ce sont les fameux oméga-3 recherchés pour la consommation humaine.

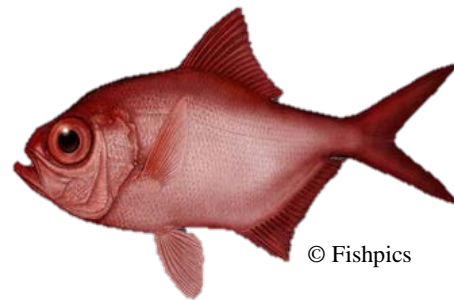
iii) Généralités sur les espèces étudiées

Les espèces tropicales profondes, dont fait partie le cortège présenté ci-après, possèdent des traits d'histoire de vie caractérisés la plupart du temps par une grande longévité, une croissance lente, un âge à première maturité sexuelle élevé et une faible mortalité naturelle (stratégie-K) (Fry, Brewer & Venables 2006; Morato, Cheung & Pitcher 2006; Simpfendorfer & Kyne 2009). Ces caractéristiques les rendent sensibles à l'exploitation (Fry, Brewer & Venables 2006; Morato, Cheung & Pitcher 2006; Simpfendorfer & Kyne 2009).

Les connaissances sur ces espèces sont souvent limitées, du fait de leur distribution qui les rend peu accessibles. C'est le cas pour les espèces étudiées dans le cadre de ces recherches, composées de sept Téléostéens appartenant aux familles des Berycidae (béryx commun *Beryx decadactylus*), des Bramidae (le zambas *Eumegistus illustris*), des Serranidae (le cabot de fond rayé *Epinephelus radiatus*) et Lutjanidae (le vivaneau rouge *Etelis carbunculus*, le vivaneau la flamme *Etelis coruscans*, le vivaneau gros-écaille *Pristipomoides multidens* et le vivaneau cerf-volant *Pristipomoides argyrogrammicus*); ainsi que d'une espèce de Chondrichtyens : le requin zépine *Squalus megalops*. Ainsi des lacunes persistent-elles concernant la longévité, la reproduction ou encore le régime alimentaire de ces espèces que le programme DMX II a pour objectif de combler.

1.2.2. *Béryx commun*

Nom scientifique :	<i>Beryxdecadactylus</i> Cuvier 1829
Noms vernaculaires français :	Béryx commun, Dorade rose
Nom vernaculaire anglais :	Alfonsino
Classification Ordre/Famille :	Beryciformes/ Berycidae
Longueur maximale (Lf) :	100 cm
Poids maximal :	3,8 kg
Taille à maturité (Lf) :	30 cm
Longévité :	69 ans



i) *Habitat, distribution, écologie*

La dorade rose ou béryx commun (*Beryxdecadactylus*) est une espèce de la famille des Berycidae. Elle se distingue d'une espèce proche (*Beryssplendens*) par la hauteur importante de son corps lui donnant une forme sub-ovoïde, comprimé latéralement. Cette espèce présente une large distribution de 70°N à 48°S dans les trois océans jusqu'en Méditerranée, présente sur les plateaux continentaux et insulaires ainsi qu'autour des monts sous-marins (Lehodey *et al.* 1992). Fréquentant des fonds entre 100 m et 1200 m, le béryx est une espèce bathydémersal affectionnant les fonds rocheux. L'homogénéité génétique mise en exergue entre l'Amérique du Nord et les Açores suggère des capacités de dispersions importantes à travers l'Atlantique Nord (Friess & Sedberry 2011a).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

La reproduction du béryx a lieu durant l'été : entre juin et septembre dans l'hémisphère Nord (mis en évidence sur la côte est des Etats-Unis, Friess & Sedberry 2011b) et entre décembre et janvier dans l'hémisphère sud (autour de la Nouvelle-Calédonie, Lehodey *et al.* 1997). La maturité sexuelle semble être atteinte avant 8 ans, autour de 30 cm (Lehodey, Grandperrin & Marchal 1997; Friess & Sedberry 2011b). En Nouvelle-Calédonie, il est possible de distinguer des zones où les juvéniles grandissent jusqu'à la maturité des zones de reproduction utilisées par les adultes (Lehodey, Grandperrin & Marchal 1997).

iii) *Régime alimentaire*

Dans l'archipel des Canaries (Espagne), les béryx se nourrissent principalement de Téléostéens, sans montrer de grandes variations de régime alimentaire au cours du développement des individus (Dürr & González 2002).

iv) *Importance halieutique*

Etant reconnu pour la haute qualité de sa chair, le béryx fait l'objet de pêcheries commerciales là où cette espèce (ou une espèce proche *B. splendens*) est abondante : en Atlantique Nord dans les archipels formant la Macaronésie (Açores, Madère, Canaries, Cap-Vert) (Dürr & González 2002), dans le Pacifique en Nouvelle-Calédonie (Lehodey *et al.* 1992), en Nouvelle-Zélande (Massey & Horn 1990) et au Japon ainsi que dans l'océan Indien au niveau du banc la Saya de Malha. A La Réunion les qualités gustatives de cette espèce sont très appréciées, ce qui en fait une espèce à haute valeur commerciale (Bertrand, Le Ru & Evano 2012).

1.2.3. *Zambas*

Nom scientifique :	<i>Eumegistus illustris</i> Jordan & Jordan 1922
Noms vernaculaires français :	Brème noire, Zambas
Nom vernaculaire anglais :	Brillant pomfret
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Bramidae
Longueur maximale (Lf) :	100 cm
Poids maximal :	-
Taille à maturité (Lf) :	-
Longévité :	15 ans



© J. E. Randall

i) *Habitat, distribution, écologie*

La distribution du zambas semble étendue avec des observations dans toute la bande intertropicale : dans l'Atlantique au Brésil (Carvalho-Filho *et al.* 2009), dans le Pacifique aux Philippines (Bos & Gumanao 2013), à Hawaï (Mundy 2005) et Japon (Okiyama 1988) et dans l'océan Indien à La Réunion (Roos, Tessier & Taquet 2001). Espèce plutôt rare, elle est très peu documentée et la majorité des informations disponibles sur cette espèce provient des connaissances empiriques des pêcheurs. Considérée comme bathypélagique, elle exploiterait un intervalle de profondeur entre 250 m et 550 m (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). D'après les pêcheurs qui ciblent cette espèce, elle serait plus pélagique que les autres espèces présentées dans cette partie. En effet, alors que la plupart des espèces démersales profondes étudiées ici sont pêchées proche du fond, les zambas sont pêchés en pleine eau, proche de la surface les nuits sans lune. Ceci laisse supposer que cette espèce effectue des migrations verticales journalières. De plus les juvéniles seraient pêchés plus au large que les adultes.

ii) Croissance, longévité, reproduction

Très peu d'éléments sont actuellement disponibles sur la croissance et la reproduction de cette espèce. Le plus grand individu observé mesurait 1 m, pêché en 2011 à La Réunion (Roos *et al.* 2015). Une étude utilisant un os operculaire à la place des otolithes a estimé l'âge maximal des individus pêchés dans le cadre du programme DMX II à 15 ans (Mahé *et al.* 2016).

iii) Régime alimentaire

Aucune publication ne décrit le régime alimentaire de cette espèce à ce jour d'après les recherches menées.

iv) Importance halieutique

A La Réunion les qualités gustatives de cette espèce sont très appréciées ce qui en fait une espèce à haute valeur commerciale (Bertrand, Le Ru & Evano 2012). Composant 20% des captures d'espèces profondes en 2000, elle a été identifiée comme une espèce potentiellement intéressante commercialement (Roos, Tessier & Taquet 2001). En 2011, son abondance dans les captures a diminué de plus de 90%, ne composant plus que 1,8% des captures (Fleury, Aureche & Le Ru 2011).

1.2.4. Cabot de fond rayé

Nom scientifique :	<i>Epinephelus radiatus</i>
	Day 1871
Nom vernaculaire français :	Cabot rayé
Nom vernaculaire anglais :	Goldbanded jobfish
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Serranidae
Longueur maximale (Lt) :	70 cm
Poids maximal :	5,3 kg
Taille à maturité (Lt) :	29 cm
Longévité :	-



i) Habitat, distribution, écologie

Appartenant à un cortège d'au moins quatre espèces très semblables morphologiquement référées de manière générique à *Epinephelus morrhua* (les bandes ventrales d'*E. morrhua* ont une orientation plus horizontale que celles d'*E. radiatus*), le cabot de fond rayé est réparti en patches hétérogènes dans l'Indopacifique jusqu'en Mer Rouge (Goldshmidt *et al.* 1996; Heemstra *et al.* 2006; McIlwain *et al.* 2011; Sirajudheen & Kumar 2012). Sa distribution en

profondeur, son exploitation par des pêcheries artisanales à petite échelle et les problèmes d'identification sont des caractéristiques qui limitent les informations disponibles sur cette espèce.

Les individus de cette espèce changeraient d'habitat au cours de leur développement, fréquentant des eaux peu profondes aux stades juvéniles ; les adultes côtoieraient des profondeurs entre 80 m et 380 m (Bertrand, Le Ru & Evano 2012).

ii) Croissance, longévité, reproduction

Les premiers indices concernant le cycle reproducteur de cette espèce ont été récoltés durant le programme DMX II. L'âge à maturité semble être de 3 ans pour une taille de 37 cm (Roos *et al.* 2015).

iii) Régime alimentaire

Aucune donnée ne permet de constituer un point de référence concernant l'alimentation de cette espèce à notre connaissance.

iv) Importance halieutique

Comme beaucoup d'espèces de Serranidae, la chair d'*E. radiatus* est très appréciée ce qui en fait une cible des pêcheries artisanales. Suivies par le Système d'Information Halieutique (SIH) de La Réunion depuis 2010, les productions annuelles sont relativement stables et représentent en moyenne 12% à 15% des débarquements de la pêche profonde (sans tenir compte des captures accessoires abondantes) (SIH 2013). A l'heure actuelle, 84% des captures concernent des individus mâtures (Roos *et al.* 2015).

1.2.5. Vivaneau rouge

Nom scientifique :	<i>Etelis carbunculus</i>
	Cuvier 1828
Nom vernaculaire français :	Vivaneau rouge
Nom vernaculaire anglais :	Deep-water red snapper
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Lutjanidae
Longueur maximale (Lf) :	135 cm
Poids maximal :	35 kg
Taille à maturité (Lf) :	24 cm
Longévité :	32 ans



© efishalbum

i) *Habitat, distribution, écologie*

Distribuée largement sur les pentes des plateaux continentaux et insulaires du bassin Indopacifique, le vivaneau rouge est une espèce démersale fréquentant des fonds rocheux entre 90 m et 400 m (Brouard & Grandperrin 1983; Lehodey *et al.* 1992). Cette espèce affectionne les fonds avec des pentes importantes, favorisant les mouvements verticaux des masses d'eau ainsi que de leurs proies (Misa *et al.* 2013).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Très peu d'éléments sont actuellement disponibles sur le cycle reproducteur du vivaneau rouge. Cette espèce semble atteindre la maturité sexuelle entre la deuxième et la troisième année (entre 20 cm et 30 cm) (Brouard & Grandperrin 1983; Kelley & Moriwake 2012; Williams *et al.* 2013). Elle se reproduirait durant l'été austral, entre octobre et mai à La Réunion (Roos *et al.* 2015).

iii) *Régime alimentaire*

Cette espèce est décrite comme piscivore à Hawaï, se nourrissant à 98% de téléostéens (Haight 1993).

iv) *Importance halieutique*

Il s'agit d'une espèce commerciale ciblée par un grand nombre de pêcheries artisanales. A La Réunion, son importance relative dans les captures (exprimées en nombre) a augmenté de 8% en 2000 à 14% en 2011, ce qui masque une diminution du poids moyen des individus de 86% (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). La taille moyenne des individus pêchés (~25 cm) semble cependant toujours supérieure à la taille à première maturité (20 cm) (Roos *et al.* 2015).

1.2.6. *Vivaneau la flamme*

Nom scientifique :	<i>Eteliscoruscans</i>
	Valenciennes 1862
Nom vernaculaire français :	Vivaneau la flamme
Nom vernaculaire anglais :	Deep-water longtailsnapper
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Lutjanidae
Longueur maximale (Lf) :	120 cm
Poids maximal :	20 kg
Taille à maturité (Lf) :	40 cm
Longévité :	20 ans



i) *Habitat, distribution, écologie*

Espèce proche de la précédente, elle s'en distingue par des extrémités de nageoire caudale longues et filiformes et fréquente des eaux entre 40 m et 900 m. Sa distribution semble correspondre à celle du vivaneau rouge, c'est-à-dire dans l'ensemble de l'Indopacifique tropical et sub-tropical sur fonds rocheux à fort relief (Misa *et al.* 2013).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Pouvant atteindre jusqu'à 120 cm autour de 20 ans, le vivaneau la flamme deviendrait mature vers 4 ans (43 cm) (Roos *et al.* 2015). Sa période de reproduction s'étale sur six mois, de mars à août à La Réunion (Roos *et al.* 2015).

iii) *Régime alimentaire*

Son régime alimentaire paraît majoritairement composé de Téléostéens (81%), complété par du plancton gélatineux (Tuniciers pélagiques, 11%) (Haight 1993).

iv) *Importance halieutique*

Pêchée commercialement depuis 2000 à La Réunion, la taille moyenne des individus est passée de plus de 100 cm lors des premières campagnes à 40 cm en 2014 (Roos *et al.* 2015). La majorité des captures actuelles concerne donc des individus immatures (78% en nombre) ce qui pose des questions sur la viabilité des pêches sur ce stock (Roos *et al.* 2015). Son importance numérique dans l'ensemble des pêcheries profondes a diminué de 12% en 2000 à 0,5% en 2011 (Fleury, Aureche & Le Ru 2011).

1.2.7. Vivaneau gros-écaille

Nom scientifique :	<i>Pristipomoides multidens</i> Day 1871
Nom vernaculaire français :	Vivaneau gros-écaille
Nom vernaculaire anglais :	Goldbanded jobfish
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Lutjanidae
Longueur maximale (Lf) :	70 cm
Poids maximal :	6 kg
Taille à maturité (Lf) :	37 cm
Longévité :	30 ans



© PGFF

i) *Habitat, distribution, écologie*

A l'instar des deux espèces appartenant au genre *Etelis*, le vivaneau gros-écaille présente une distribution Indopacifique (Brouard & Grandperrin 1983; Lehodey *et al.* 1992; Newman *et al.* 2000). Des populations échantillonnées au nord de l'Australie présentent des caractéristiques biochimiques différentes, suggérant une isolation de ces populations et ainsi une faible capacité de dispersion (Newman *et al.* 2000).

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

La taille à maturité se situe autour de 37 cm (5 ans) pour une espèce pouvant atteindre une taille maximale de 70 cm dès la 14^e année, qui se conserve jusqu'à la longévité maximale reportée de 30 ans (Newman & Dunk 2003).

iii) *Régime alimentaire*

Des espèces proches du vivaneau gros-écaille (*P. filamentosus* et *P. sieboldii*) ont été décrites comme s'alimentant essentiellement de zooplancton : petits crustacés pélagiques, mollusques Thecosomata et Tuniciers (Haight 1993).

iv) *Importance halieutique*

Les observations aux débarquements ne distinguent cette espèce que depuis 2012 à La Réunion, laissant peu de recul sur l'évolution du stock. En 2013 elle constituait 25% des captures de démersaux profonds commerciaux (hors prises accessoires abondantes de requins zépines) (SIH 2013). La taille moyenne des individus pêchés dans le cadre d'une campagne d'évaluation des stocks (54 cm) reste supérieure à la taille à maturité de 37 cm, suggérant que 87,5% des captures de cette espèce concerne des adultes (Roos *et al.* 2015).

1.2.8. *Vivaneau cerf-volant*

Nom scientifique :	<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i> Valenciennes 1832
Noms vernaculaires français :	Cerf-volant, colas orné
Nom vernaculaire anglais :	Ornate jobfish
Classification Ordre/Famille :	Perciformes/ Lutjanidae
Longueur maximale (Lf) :	40 cm
Poids maximal :	-
Taille à maturité (Lf) :	20 cm
Longévité :	-



© efishalbum

i) Habitat, distribution, écologie

Le cerf-volant est réparti dans les parties tropicales des océans Indien et Pacifique. Cette espèce fréquente une gamme de profondeur comprise entre 70 m et 350 m. Absente des captures en 2000 lors des campagnes de prospection autour de La Réunion, son abondance dans les captures de poissons de fonds n'a fait qu'augmenter depuis, représentant aujourd'hui environ 16% de cette production (Roos *et al.* 2015).

ii) Croissance, longévité, reproduction

Avec une taille maximale de 40 cm, c'est la plus petite espèce considérée dans cette étude. Elle présente des traits d'histoire de vie différents des espèces profondes présentées jusqu'ici puisqu'elle semble avoir un taux de renouvellement plus rapide avec une maturité sexuelle atteinte en deux ans pour 20 cm (Roos *et al.* 2015). Au Japon elle se reproduit au printemps entre avril et août (Nanami 2011).

iii) Régime alimentaire

Aucune étude à ce jour n'existe sur la description de son régime alimentaire d'après les recherches effectuées.

iv) Importance halieutique

L'apparition récente de cette espèce dans les captures ainsi que la forte proportion (88%) d'individus mûres suggère que le taux d'exploitation actuelle ne remet pas en cause la pérennité de son exploitation. Présentant le taux de renouvellement le plus rapide des espèces profondes exploitées, il est possible que l'exploitation des plus grandes espèces ait permis à cette petite espèce ubiquiste de se développer rapidement (Roos *et al.* 2015).

1.2.9. Requin zépine

Nom scientifique :	<i>Squalus megalops</i> Macleay 1881
Noms vernaculaires français :	Requin zépine, Aiguillat à nez court
Nom vernaculaire anglais :	Shortnosespurdog
Classification Ordre/Famille :	Squaliformes/ Squalidae
Longueur maximale (Lf) :	80 cm
Poids maximal :	3 kg
Taille à maturité (Lf) :	50 cm
Longévité :	32 ans



© Encyclopaedia Britannica

i) *Habitat, distribution, écologie*

Appartenant à la famille des Squalidae, le requin zépine ne possède pas de nageoire annale mais possède une épine précédant chaque nageoire dorsale. La taxonomie des Squalidae n'étant pas encore fixée, des incertitudes persistent sur l'appellation de cette espèce : elle pourrait être composée d'un complexe d'espèces proches et d'autres noms ont pu lui être attribués dans la littérature (Marouani *et al.* 2012). Elle semble présenter une large distribution circumtropicale, de l'Australie (Braccini 2006) à la Méditerranée (Marouani *et al.* 2012). Cette espèce fréquenterait une gamme de profondeur comprise entre 50 m et 750 m mais serait particulièrement occurrente entre 200 m et 500 m (Roos *et al.* 2015). Une espèce proche (*Centrophorus squamosus*) possède un caractère migrateur le long des marges continentales européennes (Rodríguez-Cabello & Sánchez 2014). Ces espèces de requins profonds peuvent présenter de très fortes abondances sur des zones géographiques restreintes.

ii) *Croissance, longévité, reproduction*

Les requins ne possédant pas d'otolithes, les études sur leur croissance se basent soit sur les vertèbres ou sur les épines dorsales lorsqu'il y en a. La maturité sexuelle semble être atteinte en 10 ans, au tiers de la longévité maximale de cette espèce (autour de 30 ans) (Braccini 2006). Avec une reproduction toute l'année (Roos *et al.* 2015), les femelles mettent bas à des petits mesurant entre 18 cm et 24 cm (Braccini *et al.* 2007).

iii) *Régime alimentaire*

Les requins zépine étudiés en Australie avaient un régime alimentaire très équilibré entre Céphalopodes, Crustacés et Téléostéens (Braccini, Gillanders & Walker 2005) tandis que des Téléostéens mésopélagiques (famille des Myctophidae) étaient la proie largement majoritaire

d'individus pêchés en Afrique du Sud (Ebert, Compagno & Cowley 1992). Des petits individus (~20 cm) ont été retrouvés dans des estomacs d'une grande espèce de raie profonde (*Raja wallacei*) (Smale & Cowley 1992).

iv) *Importance halieutique*

Le requin zépine ne semble pas faire l'objet d'une pêcherie spécifique à La Réunion bien que localement abondant. Des espèces proches écologiquement sont vendues en France métropolitaine sous le nom commercial de saumonette (utilisé pour les roussettes, les émissoles et les aiguillats dont fait partie *S. megalops*). Ce nom étant générique, il est difficile de présenter des statistiques fiables sur le commerce et la consommation de cette espèce en particulier. A La Réunion, *S. megalops* n'est pas commercialisé et constitue donc une prise accessoire à la pêche de fond, parfois très abondante (composant jusqu'à 72% des captures exprimées en poids, Fleury et al. 2011).

2. Outils méthodologiques

L'importance des connaissances sur l'écologie trophique dans la compréhension des écosystèmes a motivé le développement de nombreuses techniques d'étude comportant chacune ses avantages et inconvénients propres (Tableau III.1). Ces méthodes permettent d'étudier différents aspects de l'alimentation : les proies techniquement ingérables parmi lesquelles une fraction sera effectivement ingérée, puis digérée, conduisant à la séparation de ce qui est assimilé et de ce qui est rejeté. L'étude de la morphométrie d'une espèce permet par exemple de définir des catégories de proies dont elle est capable de se nourrir (au vu de sa capacité de nage, de l'ouverture de sa bouche, etc.) mais ne permet pas de d'établir un lien de prédation effectif. Les observations directes (par un observateur ou par caméra embarquée), tout comme l'analyse du contenu stomacal (par lavage d'estomac ou dissection létale), permettent quant à elles d'établir un lien formel de prédation avec une forte résolution taxonomique des proies. Cependant au cours de la digestion seule une fraction des aliments ingérés est assimilée dans les tissus, le reste étant évacué par les fèces. Plusieurs techniques biochimiques appliquées aux tissus des prédateurs permettent de quantifier la fraction assimilée des nutriments ingérés, telles que la composition en acide gras, les teneurs en éléments traces métalliques ou les ratios isotopiques du carbone et de l'azote. Ces méthodes biochimiques possèdent les caractéristiques communes d'être intégratives et donc des indicateurs à long terme du régime alimentaire. Elles impliquent un travail de laboratoire parfois long et complexe, faisant intervenir du matériel de mesure coûteux, qui oblige souvent de recourir à des prestations extérieures pour les analyses. Enfin, lorsqu'elles sont disponibles, l'étude de la composition des fèces par dissection ou par analyse ADN renseigne sur les aliments rejetés. L'équation classique considère la nourriture ingérée comme la somme des aliments assimilés et rejetés (Chiaradia *et al.* 2014).

Dans le cadre de ce travail de thèse, les régimes alimentaires des espèces océaniques, côtières et profondes ont été étudiés à l'aide de deux techniques parmi celles présentées précédemment : des contenus stomacaux et des ratios isotopiques au carbone et à l'azote. Ce choix est issu d'un compromis entre faisabilité, coûts, diversité des informations apportées et données disponibles sur d'autres compartiments. En effet, des travaux précédents se sont penchés sur la caractérisation isotopique de divers compartiments autour de La Réunion (sources de matière organique, tortues, dauphins, petits poissons pélagiques associés aux récifs artificiels, écosystème corallien). Les résultats obtenus au cours de cette thèse pourront alors alimenter ces connaissances récemment acquises (voir Chapitre VIII).

Tableau III.1 : Principales caractéristiques de différentes méthodes d'étude des régimes alimentaires des organismes.

Outil	Avantages	Inconvénients	Type de nourriture étudiée
Physiologie	Définition de groupes fonctionnels	Protocoles complexes	Ingérable
Morphométrie	Définition de groupes fonctionnels	Informations qualitatives sur le régime alimentaire	
Observations directes	Identification taxonomique des proies potentiellement précise Caractérisation des conditions de prédation	Long Difficile à mettre en place sur beaucoup d'espèces	Ingérée
Contenus stomacaux	Identification taxonomique des proies potentiellement précise	Dernière prise alimentaire Taux de digestion variable d'une catégorie de proie à l'autre	
Isotopes stables	Quantitatif Marqueur à long terme	Prérequis méthodologiques importants Faible précision taxonomique des proies	Assimilée
Acides gras	Quantitatif Marqueur à long terme	Prérequis méthodologiques Protocole complexe Faible précision taxonomique des proies	
Eléments traces métalliques	Marqueur à long terme Liens avec les risques sanitaires	Protocole complexe Faible précision taxonomique des proies	
Dissection de fèces	Non-invasif Identification taxonomique des proies potentiellement précise	Marqueur à court terme Très peu faisable sur les organismes marins	Rejetée

2.1. Contenus stomacaux

« La pêche était terminée ; il n'y avait plus rien à craindre de la part du monstre [un requin marteau, ndlr] ; la vengeance des marins se trouvait satisfaite, mais non leur curiosité. En effet, il est d'usage à bord de tout navire de visiter soigneusement l'estomac des requins. Les matelots connaissent sa voracité peu délicate, s'attendent à quelque surprise, et leur attente n'est pas toujours trompée. »

C'est ainsi que Jules Verne décrit, dans son ouvrage « Les enfants du capitaines Grant » publié en 1868, la pêche d'un requin marteau qui marquera le début d'une longue aventure dont l'origine n'est autre que le contenu de l'estomac de ce spécimen. Cet extrait illustre que l'analyse des contenus stomacaux est la méthode la plus intuitive et simple à mettre en place pour l'étude des régimes alimentaires des animaux. C'est pourquoi cette méthode est aussi la plus couramment et anciennement utilisée. La qualité des résultats qui en sont issus dépend de

la capacité des observateurs à identifier les restes de proies partiellement digérées ainsi qu'à traduire statistiquement ces observations.

2.1.1. Facteurs influençant le taux de digestion des proies

De nombreuses études ont cherché à décrire les facteurs influençant le temps de résidence des proies dans le système digestif des prédateurs, produisant des résultats souvent différents d'une étude à l'autre ce qui limite les interprétations et extrapolations. Ces différences entre études empêchent l'établissement de facteurs de corrections robustes mais permet l'identification de sources de variations importantes. Les trois principaux facteurs influençant le temps de résidence des proies dans le tractus digestif des prédateurs sont la nature des proies, l'espèce de prédateur et la température du milieu (Wetherbee, Gruber & Cortes 1990; Newton, Wraith & Dickson 2015; Klinger *et al.* 2016). Dans cette partie, certains exemples sont tirés de deux synthèses bibliographiques : Wetherbee, Gruber & Cortes (1990) et Bowen & Iverson (2013) ; auxquelles le lecteur est invité à se référer pour plus de détails sur les mises en évidence empiriques qu'elles récapitulent.

Intuitivement, les tissus mous comme les muscles sont digérés plus rapidement que les tissus durs comme les os. Le taux de digestion dépend donc à la fois de l'espèce consommée et du tissu considéré. Ainsi des proies appartenant aux groupes des Polychètes ou des Siponcles sont digérées beaucoup plus vite que des Crustacés, Gastéropodes ou Téléostéens (Sheffield *et al.* 2001; Couturier *et al.* 2013). Autre conséquence : différents tissus d'un même organisme ne sont pas digérés à la même vitesse. Si la peau et les muscles des Téléostéens sont digérés en 6 – 9 h dans l'estomac des phoques (*Halichoerus grypus*), les otolithes calcifiés mettent jusqu'à 15 h de plus à se dissoudre (Bowen & Iverson 2013). En effet, l'estomac des prédateurs étant un milieu acide, avec des pH descendant jusqu'aux alentours de 1 dans les estomacs des requins pointes noires *Carcharhinus melanopterus* (Papastamatiou, Purkis & Holland 2007), les pièces calcifiées s'y dissolvent bien qu'elles présentent peu d'intérêts énergétiques. Les becs chitineux des Céphalopodes, qui contrastent avec leur chair riche en protéines rapidement digérée, sont moins sensibles à l'acidité et persistent plus longtemps que les otolithes dans l'estomac des prédateurs (Bowen & Iverson 2013). Globalement, il semblerait que la quantité d'aliments de petite taille facilement digérables, contenus dans l'estomac, décroît de manière exponentielle tandis que celle des aliments de grande taille et/ou difficilement digérables décroît linéairement en fonction du temps (Wetherbee, Gruber & Cortes 1990).

Les stratégies digestives des organismes marins s'inscrivent dans un spectre continu de

paramètres physiologiques dont les bornes sont formées par la maximisation de leur rendement digestif d'une part et de leur cinétique digestive d'autre part (Jhaveri, Papastamatiou & German 2015). La première stratégie consiste en des temps de résidence des proies dans le tractus digestif importants, des prises alimentaires peu fréquentes sur les proies de grande taille digérées entièrement. La deuxième borne se caractérise par une consommation régulière de petites proies, digérées partiellement et rapidement (Jhaveri, Papastamatiou & German 2015). L'implication de micro-organismes capables de dégrader la chitine et la cellulose dans la digestion du requin marteau (*Sphyrnatiburo*), ainsi que le temps de résidence élevé des aliments dans son tractus digestif en fait un exemple d'organisme maximisant le rendement de sa digestion (Jhaveri, Papastamatiou & German 2015). Le temps minimum de rétention des proies dans le tractus digestif des requins serait de 68 h à 82 h pour une moyenne comprise entre 2 et 6 jours avec un maximum de 18 jours chez des petites espèces profondes proches du requin zépine (Wetherbee, Gruber & Cortes 1990). Ces temps peuvent cependant être beaucoup plus importants, avec l'observation de dorades coryphènes en parfait état dans l'estomac d'un requin tigre maintenu en captivité durant un mois. Les raisons et mécanismes impliqués dans la préservation de la nourriture contenue dans leur estomac sont inconnus et ces observations, rares, ne semblent pas refléter un comportement naturel (Wetherbee, Gruber & Cortes 1990). Il apparaît que les aliments transitent dans les organes digestifs des requins à un rythme relativement lent comparé à la plupart des Téléostéens chez lesquels les aliments traversent le système digestif en moins de 50 h (Wetherbee, Gruber & Cortes 1990).

De plus, ces stratégies digestives semblent influencées à la fois par la température de l'organisme (Newton, Wraith & Dickson 2015) et par celle du milieu ambiant (Klinger *et al.* 2016). Ainsi le requin mako (*Isurus oxyrinchus*), capable de maintenir la température de ces viscères 4°C au-dessus de la température de l'eau ambiante (Sepulveda *et al.* 2004), possède-t-il une activité enzymatique supérieure à celle des requins peau bleue (*Prionace glauca*) et renard (*Alopias vulpinus*), strictement poïkilothermes (Newton, Wraith & Dickson 2015). Cela lui permet probablement de digérer ses proies plus rapidement, mais nécessite en revanche un apport plus régulier en nourriture du fait de la dépense énergétique requise pour la production de chaleur interne (Newton, Wraith & Dickson 2015). Enfin, la digestion d'un organisme est influencée par la température ambiante. La digestion du thon jaune (*T. albacares*) est par exemple plus rapide et plus efficace à 24°C qu'à 20°C mais nécessite plus d'énergie oxydative (plus de consommation de dioxygène) (Klinger *et al.* 2016).

Ces facteurs de variation du taux de digestion impliquent des biais dans l'expression quantitative de l'alimentation des prédateurs sur la base de leurs contenus stomacaux. En effet, l'importance des organismes ne présentant pas de partie dure facilement identifiable (comme le plancton gélatineux) est sous-évaluée tandis que celle des organismes comportant des pièces solides persistantes est surévaluée (coquilles des Gastéropodes, otolithes des Téléostéens, becs des Céphalopodes, exosquelette des Crustacés) (*e.g.* Santos *et al.* 2012). Il convient également de considérer avec précaution les résultats des comparaisons quantitatives des taux de réplétions stomacaux (estimateur particulièrement dépendant du temps de résidence des proies dans l'estomac) d'individus fréquentant des milieux thermiquement différents (comme les espèces de surface et les espèces profondes).

2.1.2. Identification des proies

Contrairement aux inventaires de la biodiversité d'un milieu se basant sur des individus entiers et en bon état, les observateurs étudiant les contenus stomacaux sont confrontés à des proies partiellement digérées, souvent découpées en plusieurs morceaux, ce qui nécessite des critères d'identification particuliers. Les tissus sensibles comme les nageoires étant les premiers à se dégrader mécaniquement lors de l'acte de prédation ou en contact avec les enzymes gastriques, l'identification des contenus stomacaux se base la plupart du temps sur des pièces dures et persistantes des organismes marins. La composition des nageoires en rayons durs et mous est donc un exemple de critère répandu pour l'identification des espèces de Téléostéens (Smith & Heemstra 1986) mais difficile à utiliser dans le cadre de restes stomacaux. C'est aussi le cas de la couleur de l'épiderme et du positionnement des photophores (critère important pour la détermination des Myctophidae) qui sont très fragiles et souvent altérés par les enzymes digestives.

Les pièces dures les plus utilisées dans le cadre de l'analyse du chyme gastrique sont les otolithes pour les Téléostéens, les becs des Céphalopodes et l'exosquelette des Crustacés (Figure III.7). Les otolithes sont des concrétions minérales (calcifiées) de l'oreille interne des Téléostéens jouant un rôle dans l'équilibration de l'organisme dont la forme est spécifique de chaque espèce (Smale, Watson & Hecht 1995). Étant inertes, la composition chimique des otolithes reflète celle du milieu ambiant au moment de sa formation. Leur développement est marqué par des stries de croissance annuelles, permettant ainsi des analyses des histoires de vie des individus (Riou *et al.* 2016).

Les Céphalopodes se caractérisent généralement par leur corps mou, à l'exception de leurs becs chitinisés (Figure III.7 B). Ceux-ci se composent de deux parties dont la partie supérieure s'emboîte dans la partie inférieure. Très dur au niveau du bord tranchant, la composition chimique des becs n'est pas constante sur toutes les parties du bec, devenant progressivement plus mou et flexible vers son point d'attache au tissu musculaire (Miserez *et al.* 2008). Seules les parties inférieures des becs font l'objet de clé de détermination permettant de reconnaître les différentes espèces (Clarke 1986).

Les crustacés sont des animaux dont le corps est recouvert d'un exosquelette chitinisé incrusté de carbonate de calcium. Les différentes espèces se distinguent alors sur des critères tels que le nombre de pattes, la présence de certains éléments comme un rostre ou des pinces, la fusion de différentes portions du corps, l'ordre d'empilement de différents segments ou encore la forme de pièces particulières comme le telson (Foster, Thoma & Heard 2004) (Figure III.7 C).

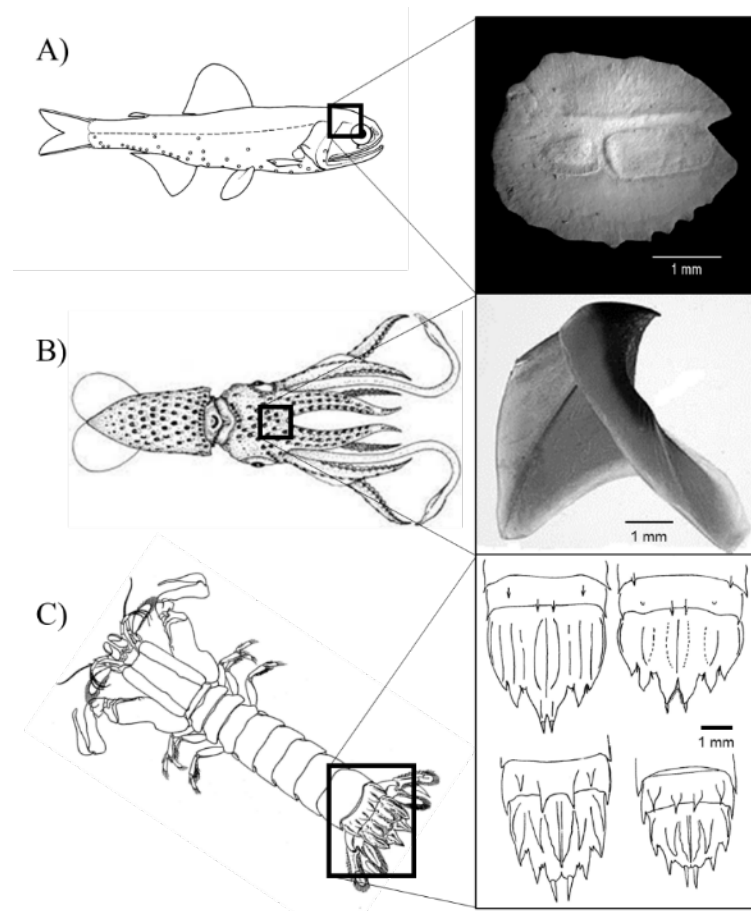


Figure III.7 : Représentation schématique de la localisation des pièces dures des principaux taxa. A) Otolithe calcifiée de l'oreille interne, exemple du Myctophidae *Diaphus problematicus* (source : <http://porites.geology.uiowa.edu/>). B) Bec inférieur de calmar, exemple du Teuthide *Histoteuthis sp* (source : National Museum of Nature and Science Japan). C) Telson des Stomatopodes, exemple des *Pseudosquilla* spp (source : Serène 1962).

2.1.3. Expression et analyse

Dans un premier temps, avant l'application de transformations, de visualisations ou de tests statistiques, l'importance d'une catégorie de proies dans le régime alimentaire d'un prédateur peut être exprimée de trois manières distinctes : en fréquence d'occurrence, en nombre ou en poids (Hyslop 1980).

La fréquence d'occurrence se calcule comme le nombre d'estomacs contenant une catégorie de proies divisée par le nombre total d'estomacs disséqués. C'est donc l'estimateur le plus simple, le plus rapide à mettre en place expérimentalement car il se base uniquement sur des données de présence/absence. En tant que tel, cet estimateur ne permet pas de rendre compte de la quantité retrouvée dans chaque estomac. Mathématiquement, la fréquence d'occurrence est une variable non-extensive, ou intensive, c'est-à-dire qu'elle ne s'additionne pas. La somme des fréquences d'occurrence calculées pour un groupe d'individus ne sera donc pas égale à 100, bien qu'exprimée en pourcentage.

Les importances numérique et gravimétrique (en poids) d'une catégorie de proies sont des indicateurs alternatifs permettant de représenter la quantité retrouvée dans chaque estomac. Ils reviennent à diviser le nombre ou la masse cumulé(e) d'une catégorie de proies par le nombre ou la masse de l'ensemble des proies retrouvées respectivement. Afin de dénombrer les proies morcelées, une seule partie identifiable doit être considérée par groupe zoologique et par estomac analysé. Pour les Téléostéens, le nombre de mâchoires inférieures, de queues ou le nombre maximum d'otolithes droits ou gauches peuvent être utilisés. De même, le plus grand nombre de becs inférieurs ou supérieurs peut être utilisé pour estimer le nombre de Céphalopodes tandis que pour les Crustacés, le nombre de telsons, de céphalothorax ou de paires d'yeux peuvent être comptés. L'important est de n'utiliser qu'un seul critère par groupe zoologique et par estomac afin de ne pas compter plusieurs fois le même individu (une fois pour les yeux et une fois pour le telson par exemple). Cette méthode implique une sous-estimation systématique du nombre de proies par estomac. Par son expression en termes de nombre d'individus consommés, l'importance numérique est plutôt adaptée à des interprétations en termes de dynamique des populations, concernant par exemple l'influence d'un prédateur sur le développement démographique de ces proies. Une variante consiste à exprimer le nombre d'individus d'une catégorie de proies non pas relativement à l'ensemble des proies retrouvées dans tous les estomacs observés mais uniquement aux proies retrouvées dans les estomacs qui contiennent au moins un individu de la catégorie étudiée. Cette variante a l'avantage de se baser uniquement sur la présence d'une proie (évitant le biais lié à des faux négatifs) et permet une représentation graphique intéressante pour représenter la répartition des niches trophiques individuelles au sein d'une population (voir Chapitre VI). Cependant cette transformation conduit à l'élaboration d'une variable non-additive, comme la fréquence d'occurrence. Lors de l'expression en masse d'une proie, il convient de tenir compte du taux de digestion (voir paragraphe 2.1.1) afin de ne pas sous-estimer la contribution d'organismes dont seules quelques parties résistantes persistent dans les

estomacs. Des équations allométriques permettent de relier la taille des otolithes, des becs et des céphalothorax à la taille puis au poids total des individus (Potier *et al.* 2011). Cette méthode nécessite donc des analyses supplémentaires chronophages relativement à la fréquence d'occurrence. L'importance gravimétrique est adaptée à des interprétations trophodynamiques (physiologie de la digestion, transfert de matière organique contaminée par des biotoxines ou des métaux lourds). Ces deux indicateurs sont biaisés par la masse individuelle des proies : des petites proies très abondantes auront le même poids qu'une seule grosse proie. Par conséquent, l'expression numérique surévalue l'importance des petites proies (larves de Crustacés par exemple) dans la constitution tissulaire d'un prédateur.

Ces trois indicateurs portent donc des informations différentes et complémentaires, et nécessitent un effort d'observation graduel. Afin d'obtenir un indice synthétisant l'ensemble des informations portées par ces trois indicateurs, Cortés (1997) propose l'utilisation de l'indice d'importance relative (IRI), qui se calcule comme le produit de la fréquence d'occurrence avec la somme de l'importance numérique et gravimétrique. Par son aspect synthétique cet indice facilite les comparaisons entre espèces et est proposé comme mesure standard dans les analyses alimentaires (Cortés 1997). Cependant il souffre d'une forte sensibilité à la résolution taxonomique utilisée. Les groupes de proies identifiées avec une forte résolution taxonomique (à l'espèce par exemple) sont sous évalués par rapport aux groupes identifiés avec une faible résolution taxonomique (au phylum par exemple) (Hansson 1998). Ce biais est initialement dû à la non-additivité de la fréquence d'occurrence mais est amplifié lors du calcul de l'IRI. Il est donc conseillé de ne l'utiliser que pour des comparaisons au sein de la même étude (considérant le même découpage taxonomique des proies d'une espèce de prédateur à l'autre) mais pas entre différentes études (Hansson 1998).

Bien qu'il paraisse intuitif que l'augmentation du niveau de détail apporte plus d'informations, il semble que cela puisse aussi introduire des biais additionnels. Ainsi certains auteurs suggèrent-ils que la fréquence d'occurrence, qui est l'indicateur le plus simple et le moins informatif, soit aussi le plus robuste (Sheffield *et al.* 2001; Baker, Buckland & Sheaves 2014).

De manière générale, les contenus stomacaux sont biaisés par l'opportunisme alimentaire de certaines espèces (Helfman *et al.* 2009) et ne renseigne que sur les comportements alimentaires à court terme (Hyslop 1980). La composition de l'estomac d'un prédateur de niveau trophique élevé à un instant donné n'est donc pas représentative de son régime

alimentaire moyen. Il faut donc un grand nombre d'échantillons afin de limiter le risque d'interpréter des faux négatifs (proie consommée mais non retrouvée dans les estomacs). Cette limitation prend une ampleur importante lors de l'étude de prédateurs apicaux épars difficiles à capturer, tels que les requins. Lorsque l'opportunisme d'un prédateur ne peut pas être compensé par le nombre d'individus échantillonnés, les contenus stomacaux apportent une information principalement qualitative dont seule la présence d'une proie est interprétable (et non son absence). Dans le but de compenser ces problèmes, les études trophiques utilisent plusieurs méthodes complémentaires, associant notamment des traceurs chimiques à long terme aux contenus stomacaux, tels que les isotopes stables.

2.2. Isotopes stables

2.2.1. Définition

Les isotopes sont plusieurs formes d'un même élément qui diffèrent par le nombre de neutrons dans leurs noyaux. Ils sont dits stables lorsqu'ils ne subissent pas de désintégration radioactive. Leurs concentrations sont donc constantes dans un système isolé. A l'échelle atomique, les propriétés chimiques fondamentales permettant de distinguer les éléments chimiques les uns des autres sont conditionnées par le nombre de protons et d'électrons (appelé numéro atomique). Deux isotopes d'un même élément ne se distinguant que par leur nombre de masse, ils présentent les mêmes propriétés chimiques fondamentales et participent donc aux mêmes réactions. La plupart des éléments ne se composent que de peu d'isotopes stables, c'est le cas notamment de l'azote (N) et du carbone (C) qui se présentent sous deux formes stables : ^{14}N et ^{15}N ; ^{12}C et ^{13}C (Fry 2006). Bien que faible, les neutrons possèdent une masse ($1,675 \times 10^{-27}$ kg) qui induit donc une petite différence entre deux isotopes d'un même élément permettant de distinguer une forme légère abondante (*e.g.* ^{14}N et ^{12}C) d'une forme lourde et souvent rare d'un élément (*e.g.* ^{15}N et ^{13}C) (Fry 2006). Cette différence de masse induit une légère différence de réactivité. Dans les réactions cinétiques, l'isotope léger réagit plus vite que le lourd (Fry 2006). La concentration relative de l'isotope léger dans les produits d'une réaction cinétique est ainsi plus importante que dans les réactifs : phénomène appelé fractionnement isotopique. A l'inverse, des processus de mélange existent, ils tendent à l'homogénéisation des concentrations isotopiques des réactifs. Ces deux mécanismes de fractionnement et de mélange permettent d'observer une répartition hétérogène des concentrations relatives de chaque forme isotopique dans le temps et dans l'espace. L'étude des isotopes stables renseigne sur la nature des réactions physico-chimiques responsables de la modification de leurs concentrations entre

deux systèmes. Les ratios isotopiques de nombreux éléments sont utilisés dans différents domaines comme la géologie, la paléontologie, l'hydrologie et l'écologie. Les principaux éléments d'intérêt pour l'étude des matrices biologiques sont ceux dont le cycle comporte une partie organique. Ainsi tous les principaux éléments composant la matière organique ont un intérêt substantiel tels que l'hydrogène (^1H , ^2H), l'oxygène (^{16}O , ^{18}O), le soufre (^{32}S , ^{34}S), le carbone (^{12}C , ^{13}C) et l'azote (^{14}N , ^{15}N). Parmi l'ensemble des éléments étudiables, la suite de cette étude se concentre sur l'utilisation du carbone et de l'azote dans la détermination de l'alimentation des organismes, qui est un outil couramment utilisé dans le domaine de l'écologie alimentaire (Peterson & Fry 1987; Kelly 2000; Post 2002).

2.2.2. Mesures et notation

La mesure des ratios isotopiques du carbone et de l'azote dans des échantillons solides fait intervenir une méthode spécifique de spectrométrie qui combine un analyseur élémentaire avec un spectromètre de masse (EA-IRMS, Elemental Analysis – Isotope Ratio Mass Spectrometry) (Figure III.8). L'analyseur élémentaire transforme les échantillons solides en gaz (CO_2 et N_2) via une chaîne de réactions d'oxydation et de réduction après une combustion instantanée. Ces gaz sont ensuite séparés dans une colonne chromatographique après élimination des halogénures, des sulfures et de l'eau, puis passent dans le spectromètre de masse pour l'analyse de l'abondance isotopique. Dans le spectromètre de masse les gaz purs sont ionisés avant d'être soumis à un fort champ magnétique qui sépare les molécules en fonction de leur masse (Figure III.8). Ce processus s'effectue dans des conditions de vide ($<10^{-6}$ bars) et la migration se fait dans un flux continu d'hélium.

Les abondances isotopiques sont exprimées en pour mille (‰) avec la notation conventionnelle (Peterson & Fry 1987) :

$$\delta X = \frac{(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}})}{R_{\text{standard}}} \times 1000$$

Où X représente un élément (^{13}C ou ^{15}N) et R correspond au rapport $[^{13}\text{C}]/[^{12}\text{C}]$ ou $[^{15}\text{N}]/[^{14}\text{N}]$. Les spectromètres de masse étant plus efficaces pour mesurer une différence entre deux échantillons que pour mesurer des abondances isotopiques absolues, il est nécessaire de rapporter le ratio isotopique d'un échantillon à celui d'un standard de composition connue. Il s'agit pour le carbone des valeurs du test de *Belemnitella americana* du site fossilifère de Pee Dee, en Caroline du Sud (USA) (ou Pee Dee Belemnite, ou PDB), et pour l'azote du ratio de

l'air atmosphérique (Fry 2006)

2.2.3. Les isotopes du carbone renseignent sur l'origine de la matière organique

La photosynthèse est l'une des principales réactions qui gouvernent la circulation des isotopes du carbone dans la biosphère car elle permet le passage du carbone inorganique atmosphérique (CO_2) au carbone organique (glycéraldéhyde, oxaloacétate, etc). Or l'affinité de l'enzyme fixatrice du carbone n'est pas la même pour les deux formes isotopiques de cet élément, ce qui induit une modification des abondances relatives de ces isotopes par rapport à celles observées dans le milieu par un processus de fractionnement. Le $\delta^{13}\text{C}$ permet donc de distinguer les différentes sources de matière organique car les différents groupes de producteurs primaires assimilent différemment les isotopes lourd et léger lors de la photosynthèse (Peterson & Fry 1987). Le $\delta^{13}\text{C}$ d'un producteur primaire dépend non seulement de sa physiologie (nature de l'enzyme fixatrice³⁸) mais aussi de son environnement trophique. Ainsi, le phytoplancton présente généralement des gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ supérieures à celles des plantes en C3, bien qu'utilisant le même processus de fixation (respectivement $\delta^{13}\text{C} = -22\text{‰}$ et -29‰ à titre d'illustration) (Kelly 2000; Fry 2002). Cette différence est due à l'utilisation de bicarbonate (HCO_3^- , principale source de carbone dans l'océan) qui, suite au passage du carbone atmosphérique dans l'eau, est enrichi en ^{13}C par rapport à l'air, source de carbone des plantes terrestres (Fry 2002). Situées à l'interface entre les écosystèmes marins et terrestres, les zones côtières ont une production biologique influencée par différentes sources de matière organique. A la production phytoplanctonique de la colonne d'eau s'ajoute une production benthique (algues, herbiers et/ou microphytobenthos) ainsi que des apports terrigènes charriés par les fleuves et/ou le ruissellement des eaux de pluie (Riera & Richard 1996). Les multiples origines de la matière organique côtière complexifient l'établissement de critères pour la caractérisation de ces milieux. Le Tableau III.2 présente les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des principales sources de matière organique (MO) des réseaux trophiques côtiers. De plus, le $\delta^{13}\text{C}$ ne varie pas beaucoup d'un niveau trophique à l'autre, avec un enrichissement généralement compris entre 0,2‰ et 1‰ par niveau trophique (McCutchan Jr *et al.* 2003). Il s'agit donc d'un traceur des sources de matière organique au sein du réseau trophique.

³⁸**Enzyme fixatrice** : enzyme catalysant des réactions au cours desquelles le carbone inorganique (sous forme de CO_2) est fixé à une molécule organique sous forme de groupe carboxyle. Il s'agit par exemple de la RuBisCO - ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase - ou de la PEP - phosphoénolpyruvate - carboxylase.

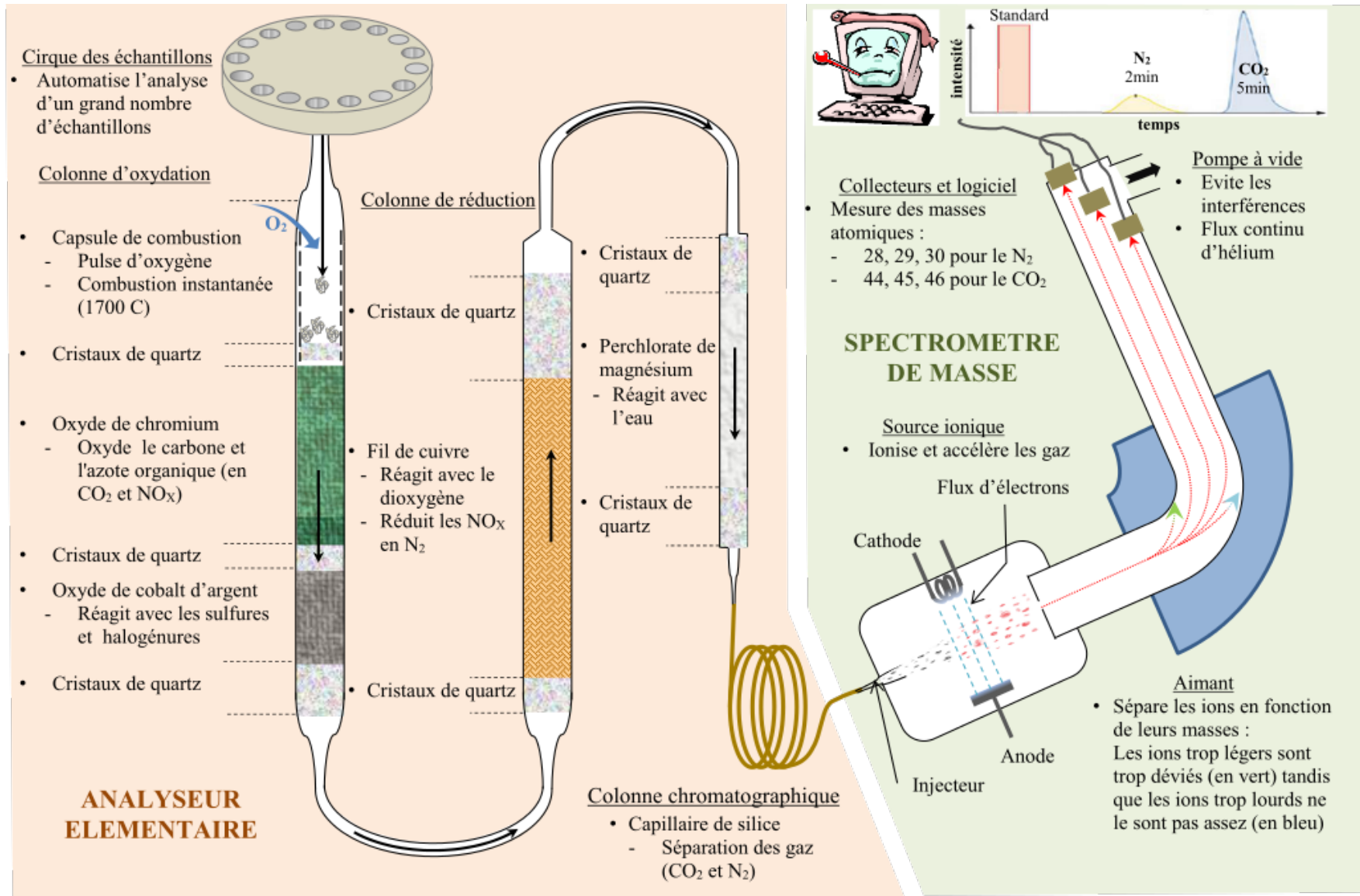


Figure III.8 : Schématisation de la technique EA-IRMS pour les mesures d'abondances isotopiques.

Tableau III.2 : Exemples de gammes de valeurs des sources de matière organique (MO) dans les milieux aquatiques côtiers.

Source de MO	Type	$\delta^{13}\text{C}$	Références
Phytoplancton	Océanique	~-22‰	Bidigare <i>et al.</i> 1997, Kolasinski <i>et al.</i> 2012
	Côtier	~-20‰	
Macrophytes		-12‰ à -16‰	Hemminga <i>et al.</i> 1994, Cresson <i>et al.</i> 2012
Macroalgues		-15‰ à -18‰	
Mangrove		-23‰	Heithaus <i>et al.</i> 2011
Plantes terrestres		-28‰ à -30‰	Riera & Richard 1996, Fry 2002, Kolasinski <i>et al.</i> 2011
Coraux		-14‰ à -17‰	Courtial 2014

2.2.4. Les isotopes de l'azote renseignent sur le niveau trophique

Le cycle de l'azote est l'un des plus importants pour la biosphère, car c'est souvent l'élément limitant proximal des réactions comme la croissance des végétaux (Fry 2006). Ceci implique que cet élément est souvent utilisé par les producteurs primaires dès qu'il est disponible dans le milieu, sans distinction entre les formes lourde et légère, donc sans fractionnement (Fry 2006). C'est la raison pour laquelle il est difficile de distinguer deux producteurs primaires sur ce critère : leurs ratios isotopiques à l'azote seront souvent très proches de celles de leurs milieux. Des processus de fractionnement ont tout de même lieu au court du cycle de l'azote, notamment lors de la transformation de la matière organique d'un niveau trophique au suivant. D'une part, l'assimilation des composés azotés dans le tube digestif implique un enrichissement des fèces et un appauvrissement de la matière absorbée en ^{15}N . D'autre part, la conversion des acides aminés (dont la dégradation est une source d'énergie pour les cellules) produit un enrichissement des tissus et un appauvrissement des déchets azotés (urée, acide urique) en ^{15}N . Ces deux mécanismes ont donc des effets antagoniques dont le bilan dépend de l'intensité relative des différents processus. Le fractionnement induit par la dégradation des composés azotés étant plus important que celui induit par leur assimilation, le $\delta^{15}\text{N}$ augmente d'environ 2 à 4‰ par niveau trophique (Post 2002; McCutchan Jr *et al.* 2003; Sponheimer *et al.* 2003). Ceci permet l'utilisation du $\delta^{15}\text{N}$ comme un indicateur de niveau trophique dans de nombreuses études (*e.g.* Fisk *et al.* 2002, Domi *et al.* 2005, Bergamino *et al.* 2011, Drymon *et al.* 2011).

En théorie, l'analyse du plan isotopique représentant les ratios à l'azote en fonction des ratios en carbone permet donc de reconstruire les flux de matière organique au sein des réseaux trophiques (Figure III.9). Cette figure représente les positions relatives de différents organismes d'un réseau trophique théorique sur le plan isotopique. Les sources de matière organique

(phytoplancton et coraux) y sont distinguables par leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et cette différence se propage le long des deux chaînes alimentaires qui en dépendent. Les organismes qui s'alimentent d'une unique proie présenteraient des valeurs isotopiques supérieures à celles de cette proie, d'une unité sur l'axe horizontal et de trois unités sur l'axe vertical (flèches orange indiquant une dépendance à 100% sur la Figure III.9). Un prédateur se nourrissant d'un mélange de proies se situerait alors décalé d'une et de trois unités par rapport au barycentre des valeurs isotopiques de ses proies pondérées par leurs proportions dans son régime alimentaire (voir emplacement du requin se nourrissant de deux proies sur la Figure III.9).

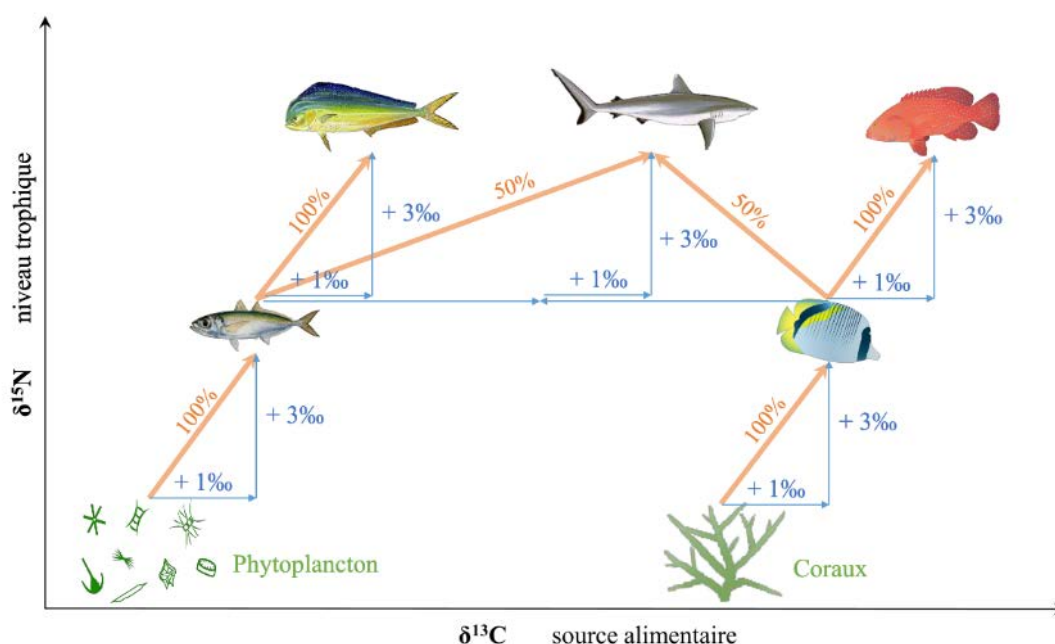


Figure III.9 : Schéma conceptuel des variations isotopiques au sein d'un réseau trophique théorique alimenté par deux sources de matière organique.

Cette situation représente un cas de figure théorique dans lequel seul le régime alimentaire influence les valeurs de ratios isotopiques des organismes. Or en pratique de nombreux autres facteurs interviennent et peuvent être à l'origine de variations isotopiques. Certains de ces facteurs de variation peuvent être un avantage à l'utilisation de cette méthode tandis que d'autres compliquent les interprétations.

2.2.5. Sources de variations

i) Environnement isotopique

Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote des sources de matière organique présentent des variations à différentes échelles spatiales depuis les bassins océaniques (Figure III.10)

jusqu'à des échelles de l'ordre de quelques centaines de mètres. Deux prédateurs ayant le même régime alimentaire mais étudiés en différents endroits auront ainsi des valeurs isotopiques différentes. L'information portée par les isotopes est donc relative et passe par la comparaison de plusieurs compartiments entre eux (entre proies et prédateurs, entre plusieurs espèces de prédateurs, entre proies de différents écosystèmes ou aux métabolismes distincts, entre tissus d'une même espèce, etc.). La décomposition des particules azotées induit par exemple un enrichissement en ^{15}N . Le $\delta^{15}\text{N}$ passe ainsi de -2‰ à la surface des océans (petit fractionnement dû au passage de l'azote atmosphérique, $\delta^{15}\text{N} = 0\text{‰}$, dans l'océan) à 4,5 ‰ à 600m de profondeur (Reynolds *et al.* 2007). A niveau trophique égal, une espèce se nourrissant dans les profondeurs aura donc des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les prédateurs de surface. Les processus de volatilisation de l'ammoniac, de nitrification et de nitratisation provoquent un enrichissement en isotope lourd des nutriments des eaux usées provenant de fosses septiques ou d'autres sources terrestres (déchets comme le fumier) (entre 10 ‰ et 22 ‰, Aravena *et al.* 1993, Wassenaar 1995, Aravena & Robertson 1998). Les engrais azotés utilisés en agriculture ont, quant à eux, un $\delta^{15}\text{N}$ proche de 0 ‰ (dû à la fixation de diazote atmosphérique) (Rogers 2008). La cartographie de la variation du $\delta^{15}\text{N}$ le long du littoral est une méthode utilisée afin d'identifier les zones sous influence d'apports anthropogéniques (Costanzo *et al.* 2001, 2005; Rogers 2003; Cresson *et al.* 2012).

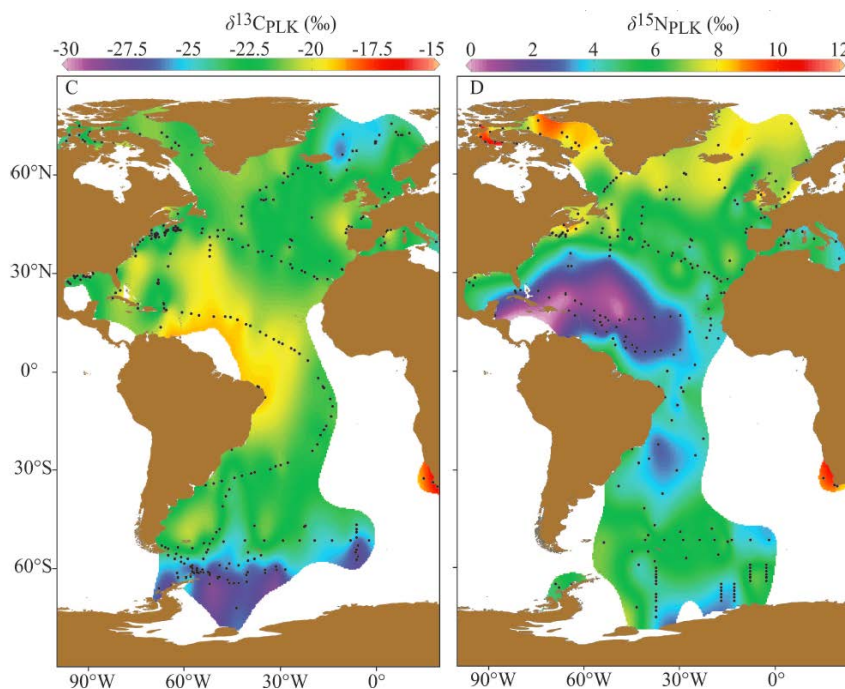


Figure III.10 : Variations des ratios isotopiques du carbone (à gauche) et de l'azote (à droite) du zooplancton collecté dans l'océan Atlantique. Les points noirs représentent les localisations des observations tandis que les variations de couleur sont issues d'une interpolation. La représentation spatiale des ratios isotopiques mesurés dans un compartiment donné est appelé isoscape (source : McMahon *et al.* 2013).

La température de l'eau influence l'équilibre de dissolution du carbone. La matière organique d'origine océanique plus froide ($\delta^{13}\text{C} = -22 \text{ ‰}$) se distingue ainsi de celle des eaux côtières plus chaudes ($\delta^{13}\text{C} = -20 \text{ ‰}$) (Kolasinski, Kaehler & Jaquemet 2012). La composition des communautés phytoplanctoniques varie aussi à de larges échelles et influence les valeurs isotopiques du carbone de la matière organique particulaire (diatomées côtières enrichies en ^{13}C par rapport au nano-picoplancton marin) (Fry & Wainright 1991).

ii) Chaque tissu présente un taux de renouvellement spécifique

L'intensité relative de l'anabolisme (incorporation des nutriments pour la fabrication des protéines) et du catabolisme (dégradation des protéines à des fins énergétiques) varie d'un tissu à l'autre, influençant le taux de renouvellement des nutriments et par là même l'incorporation des différentes formes isotopiques (Tableau III.3). Les tissus présentant un métabolisme très actif comme le sang ou les organes splanchniques (*i.e.* en lien avec les viscères comme le foie par exemple) ont des taux de renouvellement rapides (équilibre entre 2 et 9 mois) et leur composition isotopique reflète l'incorporation des apports alimentaires plus récents que les os ou les muscles striés squelettiques qui portent des informations sur une plus longue période (équilibre atteint entre 10 et 32 mois) (Tableau III.3). L'analyse de plusieurs tissus sur un même individu permet d'avoir accès à des informations concernant son régime alimentaire sur différentes périodes et donc d'étudier d'éventuelles variations temporelles à long terme, liées à des processus ontogénétiques, de cycle de vie ou saisonnier. Ceci est un avantage incontestable de cette méthode par rapport aux contenus stomacaux qui ne renseignent que sur la dernière prise alimentaire d'un individu. Cependant dans le cas d'espèces très mobiles capables de se déplacer entre des milieux différents, la composition isotopique de tissus à long temps d'intégration (comme les muscles) peut homogénéiser des différences régionales de ligne de base isotopique (Graham *et al.* 2016). Ceci peut introduire un biais lors de l'interprétation des relations trophiques entre des espèces migratrices et sédentaires. Une interprétation en terme de changement de régime alimentaire (ou de zone géographique) doit tenir compte de cette différence de taux de renouvellement entre les tissus.

Tableau III.3 : Synthèse bibliographique des temps de renouvellement tissulaires de différentes espèces d'Elasmobranches. Le temps de demi-vie correspond à un renouvellement de 50%.

Espèce	Tissu	Demi-vie (jours)	Renouvellement à 95% (jours)	Source
<i>Triakis semifasciata</i> (n=6)	Plasma	32-42	139-181	(Kim <i>et al.</i> 2012b)
	Hématies	68-104	294-450	
	Muscle	180-226	776-976	
<i>Triakis semifasciata</i> (n=16)	Foie	14-63	63-272	(Malpica-Cruz <i>et al.</i> 2012)
	Sang	28-58	120-250	
	Muscle	74-115	322-499	
	Cartilage	78-99	337-428	
	Nageoire	107-139	461-599	
<i>Potamotrygon motoro</i> (n=39)	Foie	39	166	(MacNeil, Drouillard & Fisk 2006)
	Sang	61	265	
	Muscle	98	422	
	Cartilage	134	576	
<i>Carcharhinus plumbeus</i> (n=5)	Sang	51-108	220-467	(Logan & Lutcavage 2010a)
	Muscle	79-182	340-786	

iii) *Incertitude des valeurs d'enrichissement isotopique entre un consommateur et une proie.*

Plusieurs études ont montré que l'enrichissement en isotopes lourds entre un consommateur et sa proie (entraînant une augmentation de 1‰ et de 3‰ des ratios isotopiques en carbone et en azote respectivement) varie en fonction de l'espèce de consommateur considérée (Caut, Angulo & Courchamp 2009; Olin *et al.* 2013; Hussey *et al.* 2014), de la nature de ses proies (McCutchan Jr *et al.* 2003), ainsi que du tissu étudié (Matich, Heithaus & Layman 2010; Malpica-Cruz *et al.* 2012; Caut *et al.* 2013) (Tableau III.4). Un consommateur donné peut donc présenter des ratios isotopiques différents selon le tissu considéré à alimentation constante. Il semblerait que le taux d'enrichissement à l'azote serait inversement proportionnel aux $\delta^{15}\text{N}$ des proies (Caut, Angulo & Courchamp 2009; Dennis *et al.* 2010; Olin *et al.* 2013; Hussey *et al.* 2014). Ceci suggère que les taux d'enrichissement diminuent avec le niveau trophique. Cependant, la mise en évidence expérimentale de ces effets nécessite de maintenir les individus en milieu contrôlé durant une longue période (servant souvent à déterminer par là même les taux de renouvellement des tissus considérés). La difficulté de la mise en place de telles expériences explique le faible nombre d'études de ce type publié sur les grands prédateurs, et sur les requins plus spécifiquement. Une synthèse bibliographique des taux d'enrichissement déterminés en milieu contrôlé sur des espèces de requins montre une grande variabilité des

résultats entre les espèces, les tissus et les régimes alimentaires étudiés (Tableau III.4). Les facteurs d'enrichissement sont donc à la fois un des prérequis les plus importants aux études isotopiques menées et un point très controversé (Caut, Angulo & Courchamp 2009; Logan & Lutcavage 2010b; Perga & Grey 2010; Hussey, MacNeil & Fisk 2010). Il s'agit là d'un biais important pouvant fausser les interprétations des études isotopiques et s'en affranchir nécessite de lourdes expériences en milieu contrôlé.

Tableau III.4 : Synthèse bibliographique des facteurs de discrimination isotopique entre le muscle d'un prédateur (pred muscle) et de ses proies ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}$, colonne en gras) ainsi que les valeurs isotopiques mesurées dans le sang des prédateurs (pred sang), et mesurées en conditions contrôlées chez des requins. Les valeurs sont exprimées en ‰.

Source	Prédateur (N)	Proie	$\delta^{13}\text{C}$ proie	$\Delta\delta^{13}\text{C}$ pred muscle- proie	$\delta^{13}\text{C}$ préd muscle	$\delta^{13}\text{C}$ préd sang	$\delta^{15}\text{N}$ proie	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ pred muscle- proie	$\delta^{15}\text{N}$ préd muscle	$\delta^{15}\text{N}$ préd sang
(Caut <i>et al.</i> 2013)	<i>Scyliorhinus</i> <i>llaris</i> (26)	Moule	-22,2	2,2	-18,0	-20,2	9,8	3,4	13,2	12,9
		Eperlans	-16,5	0,5	-16,0	-15,3	17,5	2,2	15,7	18,2
(Kim <i>et al.</i> 2012a)	<i>Triakissemifas</i> <i>ciata</i> (3)	Calmar	-18,5	1,7	-16,8	-16,2	13,3	3,7	17	15,7
(Kim <i>et al.</i> 2012b)	<i>Triakissemifas</i> <i>ciata</i> (6)	Tilapia	-23,2	3,5	-19,7	-20,4	7,9	5,5	13,4	12,5
(Malpica-Cruz <i>et al.</i> 2012)	<i>Triakissemifas</i> <i>ciata</i> (16)	Truite	-21,3	3,2	-18,1	-18,0	6,6	2,3	8,9	8,4
(Hussey <i>et al.</i> 2010)	<i>Cahchariastau</i> <i>rus</i> (3)	Mélange de poisson	-17,4	0,8	-16,6	-	13,2	2,4	15,6	-
		<i>Negaprionbrev</i> <i>irostris</i> (1)	Calmar	-17,8	0,8	-17,0	-	10,5	2,4	12,9

iv) Teneurs lipidique et uréique

L'urée et les lipides sont des molécules produites par l'activité cellulaire des organismes, la première est un déchet azoté du catabolisme tandis que les lipides sont des chaînes carbonées de stockage énergétique produit par lipogenèse. Ainsi, urée et lipides seront respectivement appauvris en ^{15}N et en ^{13}C par rapport à l'organisme qui les produit. La particularité des éla-smobran-ches par rapport aux téléostéens est de retenir l'urée dans leurs tissus afin de maintenir leur isotonie par rapport à l'eau de mer. Or, en tant que composé azoté, l'urée présente un ratio moléculaire C/N très faible. Ce ratio est traditionnellement utilisé comme indicateur de la teneur en lipides (chaîne carbonée aux forts C/N). Un tissu contenant à la fois de l'urée et des lipides peut donc présenter un faible ratio C/N, tout en étant biaisé à la fois en azote et en carbone ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sous évalués). L'importance de la prise en compte de ces effets émerge lors de la comparaison de tissus ou d'espèces aux teneurs lipidique et uréique distinctes.

Depuis la fin des années 1970, de nombreux auteurs ont étudié l'effet des variations en

teneurs lipidiques sur les comparaisons interspécifiques des ratios isotopiques. Cependant les résultats de ces études montrent des tendances contrastées. Des relations de forme (linéaire, hyperbolique, logarithmique, etc.) et de précision (ajustement aux données) très diverses ont été proposées entre la différence en carbone induite par les traitements (variations entre le tissu délipidé LE et entier BULK : $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{LE-BULK}}$) et le C/N (proxy de la teneur en lipides) (McConnaughey & McRoy 1979; Alexander *et al.* 1996; Kiljunen *et al.* 2006; Sweeting, Polunin & Jennings 2006; Bodin, Le Loc'h & Hily 2007; Kojadinovic *et al.* 2008a; Mintenbeck *et al.* 2008; Logan *et al.* 2008; Lesage *et al.* 2010; Hoffman & Sutton 2010; Ryan *et al.* 2012; Elliott, Davis & Elliott 2014). Ceci indique d'une part une tendance générale et intuitive d'un effet important des traitements chimiques sur les organismes riches en lipides. D'autre part, l'importance et la précision de ces traitements est particulièrement imprévisible, chaque étude proposant un modèle différent des autres. D'autres études ne permettent pas de relier le $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{LE-BULK}}$ et le C/N ou ne mettent pas en évidence de modifications des ratios en carbone suivant l'extraction (*e.g.* Pomerleau *et al.* 2014; Wilson *et al.* 2014). De plus, certaines études montrent l'importance de considérer ces effets espèce par espèce, tandis que d'autres arrivent à ajuster des équations en regroupant un grand nombre d'espèces différentes (oiseaux, reptiles, Téléostéens, Polychètes, Crustacés, Mammifères, Céphalopodes, etc.). En outre, certains auteurs remettent en question la pertinence de l'utilisation du C/N comme proxy de la teneur en lipides des tissus (Fagan *et al.* 2011; Hussey *et al.* 2012b) ou indiquent des modifications imprévues des ratios isotopiques de l'azote avec ces extractions chimiques (Sotiropoulos, Tonn & Wassenaar 2004; Ingram *et al.* 2007; Mintenbeck *et al.* 2008; Logan *et al.* 2008; Hoffman & Sutton 2010; Ruiz-Cooley, Garcia & Hetherington 2011; Ryan *et al.* 2012; Elliott, Davis & Elliott 2014). Globalement, l'extraction des lipides n'est conseillée que pour des organismes riches en graisse (fort C/N) et pour l'interprétation des ratios isotopiques du carbone, ce qui nécessite de diviser les échantillons en deux (analyse des tissus non traités pour l'azote).

Ces débats généraux aux organismes marins apparaissent aussi dans les quelques études spécifiques aux éla-smobran-ches (Tableau III.5). Bien que des tendances générales ressortent de ces analyses, leurs origines et l'intégration de ces résultats pour l'utilisation des isotopes stables font toujours débat. En effet, le ratio C/N montre une tendance à augmenter (intensité variable selon les études) avec des traitements chimiques mis au point pour extraire les lipides, ce qui est différent des résultats trouvés pour les autres organismes. Une incertitude persiste donc sur les composés effectivement extraits par de tels protocoles et les auteurs ne s'accordent pas sur ce point.

Tableau III.5 : Synthèse bibliographique de l'effet de l'extraction des lipides chez des espèces d'élasmobranches. Augmentation : ↑ ; constance : → ; décroissance : ↓. BULK = tissus non traités, LE = tissus traités.

Source	Espèces (n)	Protocole	Résultats	Interprétation	Remarque
(Logan & Lutcavage 2010a)	<i>Squalus acanthias</i> (5)	2 :1 chloroforme : méthanol	C/N ↑ δ ¹⁵ N ↑	Pas de traitement pour l'azote	Ne considère pas le carbone
(Reum 2011)	<i>Squalus acanthias</i> (20)	2 :1 chloroforme : méthanol	δ ¹⁵ N → δ ¹³ C ↑	Dépend des tissus (muscle vs foie)	Propose 3 nouvelles équations Δδ ¹³ C _{LE-BULK} =f(C/N)
(Kim & Koch 2012)	<i>Triakis semifasciata</i> (3)	éter de pétrole	C/N ↑ δ ¹⁵ N ↑ δ ¹³ C ↑	Double traitement pour l'ensemble des traceurs	Pas de relation entre les ratios isotopiques et la concentration d'urée
(Hussey <i>et al.</i> 2012b)	21 espèces différentes des précédentes (dont <i>Carcharhinus leucas</i> (13) et <i>Galeocerdo cuvier</i> (9))	2 :1 chloroforme : méthanol	C/N ↑ δ ¹⁵ N ↑→ δ ¹³ C ↑→	Faire le test pour chaque espèce	Grande différence entre espèces considérées Le C/N ne serait pas un bon indicateur de la teneur en lipides
(Churchill, Heithaus & Dean Grubbs 2015)	10 espèces, dont <i>Galeocerdo cuvier</i> (8)	2 :1 chloroforme : méthanol	C/N ↑→↓ δ ¹⁵ N →	Faire le test pour chaque espèce	Grande différence entre espèces considérées Proposent des corrections sous la forme δ ¹⁵ N _{LE} =α*δ ¹⁵ N _{BULK} +β sans que α soit statistiquement comparé à 1.
(De Lecea & De Charmoy 2015)	8 espèces dont <i>Squalus megalops</i> (5)	2 :1 chloroforme : méthanol	C/N → δ ¹⁵ N → δ ¹³ C →	Faire le test pour chaque espèce	Les équations mathématiques établies dans d'autres études ne permettent pas de corriger convenablement les valeurs

L'amplitude des variations induites par les traitements chimiques d'extraction des lipides est importante par rapport à l'enrichissement entre une proie et son prédateur, ce qui fait de ce point un élément important à considérer lors de l'interprétation des données. Cependant, l'incertitude concernant les composés qui sont concernés par ces traitements demeure un point non éclairci qu'il conviendrait d'approfondir lors de futures recherches. A l'heure actuelle, il n'est pas certain que ces méthodes chimiques n'ajoutent pas davantage de variabilité qu'elles n'en corrigent. Ainsi plusieurs études sur les requins ne procèdent-elles pas à cette délipidation (Matich, Heithaus & Layman 2010, 2011; Vaudo & Heithaus 2011; Malpica-Cruz *et al.* 2012). En l'absence de traitements chimiques des échantillons, il convient de garder cela à l'esprit lors de l'interprétation des résultats et de leur comparaison avec d'autres études.

PARTIE 2



C. Trystram

L'ALIMENTATION DES PREDATEURS MARINS AUTOUR DE LA REUNION : EXPLORATION DES PRINCIPAUX RESULTATS

Chapitre IV Alimentation de deux populations sympatriques de requins prédateurs : les requins tigre et bouledogue

Trystram, C.¹, Rogers, K. M.², Soria, M.³, & Jaquemet, S.¹ (2016). Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an oceanic island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* dx.doi.org/10.1139/cjfas-2016-0105

¹ : UMR 9220 ENTROPIE (Université de La Réunion-IRD-CNRS), Avenue René Cassin CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, Ile de La Réunion, FRANCE.

² : National Isotope Centre, GNS Science, PO Box 31-312, Lower Hutt, NEW ZEALAND.

³ : Institut de Recherche pour le Développement, IRD Réunion, UMR MARBEC (IRD-Ifremer-Univ. Montpellier-CNRS), Parc Technologique Universitaire, 2 rue Joseph Wetzell, 97492 Sainte-Clotilde, Ile de La Réunion, FRANCE.

1. Introduction

Understanding the role of large predators in marine ecosystems is important, given that many of these populations are in steep decline, and therefore the critical ecological functions they provide are threatened (Heithaus *et al.* 2008; Estes *et al.* 2011). Both empirical and theoretical research supports the belief that large predatory sharks have a key role in marine ecosystem functioning via various processes, such as enhancing ecosystem connectivity due to their high mobility (McCauley *et al.* 2012) and the top-down pressure they exert on their prey through direct predation (Myers *et al.* 2007; Baum & Worm 2009; Heupel *et al.* 2014). Moreover, the presence of predators leads to indirect behavioral effects such as risk avoidance, wherein herbivorous prey become more cautious, thus reducing herbivore intensity, even in the absence of effective predation (Heithaus *et al.* 2009; Rizzari *et al.* 2014). However, all of these effects involve a high plasticity of predator ecological niches, resulting in unpredictable consequences of predator loss on ecosystem dynamics and ecological interactions, including stock exploitation by human fisheries (Newman *et al.* 2006; Myers *et al.* 2007; Rizzari *et al.* 2014).

Tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*, Péron & Lesueur 1822) and bull sharks (*Carcharhinus leucas*, Valenciennes 1839) are two of the largest marine top-predators. Both species are widespread in tropical and subtropical coastal waters (Compagno 1984). Bull sharks are one of the few truly euryhaline elasmobranchs and can often be found in freshwater as well as marine environments (Compagno 1984). Although not fully euryhaline, tiger sharks nevertheless also exhibit a high level of tolerance for diverse habitats (Compagno 1984). While principally inhabitants of coastal environments, they are known to undertake large-scale oceanic migrations (Werry *et al.* 2014; Lea *et al.* 2015a). As such, these species are suitable models to test hypotheses about the physical and biological drivers of ecological niche plasticity.

Historically, the trophic ecology of tiger sharks and bull sharks has been studied mainly via analysis of their stomach contents (Rancurel & Intes 1982; Werry 2010; Bornatowski *et al.* 2014a) and, more recently, through the use of nonlethal stable isotope techniques (Matich, Heithaus & Layman 2011; Daly, Froneman & Smale 2013; Heithaus *et al.* 2013). Carbon isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$) vary between organic matter sources (with higher values for benthic algae than for phytoplankton) and habitats (inshore–offshore gradient, with lower values in offshore environments), whereas the nitrogen isotopic value ($\delta^{15}\text{N}$) increases through the food chain (with the relative abundance of ^{15}N higher in consumers than in prey), providing a tracer of

organic matter sources and serving as a proxy for trophic level (Peterson & Fry 1987). As tissue turnover requires more time than digestion, stable isotopes represent a longer-term average of dietary habits (turnover rates of muscle and blood are approximately 1 year and 7.5 months, respectively, in large shark species; MacNeil, Drouillard & Fisk 2006; Logan & Lutcavage 2010a; Malpica-Cruz *et al.* 2012). Although stable isotopes can provide information about long-term dietary habits, they provide much less information about prey taxonomy. Using stable isotope analyses in combination with traditional stomach content analyses forms a robust tool for investigating the trophic ecology of animals (Fisk *et al.* 2002; Polo-silva *et al.* 2013).

Despite both tiger and bull sharks being widely distributed, only a handful of studies have directly compared their trophic ecologies (Matich, Heithaus & Layman 2011), and to our knowledge, no study has made interspecies comparisons of the two sharks in the same location and at the same time. Matich, Heithaus & Layman (2011) suggested contrasting patterns of individual specialization between these two species (studied in two distinct areas) that result in different functional roles in marine food webs. The presence of these two species in the waters around Reunion Island provides a unique opportunity to explore the relationships between these two apex predators.

Reunion Island is a young oceanic island of volcanic origin that lies to the east of Madagascar and within the Madagascar regional hotspot of biodiversity. The geomorphology of the island is characterized by the absence of an island shelf, with the exception of the leeward west coast, where it extends up to 5 km offshore. This isolated system is ideal to study tiger and bull shark ecology at a fine spatial scale.

Stomach contents and two tissue types (blood and muscle) with different turnover rates were analyzed using stable isotopes to ascertain the trophic ecology of these two shark species through the following questions **1)** are they generalist or specialist foragers at the population level?, **2)** is there overlap in their trophic niches?, **3)** are their foraging habits dependent on individual length, body condition, capture season or sex?, and **4)** do they exhibit trophic specialization at the individual level (*i.e.* are individuals homogenous or heterogeneous)?.

2. Methods

2.1. Sample collection and preparation

Muscle and/or whole blood and/or stomach content samples from 31 bull sharks (*C. leucas*) and 65 tiger sharks (*G. cuvier*) were collected from individuals caught almost exclusively by local fisherman along the island shelf (~160 km², Figure V.1) between Saint-Paul and Saint-Gilles on the west coast of Reunion Island between August 2012 and December 2014.

Only individuals older than 2 years of age (*i.e.*, body lengths > 200 cm for tiger sharks and > 110 cm for bull sharks; Branstetter & Stiles 1987; Branstetter, Musick & Colvocoresses 1987) were included in the study to negate any artifacts of maternal enrichment influences due to slow muscle turnover rates (Olin *et al.* 2011).

Additional blood samples were collected from live animals during tagging programs (Blaison *et al.* 2015). All samples were kept in a cool box following collection and thereafter frozen at -20 °C in the laboratory until further analysis.

The prey items retrieved from stomachs were counted, weighed to the nearest 0.01 g, identified to the lowest possible taxonomic level using identification keys adapted to taxonomic groups and/or to anatomical parts (cephalopod beaks, teleost otoliths, and so forth) (Clarke 1986; Smith & Heemstra 1986; Smale, Watson & Hecht 1995), and then compared with species lists for the area around Reunion (Letourneur *et al.* 2004; Durville *et al.* 2009a) and our own reference collection. Paired and unpaired otoliths, beaks and exoskeleton fragments

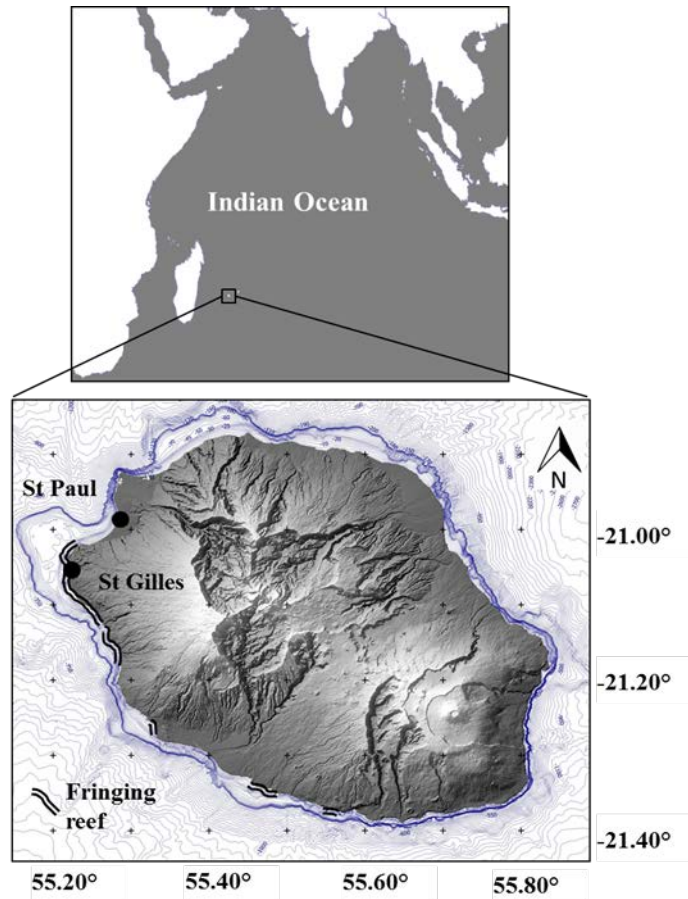


Figure IV.1: Map of the fringing reef and POM/ SOM sampling sites along Reunion Island's western leeward coast. Inside reef results (surrounded star) were obtained from Kolasinski *et al.* (2011).

(cephalothorax and abdomen) were used to assess the number of digested fish, cephalopods and crustaceans, respectively.

To characterize the trophic habitat of Reunion Island sharks, 36 samples of sedimentary organic matter (SOM) were collected between November 2012 and August 2014 at depths ranging from 10 m to 100 m along six inshore–offshore transects. Sixty samples of particulate organic matter (POM) were also collected at the same time. POM samples were obtained by filtering 5 L of sub-surface seawater through pre-combusted (4 h at 450 °C) Whatman GF/F filters (25 mm). Filters were then stored in a cool box and brought back to the laboratory, where they were oven-dried at 50 °C for 24 h (Lorrain *et al.* 2003). Prior to carbon and nitrogen isotope analysis of the organic matter, subsamples of POM and SOM were treated with 1 M HCl to remove inorganic carbon (Kolasinski *et al.* 2011). Published POM and SOM values collected by the same method on the fringing reef of Reunion Island in 2006 and 2007 were used to complement the baseline values of the study area (Kolasinski *et al.* 2011).

All samples intended for stable-isotope analyses, except POM samples, were freeze-dried at < 0.5 mBar and < -40 °C for 48 h, and then ground into a fine, homogeneous powder using an automated grinder. Approximately 0.5 mg of muscle and blood were weighed and packed into tin capsules. Isotopic composition (with a precision of 0.1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.1‰ for $\delta^{15}\text{N}$) and % C (carbon) and % N (nitrogen) content were measured at the Stable Isotope Laboratory, GNS Science, Lower Hutt, New Zealand, using an Isoprime isotope ratio mass spectrometer interfaced to an EuroEA elemental analyzer in continuous-flow mode (EA-IRMS). The results were expressed in conventional delta notation (δ), according to the following equation (Peterson & Fry 1987):

$$(1) \quad X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

where R_{sample} and R_{standard} are the fractions of heavy to light isotopes in the sample and standard, respectively. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopes were measured relative to the international standards of Vienna PeeDee Belemnite for carbon (VPDB) and atmospheric air for nitrogen.

Some chemical effects (lipid and urea concentrations) could affect isotopic values, leading several researchers to propose chemical extraction or mathematical correction (Hussey *et al.* 2012a). However, the higher variability in results and interpretations (Logan & Lutcavage 2010a; Hussey *et al.* 2012a) has led others to recommend that no chemical treatment be applied

when C/N (proxy of lipid contents) is low (Post *et al.* 2007). In our case, the C/N ratio was low (< 3.5) and constant between tissue types, therefore no chemical extraction was undertaken (Matich, Heithaus & Layman 2011; Vaudo & Heithaus 2011; Malpica-Cruz *et al.* 2013).

2.2. Diet and trophic niche widths

Prey importance was expressed as the relative numerical abundance (%N, number of individual prey divided by the total number of consumed prey), relative mass abundance (%W) and occurrence (%O, number of stomachs containing the given prey divided by the total number of stomachs, expressed as a percentage). The trophic niche width (TNW) of each population was calculated using the Shannon diversity index (Bolnick *et al.* 2002):

$$(2) \quad TNW = - \sum_{k=1}^S p_k * \ln(p_k)$$

where S is the number of prey family and p is the proportional numerical abundance of each prey family (%N). This index varies from 0 to $\ln(S)$. The Pielou equitability was then calculated as $TNW/\ln(S)$, with values varying between 0 (diet dominated by one specific prey type) and 1 (all prey were of equal importance).

Stable isotopes were used to calculate several metrics based on the adaptation of a community index (Layman *et al.* 2007a) applied at the species-scale using each individual as a sampling unit. The mean distance to centroid (CD) provides a measure of the average degree of trophic diversity, which can then be divided into exploited trophic level diversity ($\delta^{15}\text{N}$ range: NR) and organic matter source diversity ($\delta^{13}\text{C}$ range: CR). The mean nearest neighbor distance (MNND) provides a measure of trophic similarity between individuals. Total isotopic niche assessments have previously been determined using the minimum convex hull area (from $\delta^{15}\text{N}$ – $\delta^{13}\text{C}$ isotopic plots) that contain all individuals, although it is highly biased by outliers (*i.e.* individuals with extreme positions, Layman *et al.* 2007b). Kernel-based estimators are robust for small sample sizes and are less sensitive to outliers but are still capable of considering outliers as part of the overall distribution (Fieberg 2007). Analogous to home range, 95% kernel area was used to assess total isotopic niche (Franco-Trecu, Auriolles-Gamboia & Inchausti 2014). The 95%-kernel area was generated using the ‘ks’ package of the statistical software R (Duong 2007).

Moreover, the meaningful trophic niche width (*i.e.*, that is likely to be important for a randomly chosen individual) was represented by the standard ellipse corrected for small sample size (SEAc), introduced by Jackson *et al.* (2011) as a bi-dimensional equivalent of uni-dimensional mean and variance. Applied SEAc on non-Gaussian distribution could lead to misinterpretation because this representation is based on the bivariate normal distribution hypothesis. If required, outliers were removed one by one until an isotopic normal distribution was obtained. SEAc is independent from sample size, allowing comparison between species with different sample sizes (Jackson *et al.* 2011). Except for kernel area, all other isotopic metrics were calculated using 'SIAR', a statistical software package using R (Parnell & Jackson 2011). As isotopic values are expressed in ‰, the kernel area and SEAc are expressed in ‰² because these indices represent an area extent on the isotopic bi-plot.

2.3. Evaluation of sampling effort

Sampling effort was evaluated using cumulative curves generated by plotting cumulative observations (number of prey families or the 95% isotopic kernel area) against sampling effort (number of prey-containing stomachs or isotopic value). For stomach contents, individual ranking was randomized 100 times to eliminate bias (Cortés 1997). For stable isotopes, bootstrap analyses (100 random selections) were performed to examine the mean 95% isotopic kernel area across varying sample sizes. Asymptotic curves were then fitted to the observed cumulative prey curves to assess their theoretical diet diversity and breadth (Dengler 2009). To determine if a curve had reached an asymptote, the slope of a linear regression based on the last 4 endpoints was statistically compared to zero (Bizzarro *et al.* 2007). If the slope was not zero, the asymptote was not reached whereas if the slope was zero, the cumulative curve was considered to reach an asymptote.

2.4. Niche overlap

The mean carbon and nitrogen isotope values in muscle and blood samples from both tiger sharks and bull sharks were determined. Differences between species were tested with a Student t-test for independent samples for normally distributed data or a Mann-Whitney-Wilcoxon signed rank test for non-normally distributed data. Finally, the area of overlap between the two species SEAc was calculated to assess the extent of isotopic niche overlap between the two species and obtain an interpretable value similar to previous indices.

Similarities between predator species diets were quantified with Czekanowski index (C_{xy} , Bolnick *et al.* 2002):

$$(3) \quad C_{xy} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^S |p_{xi} - p_{yi}|$$

where S is the number of prey families, and p_x and p_y are the proportional numerical abundances of prey families consumed by species x and y respectively. C_{xy} varies between 0 (complete partition) and 1 (complete overlap). Analogously with Morisita-Horn index, a C_{xy} greater than 0.6 will be considered as significant overlap (Zaret & Rand 1971).

2.5. Length, body condition, year, capture season and sex effect

The body condition was determined using a ratio based on a measurement of each individual shark's circumference at the base of the first dorsal fin divided by fork length. The capture season was defined based on Conand *et al.* (2007) monitoring of sea-surface temperatures (winter: May–October; summer: November–April). The data were tested for normality using a Jarque-Bera test (Thadewald & Bünin 2007). The correlation between two quantitative variables (effect of body condition and fork length on carbon and nitrogen isotopic values) was tested using a Pearson or Kendall test depending on normality of the variables. The effects of year, capture season and sex on carbon and nitrogen isotopic values were tested using Student or Mann-Whitney tests depending on variable normality. All statistical analyses were carried out using R 3.1.2 for Windows with a significant p level set at 0.05.

2.6. Individual specialization

Isotopic values can be used to determine individual feeding stability over time. When more than one isotopic value per individual is available (*e.g.*, two tissue types), it is possible to separate the total variation into the following two components: the mean sum of square within (MSW) and between (MSB) individuals (Bolnick *et al.* 2002; Matich, Heithaus & Layman 2011). These indices were calculated using the following equations:

$$(4) \quad MSW = \frac{1}{N(K-1)} \sum_{k=1}^K \sum_{j=1}^N (x_{jk} - \bar{x}_j)^2$$

$$(5) \quad MSB = \frac{1}{N-1} \sum_{j=1}^N (\bar{x}_j - \bar{x})^2$$

where N is the number of individuals, K is the number of tissues, x_{jk} is the isotopic value ($\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$) of tissue k measured on the j^{th} individual, \bar{x}_j is the individual isotopic average and \bar{x} is the population isotopic average. Therefore, $MSW+MSB$ represents the total variation, and $\frac{MSW}{MSW+MSB}$ (hereafter IS) measures the relative degree of individual stability, ranging from 0 (constant diet) to 1 (diet change through time). The calculation was performed using two tissues with high turnover rates: muscle (turnover ~ 1 year) and whole blood (turnover ~ 7.5 months, Malpica-Cruz *et al.* 2012), so the assessed stability only covered a short time frame (~ 5 months).

An adaptation of the Czekanowski index allows a dietary overlap calculation between each individual and the overall population. The mean proportional similarity between individuals and the population (PSI) provided a measure of individual similarity (Bolnick *et al.* 2002):

$$(6) \quad PSI = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^S |p_{ij} - p_j| \right)$$

where N is the number of individuals (stomach number), S is the number of prey categories, p_{ij} is the number of j^{th} prey category individuals found in the i^{th} stomach and p_j is the proportion of the j^{th} resource category in the population's niche. Calculated at the individual-level, PSI (ranging from 0, a specialist to 1, a generalist) allowed a statistical comparison between *G. cuvier* and *C. leucas*.

3. Results

3.1. Dietary composition

The stomach contents of 24 bull sharks and 58 tiger sharks were analyzed; 16 (67 %) and 30 (52 %) stomachs were found to contain prey, respectively. The prey items that were

identified to the family level represented 55 % and 70 % of all prey found in bull and tiger shark stomachs, respectively.

The bull sharks we analyzed fed on three major prey groups, representing 13 prey families, with the most common prey consisting of teleosteans, represented by 10 identified families, followed by cephalopods and elasmobranchs (Tableau IV.1). Indigestible items, such as plastic bags, were found in 25% of bull shark stomachs.

Tiger sharks consumed a wider variety of prey that consisted of eight major prey categories represented by 22 families. The most common prey items were teleosteans and cephalopods, followed by birds. Marine turtles, crustaceans, elasmobranchs, land mammals and sea stars were also recorded in rare instances (Tableau IV.1). Indigestible items, such as plastic bags, hooks, sand and vegetables were found in 27 % of tiger shark stomachs.

Tableau IV.1: Stomach content composition of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught along the western coast of Reunion Island, expressed in terms of percentage of number (%N), weight (%W) and occurrence (%O) of prey categories. “Total” summarizes the number of prey identified, the cumulative mass of stomach contents and the number of stomach containing identifiable prey.

Branch	Family	Species	Bull sharks <i>Carcharhinus leucas</i>				Tiger sharks <i>Galeocerdo cuvier</i>			
			%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
Other			8.93	0.73	25.00	1,44	7.43	0.20	26.67	1,47
Aves							6.76	7.77	33.33	3,50
	Phasianidae	<i>Gallus gallus</i>					4.73	7.56	23.33	5,86
	Sternidae	<i>Anous sp.</i>					2.03	0.21	10.00	0,46
Echinodermata	Goniasteridae	<i>Anthenoides sp.</i>					0.68	0.04	3.33	0,05
Mammalia							1.35	0.01	6.67	0,07
	Canidae	<i>Canis lupus familiaris</i>					0.68	0.48	3.33	0,08
	Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>					0.68	0.17	3.33	0,06
Chelonii							2.70	0.14	10.00	0,21
	Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>					1.35	0.13	6.67	0,20
		<i>Eretmochelys imbricata</i>					0.68	0.00	3.33	0,05
		NI					0.68	0.00	3.33	0,05
Cephalopoda			8.93	6.49	31.25	2,86	26.35	5.30	46.67	10,69
	NI						0.68	0.02	3.33	0,05
	Octopoda		3.57	2.31	12.50	0,01	0.68	0.00	3.33	0,05
	Teuthida		5.36	4.18	18.75	0,03	25.00	5.27	43.33	26,78
Crustacea							2.03	0.00	10.00	0,15
	Paguroidea						0.68	0.02	3.33	0,05
	Isopoda						0.68	0.00	3.33	0,05
	Raninidae	<i>Ranina ranina</i>					0.68	0.02	3.33	0,05
Elasmobranchii			3.57	0.00	12.50	0,27	2.02	7.22	10.00	0,67
	NI						0.68	0.23	3.33	0,06
	Torpedinidae		3.57	0.05	12.50	0,01	0.68	5.82	3.33	0,44

	Sphyrnidae					0,68	1,17	3,33	0,13
NI						1,35	0,32	6,67	0,08
Teleostei		78,57	92,73	93,75	95,44	49,32	78,33	90,00	83,15
	Acanthuridae	<i>Brachycentron sp.</i>	1,79	0,18	6,25	0,00			
		NI	1,79	0,00	6,25	0,00			
	Balistidae		5,36	1,51	12,50	0,01	0,68	0,20	3,33
	Batrachoididae		1,79	0,08	6,25	0,00			
	Carangidae	<i>Caranx ignobilis</i>					1,35	3,23	6,67
		<i>Caranx sexifaciatius</i>	1,79	20,14	6,25	0,02			
		NI	1,79	21,30	6,25	0,02	4,73	5,73	10,00
		<i>Selar crumenophthalmus</i>	1,79	0,08	6,25	0,00			
	Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	10,71	4,21	12,50	0,03			
	Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>					0,68	4,67	3,33
	Diodontidae						4,73	5,23	13,33
	Fistulariidae	<i>Fistularia sp.</i>					0,68	0,02	3,33
		NI	1,79	0,09	6,25	0,00	6,76	0,31	20,00
	Holocentridae	<i>Myripristis sp.</i>	1,79	0,00	6,25	0,00			
		<i>Sargocentron sp.</i>					0,68	0,04	3,33
	Istiophoridae						1,35	0,00	6,67
	Lutjanidae	<i>Aprion virescens</i>					0,68	10,26	3,33
		<i>Lutjanus sp.</i>	3,57	22,47	12,50	0,06			
	Monacanthidae						0,68	1,70	3,33
	Mullidae	<i>Parapeneus barberinus</i>	5,36	2,65	6,25	0,01			
		<i>Parapeneus sp.</i>	1,79	1,95	6,25	0,00			
	NI		35,71	16,25	81,25	0,73	19,59	26,39	50,00
	Ostraciidae	<i>Lactoria cornuta</i>					0,68	0,43	3,33
	Scaridae						0,68	5,23	3,33
	Scombridae	<i>Gymnosarda unicolor</i>	1,79	1,81	6,25	0,00			
		<i>Katsuwonus pelamis</i>					0,68	2,18	3,33
		NI					3,38	9,49	13,33
		<i>Thunnus albacares</i>					0,68	2,40	3,33
	Tetraodontidae						0,68	0,80	3,33
TOTAL			56	25,816 g	16		148	63,352 g	30

Cumulative curve analyses suggested that *C. leucas* could consume up to 15 prey families and *G. cuvier* up to 26 prey families, as assessed by asymptote ordinates. The slope of linear regressions performed on the four last points of cumulative curves were significantly different from 0 ($p < 0.05$ in both cases), while being very low (0.08 for *G. cuvier* and 0.07 for *C. leucas*) demonstrating that the number of *C. leucas* and *G. cuvier* stomachs included in the analyses were close to the optimal number necessary for describing the diet (Figure IV.2 A).

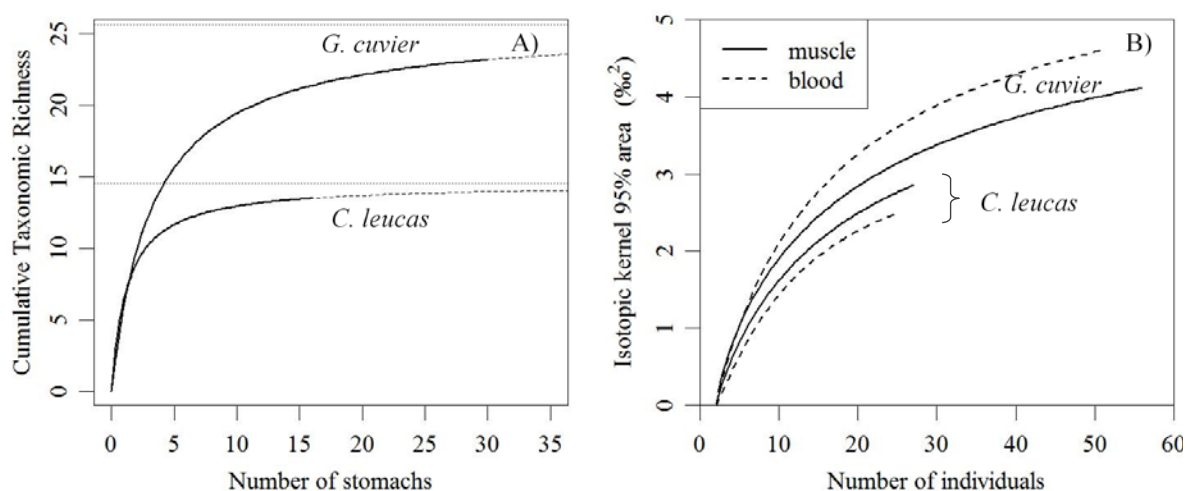


Figure IV.2: Cumulative prey curves based on A) stomach contents and B) stable isotopes. The number of consumed prey families was used as the taxonomic richness. The dashed lines in A) represent asymptotic model and associated asymptote ordinate.

Overall, the stomach content compositions of both species varied greatly among individuals, as indicated by the large standard deviations for each parameter compared with the mean values (Tableau IV.2). Thus, the mean number of prey per stomach, the mean weight of the stomach contents and the mean individual weight of the prey items identified from the stomach contents did not differ significantly between species (Mann-Whitney test, all $p > 0.05$, Tableau IV.2). The number of prey families found per tiger shark stomach (2.4 ± 1.1) was significantly higher than those found in bull shark stomachs (1.8 ± 1.5 , Mann-Whitney test $p = 0.043$); however, Shannon indices based on numerical abundance (TNW) were quite similar between tiger sharks (2.25) and bull sharks (2.41).

Tableau IV.2: Stomach-based trophic niche metrics: sample size (N stomach), number of prey (N prey), predator total length (TL), mean prey and stomach content weight, mean taxonomic richness (expressed in terms of number of prey family) per stomach, prey family equitability, total niche width (TNW) and individual similarity (WIC/TNW). The values are given as the mean \pm standard deviation.

	<i>C. leucas</i>	<i>G. cuvier</i>	Statistics
N stomach	16	30	
N prey	56	148	
Mean TL [min–max]	227.1 [178–267]	279.8 [206–336]	W = 44.5 P = 0.0001
Mean prey number per stomach	3.5 ± 2.9	4.9 ± 3.2	W = 168 P = 0.096
Mean prey weight (g)	$496.5 \pm 1,170.4$	$618.8 \pm 1,231.2$	W = 2,949 P = 0.33
Mean stomach content weight (g)	$1,719.1 \pm 3,528.1$	$2,208.3 \pm 2,681.4$	W = 117 P = 0.17
Taxonomic richness per stomach	1.8 ± 1.5	2.4 ± 1.1	W = 104 P = 0.043
Pielou equitability	0.87	0.70	
TNW	2.41	2.25	

3.2. Characterization of organic matter sources

In the study area, POM $\delta^{13}\text{C}$ values were lower than SOM $\delta^{13}\text{C}$ values (Welch's t-test: $p < 0.001$), whereas POM displayed more similar $\delta^{15}\text{N}$ values than SOM (Welsh's t-test: $p = 0.057$) (Figure IV.3 A). Organic matter previously sampled from the fringing reef exhibited more positive $\delta^{13}\text{C}$ values and lower $\delta^{15}\text{N}$ values than organic matter sampled from outside the reef in this study (Figure IV.3 A). Thus, the organic matter sources exhibited an overall $\delta^{13}\text{C}$ range of 8.3‰ between near-shore waters and deeper waters.

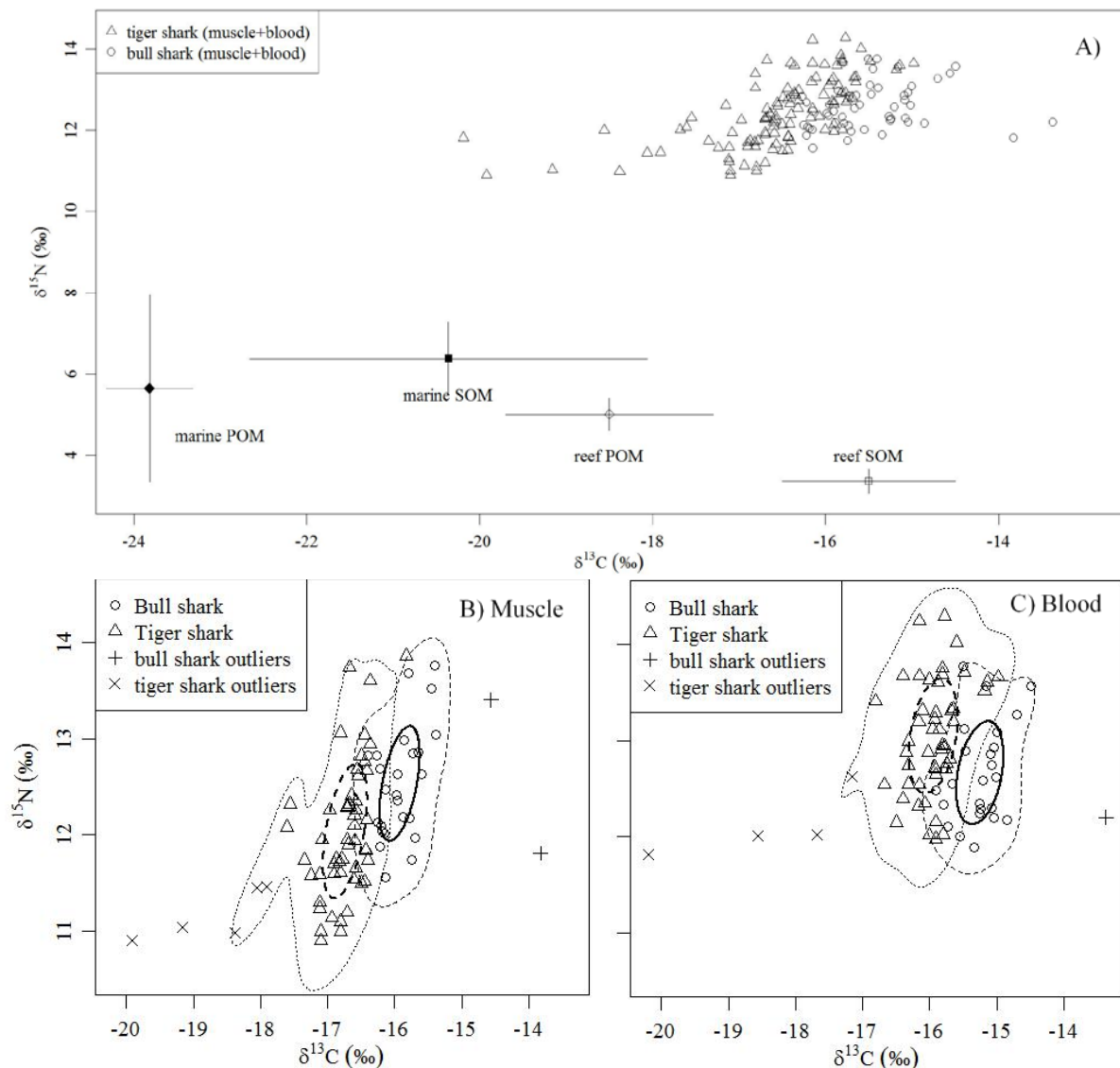


Figure IV.3: Bi-plot representing individual carbon and nitrogen stable isotope ratios measured in A) tiger sharks, bull sharks and organic matter sources. POM and SOM are presented as the mean \pm standard deviation; reef values were obtained from Kolasinski *et al.* (2011). B) Shark muscle and C) shark blood, illustrating the 95% kernel contour and standard ellipse area (SEAc). Outliers were included in the kernel calculation but not in the SEAc representation.

3.3. Shark isotopic niche

Cumulative curve analyses indicated that the maximal isotopic niche (assessed using the kernel approach) for bull sharks would be 4.83 ‰² for muscle and 3.97 ‰² for blood, whereas for tiger sharks, the isotopic niche would extend to 5.93 ‰² for muscle and 6.76 ‰² for blood. Moreover, these analyses indicated that the numbers of individuals included in this study were not sufficient to describe the isotopic diversity for both species given that their cumulative prey curves did not reach an asymptote (all slopes of linear regressions performed on the four last points were significantly different from 0, $p < 0.05$ for all test, Figure IV.2 B). Thus, their isotopic niche sizes appear to be slightly underestimated.

All isotopic niche metrics calculated for both muscle and blood (CR, NR, CD and 95 % kernel) were found to be larger for tiger sharks than for bull sharks (Tableau IV.3), whereas CD did not statistically differ between species or tissues (Kruskal test: $p = 0.42$). The slightly higher mean trophic diversity (assessed by the mean distance to centroid CD) of tiger sharks compared with bull sharks could be due to the larger range of values for both carbon isotopes (CR) and nitrogen isotopes (NR). Tiger shark CR represented 63 % of the total range of $\delta^{13}\text{C}$ values for the organic matter sources originating from coral reef and coastal waters, whereas bull shark CR covered 36 % of the $\delta^{13}\text{C}$ value range of organic matter sources (Figure IV.3 A). The isotopic niche estimates were higher for *G. cuvier* than for *C. leucas* using both a kernel approach and unbiased standard ellipse SEAc. Outliers not included in the calculation of the SEAc (see materials and methods) had more negative $\delta^{13}\text{C}$ values for tiger sharks and less negative $\delta^{13}\text{C}$ values for bull sharks (Figure IV.3 B and C). Finally, the tiger shark population was more homogeneous than the bull shark population and exhibited lower MNNDs (Tableau IV.3).

Tableau IV.3: Metrics quantifying isotopic niche: CR and NR: ranges of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively; TA: convex hull area; SEAc: standard ellipse area; N: number of samples. Superscript letters indicate statistically significant differences by a Kruskal-Wallis test coupled with Mann-Whitney multiple comparisons.

Species	Tiger shark (<i>G. cuvier</i>)		Bull shark (<i>C. leucas</i>)	
	Muscle	Blood	Muscle	Blood
N	56	51	27	26
Mean fork length [min–max] cm	333 [246–402]	333 [246–402]	268 [205–325]	272 [205–325]
Mean $\delta^{13}\text{C}$ ‰	-16.91 ± 0.68	-16.13 ± 0.82	-15.79 ± 0.55	-15.15 ± 0.51
CR ‰	4.10	5.21	2.58	2.53
Mean $\delta^{15}\text{N}$ ‰	11.96 ± 0.71	12.97 ± 0.62	12.54 ± 0.60	12.69 ± 0.57
NR ‰	2.96	2.47	2.2	2.04

C/N	2.90 ± 0.13 ^a	2.84 ± 0.26 ^a	3.02 ± 0.09 ^b	2.97 ± 0.18 ^b
TA ‰ ²	5.84	6.33	3.90	3.35
CD‰	0.78 ± 0.59 ^a	0.84 ± 0.72 ^a	0.67 ± 0.44 ^a	0.60 ± 0.42 ^a
MNND ±SD ‰	0.16 ± 0.17	0.20 ± 0.27	0.27 ± 0.34	0.24 ± 0.28
95K ‰ ²	4.18	4.64	2.82	2.51
SEAc ‰ ²	0.63	0.64	0.48	0.61

3.4. Niche overlap

Bull sharks exhibited carbon isotopic values, which were significantly ¹³C-enriched compared to tiger sharks (Mann-Whitney-Wilcoxon test: $p < 0.001$ in both tissues, Tableau IV.3). Bull shark muscle was slightly ¹⁵N-enriched compared with tiger shark muscle (Student test: $p < 0.001$), whereas the two species had similar blood $\delta^{15}\text{N}$ values (Student test: $p = 0.06$). These differences suggested a niche partitioning between the two species, with no SEAc overlap (Figure IV.3 B and C).

This niche partition is also observed with the Czekanowski dietary overlap index calculated using only the identified prey families found in the stomach contents, which was under the 0.6 threshold ($C_{xy} = 0.34$).

3.5. Length, body condition, year, capture season and sex effect

Tiger sharks sampled in this study were significantly longer than bull sharks (total length = 333 ± 34 cm and 268 ± 39 cm, respectively, Mann-Whitney test: $p < 0.001$). For tiger sharks, carbon and nitrogen stable isotopes measured in muscle and blood showed no fork length, body condition, seasonal, annual or sex effects (all tests $p > 0.05$). In contrast, bull shark muscle $\delta^{13}\text{C}$ was affected by fork length $\delta^{13}\text{C}$ (Pearson test: $\text{cor} = -0.54$; $p = 0.002$). A seasonal effect was also observed in whole blood $\delta^{13}\text{C}$ (Student test: $p = 0.016$), switching from -15.43 ± 0.29 ‰ for individuals caught in the summer to -14.97 ± 0.49 ‰ for animals caught in the winter. Neither year, body condition nor sex affected *C. leucas* carbon and nitrogen isotopic values (all tests $p > 0.05$). The $\delta^{13}\text{C}$ difference between blood and muscle ($\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{blood-muscle}}$) was positively correlated with fork length ($\text{cor} = 0.66$; $p < 0.001$), with longer individuals exhibiting larger inter-tissue isotopic differences.

3.6. Individual specialization

Individual prey specialization was assessed by comparing carbon and nitrogen isotopes of paired muscle and blood from each of the 22 bull and 49 tiger sharks. Both bull and tiger sharks showed significant isotopic differences between blood and muscle ($\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{blood-muscle}} = 0.77 \pm 0.24$ ‰, Student test: $p < 0.001$, $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{blood-muscle}} = 0.21 \pm 0.24$ ‰, Student test: $p < 0.001$ for bull sharks; $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{blood-muscle}} = 0.80 \pm 0.40$ ‰, Student test: $p < 0.001$, $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{blood-muscle}} = 1.05 \pm 0.39$ ‰, Mann-Whitney test: $p < 0.001$ for tiger sharks).

Individual specialization was evaluated using both stable isotopes and stomach contents through the indices IS and PSI respectively, with higher values indicating greater similarity between individuals. Both methods provided consistent results, with the bull shark population being more heterogeneous than the tiger shark population. Actually, bull shark IS ranged from 14 % (using $\delta^{15}\text{N}$ values) to 57 % (using $\delta^{13}\text{C}$ values) whereas tiger shark IS ranged from 59 % (using $\delta^{15}\text{N}$ values) to 38 % (using $\delta^{13}\text{C}$ values). Moreover, bull shark PSI (0.15 ± 0.13) was significantly lower than tiger shark PSI (0.29 ± 0.18) (Mann-Whitney test: $U = 90$, $p = 0.02$).

4. Discussion

Although bull sharks and tiger sharks have a long history of interaction with humans (Burgess 2016) and are thought to have important roles in ecosystem functioning (Heithaus *et al.* 2008), only a handful of studies have explored their foraging ecology to any great extent (a compilation of studies focusing on stomach content analyses is presented in Tableau IV.4). The limited amount of research on these species is mainly due to the difficulties of studying large and scarce predators, particularly in marine systems. The goal of this study was thus to improve our understanding of the factors influencing trophic niche plasticity. Considering the difficulty to investigate the trophic ecology of these predators, the novelty lies in the use of both stomach content and stable isotope analyses to concomitantly compare two sympatric populations. The description of tiger and bull shark trophic niches was achieved by investigating their pattern of individual specialization. Difficulties related to sampling large mobile and scarce animals coupled with their opportunistic feeding behavior led to a lower level of statistic robustness as demonstrated by cumulative curves even though our sample size in this study was comparable to those of previous studies.

4.1. Dietary habits at Reunion Island confirms the opportunistic feeding behaviour of tiger and bull sharks

In this study, both tiger and bull sharks were found to be more piscivorous than previously reported (Tableau IV.4). Similarly, the dietary contribution of cephalopods was high for both species (based on stomach content found in 47 % of tiger shark stomachs and 31 % of bull shark stomachs). Such a high proportion of cephalopod consumption by sharks has previously only been reported once, in tiger sharks from South Africa (Smale & Cliff 1998), but cephalopods have never been known to exceed 5.8 %O of the bull shark diet (Tableau IV.4). In contrast to previous studies, turtles, crustaceans, other elasmobranchs, sea snakes and marine mammals were less abundant or absent in the sharks we analyzed (Tableau IV.4). The key difference between the diets of these two species at Reunion Island compared with other localities is likely to be related to the local composition of available prey communities rather than predator selectivity; indeed, both species were considered opportunist because their diets differed regionally. The main prey of tiger sharks have been shown to vary considerably based on location, from teleost fish to sea snakes (in New Caledonia and Eastern Shark Bay), marine turtles (Western Shark Bay) and crustaceans (Northern Hawaiian Island) (Tableau IV.4). Interestingly, some tiger sharks have been shown to travel long-distances between locations abovementioned (Lowe, Wetherbee & Meyer 2006; Heithaus *et al.* 2007; Werry *et al.* 2014), and thus their diets differ between different locations. These large-scale movements between locations highlight the tiger sharks adaptability to local resource availability. Euryhaline bull sharks can switch between freshwater piscivorous diets and estuary and marine based diets (Werry 2010) and demonstrate opportunistic foraging strategies, inspecting boats and shore-anglers to feed on bait or hooked fish (McCord & Lamberth 2009) or associating with scombrids to feed on anchovy (Pinault & Wickel 2013).

Although the Shannon indices were quite comparable between the two shark species (2.25 for tiger sharks and 2.41 for bull sharks), tiger sharks consumed a wider range of prey (22 prey families belonging to 8 major prey groups) than bull sharks (13 prey families belonging to 3 major prey groups). The higher number of prey families consumed by tiger sharks was shown to be independent from sample size (16 versus 30 stomachs containing food for bull and tiger sharks, respectively) because *G. cuvier*'s cumulative prey curve was above that for *C. leucas* for any given sampling effort. Therefore the number of prey families potentially consumed by

Tableau IV.4: A global review of the dietary composition of tiger sharks and bull sharks from previous studies expressed as a percentage of occurrence (%O) and number (%N). NS = number of stomachs; NP = number of prey.

Species	Location	Indicator	N	Prey items										Reference	
				Teleosts	Cephalopods	Birds	Elasmobranchs	Land mammals	Crustaceans	Turtles	Equinoderma	Sea snakes	Marine mammals		Gastropods
Tiger sharks <i>Galeocerdo cuvier</i>	Southern Hawaiian Islands	%O	NS=198	58	13	23	22	19	33	11		5		(Lowe <i>et al.</i> 1996)	
	Northern Hawaiian Islands	%O	NS=57	46.8	14.4	53.7	27.9		64.2	26.7		17.4		Taylor & Naftel unpublished and De Crosta <i>et al.</i> 1984. cited in Lowe <i>et al.</i> 1996	
	West Shark Bay	%O	NS=84	31	11	14.3	10.7		3.6	45.2		21.4	18.9	6	(Simpfendorfer, Goodreid & Mcauley 2001)
	East Shark Bay	%O	NS=15	7	7	7	20				27	60	47		(Heithaus 2001)
	Queensland	%O	NS=553	37.2	0.4	9.3			10.3	9.4		29.3			(Simpfendorfer 1992)
	New Caledonia	%O	NS=30	21.3	6.5	43.7	4.3		13.0	20.0		61.7	14.8		(Rancurel & Intes 1982)
	Brazil	%N	NS= 22	75.4	2	6.1	10.1		6.1						(Bornatowski <i>et al.</i> 2014a)
Reunion Island	%O	NS=30	90	47	33	10	6.7	10	10	3.3				This study	
Bull sharks <i>Carcharhinus leucas</i>	Florida	%N	NS=50 NP=73	71			19		10						(Snelson, Mulligan & Williams 1984)
	Costa Rica	%O	NS=42	86			2	3	10	5		2			(Tuma 1976)
	Brazil	%N	NS=41; NP=46	89			11								(Sadowsky 1971)
	East Australia	%O	NS=485	52			9				3.4				(Werry 2010)
	South Africa	%O	-	71.1	5.8		57.5		5.3				7.7		(Olin <i>et al.</i> 2013)
	South Africa	%O	NS=309	57.0	4.3	0.7	50.7	2.9	4.0	2.0			4.3	0.5	(Cliff & Dudley 1991)
	Reunion Island	%O	NS=16	94	31			13							This study

bull sharks (estimated at 15 prey families) is predicted to be less than the number of prey families potentially consumed by tiger sharks (estimated at 26 prey families). At the population level, tiger sharks from Reunion Island would have a larger dietary range than bull sharks in accordance with previous studies (Tableau IV.4).

The consumption of a wider range of prey coupled with the fact that *C. leucas* and *G. cuvier* did not feed on the same fish families (mostly Fistularidae and Diodontidae found in *G. cuvier* stomachs and Chanidae and Mullidae in *C. leucas* stomach) led to a clear trophic niche segregation of these two species, as demonstrated by the low overlap index (equal to 0.34) well below the 0.6 threshold of a significant overlap.

4.2. In limited coastal environments, tiger and bull sharks reduce the competition for resources

Both stomach contents and stable isotope tiger shark metrics had slightly higher values than bull shark metrics. This observation suggests a higher mobility of tiger sharks than bull sharks, and is supported by evidence that tiger sharks undertake large-scale offshore migration (Lowe, Wetherbee & Meyer 2006; Heithaus *et al.* 2007; Werry *et al.* 2014) while bull sharks seem less mobile (but see Heupel *et al.* 2015). Tiger sharks appeared to exploit both a greater diversity of organic matter sources and trophic levels. Moreover, bull sharks exhibited higher $\delta^{13}\text{C}$ values in both muscle and blood than tiger sharks. As carbon isotope values vary between pelagic and benthic organic matter sources, carbon isotopic ratios could be considered as a proxy of feeding distance to shore (France 1995; Cresson *et al.* 2012). The difference in $\delta^{13}\text{C}$ values suggests a segregation of trophic habitats between the two species, with bull sharks depending more on neritic production. This trophic niche partitioning agreed with the higher presence rate of tagged bull sharks ($30 \pm 9\%$) than tiger sharks ($3.2 \pm 0.7\%$) tracked by the network of listening stations deployed along the west coast of Reunion Island (Blaison *et al.* 2015), as well as with published data (coastal–pelagic tiger sharks and coastal, estuarine and riverine bull sharks, Werry *et al.* 2011; Lea *et al.* 2015a,b).

Both populations exhibited ranges of isotope values comparable to the enrichment between a prey and its consumer, *i.e.* the difference between the individual presenting the lowest values and the individual presenting the highest values was about one trophic level ($\sim 1\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$, $\sim 2\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$; Hussey *et al.* 2010; Olin *et al.* 2013).

However, both tiger and bull sharks analyzed in this particular study presented a narrower isotopic niche width than has been previously found (Matich, Heithaus & Layman 2011; Daly, Froneman & Smale 2013; Heithaus *et al.* 2013); for instance, 18 bull sharks sampled in Mozambique had a $\delta^{13}\text{C}$ range of 6 ‰ (Daly, Froneman & Smale 2013), whereas our study of 27 bull sharks sampled in Reunion Island had a $\delta^{13}\text{C}$ range of only 2.5 ‰. Nevertheless, the extrapolation from the isotopic niche to the trophic niche depends on the isotopic range of food and nutrient sources (Newsome *et al.* 2007). In fact, the $\delta^{13}\text{C}$ values of both bull sharks and tiger sharks covered 30 % and 63 % of the range of organic matter sources, respectively, demonstrating a high diversity of resource use in the coastal ecosystems of Reunion Island. Thus, the $\delta^{13}\text{C}$ range difference between that found in this study and the scientific literature is probably due to the lower diversity of organic matter sources around Reunion Island compared with the large continental shelves offshore of other locations, such as Mozambique, Australia and Florida, which experience strong fluvial (containing freshwater and terrestrial) inputs.

4.3. Bull sharks do not exhibit the same foraging strategies over time

At the intra-specific level, bull shark $\delta^{13}\text{C}$ values were influenced by individual fork length (longer individuals had more negative $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$ values) and capture season ($\delta^{13}\text{C}_{\text{blood}}$ values were greater between November–May than between April–October). The seasonal influence on $\delta^{13}\text{C}$ may result either from a baseline seasonal variation or small-scale seasonal movement along the inshore–offshore gradient or a baseline seasonal variation. The body length effect on $\delta^{13}\text{C}$ suggested that smaller bull sharks derived their energy from resources that depend on coastal primary production, as was found in another empirical study from Eastern Australia (Werry *et al.* 2011). It is important to note, however, that this length effect was detected only in individuals longer than 205 cm (length at maturity is approximately 204 cm; Cruz-Martínez, Chiappa-Carrara & Arenas-Fuentes 2004). Consequently, this result demonstrated that mature individuals are not homogeneous and that foraging shifts occur not only between immature and mature stages but also within the mature stage. Further sampling of juveniles and sub-adults would be necessary to explore ontogenetic trophic shifts and confirm this trend. The absence of length and seasonal effects on the blood and muscle isotope values for tiger sharks suggests that in this species dietary shifts are limited across adulthood and that individuals exploit the coastal environment of Reunion Island similarly all year round.

4.4. Individual specialization is higher in bull sharks compared to tiger sharks

Tiger and bull shark populations displayed almost identical isotopic niches (assessed by SEAc) despite tiger sharks consumed a higher diversity of prey families. The two following hypotheses could explain this finding: 1) a greater isotopic redundancy of tiger shark prey (interpretable in terms of functional redundancy by extrapolation) and/or 2) a greater dietary similarity among tiger sharks than among bull sharks. It is not possible to delineate between these hypotheses without sampling prey for stable isotope analysis, but other clues derived from both stomach contents and stable isotopes indicated that there was a higher degree of similarity in prey items among tiger shark individuals than among bull shark individuals. The feeding niche of bull sharks was more equitably partitioned between individuals who specialized on different prey than for tiger sharks, as suggested by a lower taxonomic richness per stomach coupled with higher equitability at the population scale. In a theoretical case, if each individual feeds on unique prey, with key differences from one individual to another, then pooling all individuals would result in a good equitability at the population level, with very low taxonomic diversity per stomach. Furthermore, the bull shark mean overlap between each individual and the population average diet (expressed as PSI) was significantly lower than in tiger sharks. This indicated that tiger shark individuals' diet was more similar to each other than bull sharks, which were composed of heterogeneous individuals. Isotopically, smaller isotope-nearest neighbor distances and a greater ratio of inter-tissue to inter-individual difference (the IS index) also suggested a greater similarity between generalist tiger shark individuals (Bolnick *et al.* 2002; Layman *et al.* 2007a). Based on both stable isotopes and stomach contents, the IS based on two high turnover rates tissue (*i.e.*, measuring diet stability between one year and several months before catch) to the PSI based on the individuals last meals were consistent.

Dietary resources (in term of species number and biomass) are an important parameter affecting individual specialization: the higher the diversity of resources (number of prey species), the higher the individual predator specialization (Araújo, Bolnick & Layman 2011). Moreover, in the case of resource scarcity (low biomass), individuals who specialize on a narrow range of prey demonstrated higher foraging efficiency than those exploiting more diverse resources (Bolnick *et al.* 2003). In Reunion Island, a high number of species and low biomass compared with other localities in the Indian Ocean (Chabanet *et al.* 2002, 2015; Pinault *et al.* 2013) would be expected to promote individual specialization, especially for neritic bull

sharks that forage chiefly on coastal fish in these small coastal ecosystems. This pattern of heterogeneous bull sharks and homogeneous tiger sharks in terms of diet has been observed in geographically distinct populations (Florida and Australia, respectively), which could thus be interpreted as being context dependent (Matich, Heithaus & Layman 2011). Our results demonstrated different feeding patterns between two sympatric apex predator populations in a restricted habitat area, suggesting that difference in individual specialization is not only context dependent but also species dependent. Further assessment of bull and tiger shark relative abundance in the region is needed to estimate intensity of inter and intra-specific competition and thus their importance in coastal ecosystems. Moreover, sampling potential prey for stable isotopes would help to both quantify long-term shark diet through mixing models and the trophic environment of the studied shark population.

Caution should be taken when interpreting the results of multi-tissue stable isotope analyses, as physiological (tissue-specific discrimination factor) and chemical (lipid and urea concentration) effects could lead to inter-tissue isotopic differences even with a constant diet (Hussey *et al.* 2012b). Indeed, trophic discrimination factors (*i.e.* differences between prey and consumer) depend on consumer species, diet quality and tissue type (Malpica-Cruz *et al.* 2012; Caut *et al.* 2013). No controlled feeding experiments have ever been performed on tiger and bull sharks, and published studies on other species do not provide any applicable generalizations (such as correction factors between muscle and blood) (Malpica-Cruz *et al.* 2012; Caut *et al.* 2013). The trend that emerges from these studies suggests a reduction in $\delta^{13}\text{C}_{\text{blood-muscle}}$ values with treatment, with no effect on nitrogen isotopes, which would exacerbate the observed degree of individual dissimilarity without affecting differences between tiger shark and bull shark populations.

This study was the first to examine the trophic ecology of the sympatric tiger shark and bull shark populations in an isolated oceanic island using both stomach content and multi-tissue stable isotope analyses. The results of this study demonstrated the clear segregation in the foraging niches of these two apex predators, even for individuals caught in the same area during the same time period, underlining the existence of mechanisms that moderate trophic competition between the two shark species in coastal habitats with limited food resources. This further suggests that the two species have different functions in these coastal habitats and, as such, must be considered independently in terms of conservation and management. Further research on other coastal and oceanic predators (such as giant trevally and tuna), preys

availability and relative abundance of tiger and bull sharks in the region would help to better understand their ecological functions.

5. Les points à retenir

5.1. Deux espèces opportunistes

Du matériel non digérable, comme des sacs plastiques, des hameçons ou des végétaux a été retrouvé dans 25% des 16 estomacs de *C. leucas* et dans 27% des 30 estomacs de *G. cuvier* qui contenaient de la nourriture. De façon surprenante, 8% des 148 proies retrouvées dans les estomacs de requins tigres sont d'origine terrestre (Mammifères terrestres comme un chien (*Canis lupus*) et un tangué (*Tenrec ecaudatus*), ainsi que des poulets (*Gallus gallus*), Figure IV.4). La présence de matériel non digérable ainsi que d'origine terrestre dans les estomacs des requins tigre et bouledogue suggère que ces espèces ont un comportement alimentaire opportuniste. Cela pose aussi des questions sur la disponibilité en proies naturelles dans le milieu.

Les catégories de proies majoritaires sont les Téléostéens (composant 49% des proies de *G. cuvier* et 78% de celles de *C. leucas*) et les Céphalopodes (26% de calmars consommés par *G. cuvier* et 9% par *C. leucas* se répartissant équitablement entre des calmars (Teuthida) et poulpes (Octopoda). Bien que minoritaire, cette proportion de Céphalopodes dans l'alimentation de *C. leucas* est la plus importante jamais reportée dans la littérature scientifique tandis qu'une telle importance des Céphalopodes dans le régime alimentaire de *G. cuvier* n'a été observée qu'en Afrique du Sud. Les principales familles de Téléostéens consommées par *C. leucas* sont les Chanidae, les Mullidae, les Balistidae et les Carangidae. Les principales familles de Téléostéens consommées par *G. cuvier* sont les Fistularidae, les Crangidae, les Balistidae et les Scombridae. Pour ces derniers, la présence de traces de couteau nettes fait penser à des déchets de pêche plutôt qu'à des proies naturelles (Figure IV.4). Ainsi, la majorité des proies appartenant aux familles des Scombridae, Istiophoridae, Coryphaenidae et Carangidae consommées par le requin tigre est considérée comme issue d'interactions entre cette espèce et les pêcheries (déchets ou parties postérieures ayant pu faire l'objet de prédation). Généralement, ces proies ne sont pas considérées comme représentatives du régime alimentaire naturel des prédateurs et ne sont pas prises en compte lors des analyses. Toutefois, les interactions avec les pêcheries autour de La Réunion sont la source de 13% des proies retrouvées dans les estomacs de requins tigre, rendant difficile la distinction entre un régime alimentaire « naturel » et les influences des activités humaines dans le contexte très anthropisé de la côte ouest réunionnaise. Au vu de cette forte proportion et de l'incertitude sur

l'origine de certains restes alimentaires (notamment les parties postérieures de Scombridae), ces familles ont tout de même été incluses dans les analyses statistiques.

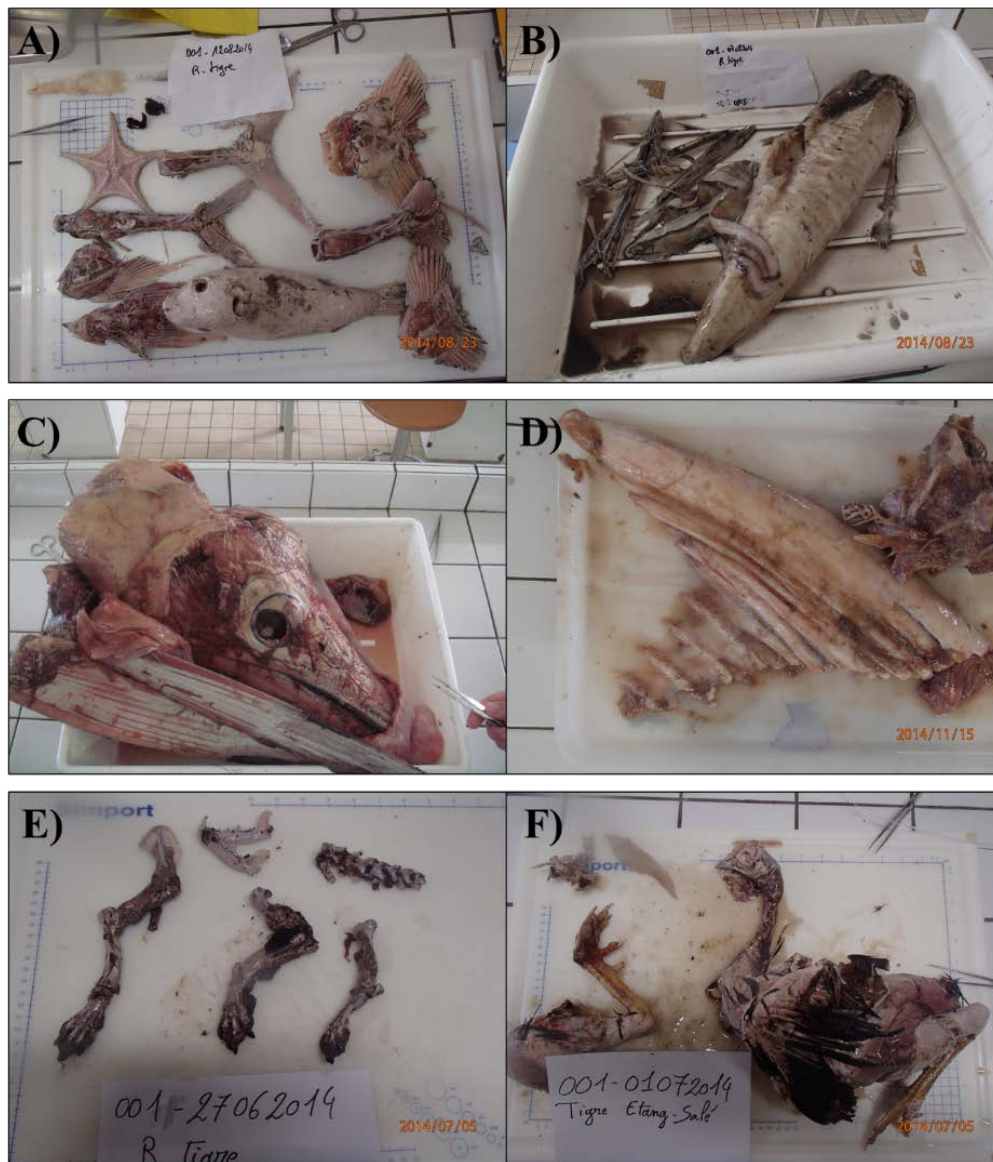


Figure IV.4 : Exemple de proies consommées par le requin tigre *Galeocerdo cuvier*.

Les deux premières photographies illustrent son alimentation générale avec la présence de morceaux de poissons non identifiables et d'autres permettant l'identification d'un Tetraodontidae (A) et de plusieurs Fistularidae (B), des calmars à divers états de digestion (uniquement le bec en A et du manteau en B) et des proies rares (une étoile de mer en A).

Les deux photographies centrales illustrent l'identification de déchets issus des pêcheries : une tête (C) et nageoire dorsale (D) de Xiphiidei (poissons porte-épées, marlins et espadons) présentant des marques de couteau.

Les deux dernières photographies illustrent la présence de proies d'origine terrestre avec des restes de Mammifère (*Canis lupus*, E) et d'oiseau d'élevage (*Gallus gallus*, F).

Photographies : S. Jaquemet et C. Trystram.

Au total treize familles de proies appartenant à trois grands groupes taxonomiques (Téléostéens, Céphalopodes et Elasmobranches) ont été identifiées dans les estomacs non vides de requins bouledogue disséqués, tandis que vingt-deux familles de proies appartenant à huit

grands groupes taxonomiques (Téléostéens, Céphalopodes, Aves, Chéloniens, Crustacés, Mammifères terrestres, Elasmobranches et Equinodermes) ont été identifiées dans les estomacs de requins tigre qui contenaient de la nourriture (Figure IV.5). Cette différence du nombre de liens trophiques entre les requins tigre plus généralistes et les requins bouledogue plus piscivores ne semble pas uniquement liée au biais d'échantillonnage car les ordonnées des asymptotes des courbes d'accumulation (exprimant le nombre de familles de proies en fonction du nombre d'estomacs disséqués) suggèrent que *C. leucas* s'alimenterait de 15 familles de proies tandis que *G. cuvier* pourrait consommer jusqu'à 26 familles de proies.

Des restes d'Elasmobranches ont été retrouvés chez ces deux espèces, cependant leur état de digestion avancé n'ont pas permis d'identifier formellement des liens de prédation intra- et inter-spécifiques entre les requins tigre et bouledogue.

5.2. Absence de chevauchement alimentaire entre ces deux espèces

Bien que ces deux espèces puissent être considérées comme opportunistes relativement à la présence de matériel non digérable et/ou d'origine terrestre, elles présentent des régimes alimentaires distincts se traduisant par un très faible chevauchement alimentaire. En effet, les contributions relatives des grandes catégories de proies dans les régimes alimentaires de ces deux espèces sont différentes. De plus, les requins tigre et bouledogue ne s'alimentent pas des mêmes familles de Téléostéens (Figure IV.5). Cette différence est très marquée par leurs valeurs isotopiques dont les moyennes diffèrent significativement, à la fois dans le muscle et le sang. Ceci se traduit par l'absence de chevauchement de leurs niches isotopiques représentées par des ellipses standards (*i.e.* équivalent bidimensionnel de la moyenne et de la variance). Les ratios isotopiques du carbone représentant la dépendance à différentes sources de matière organique, ils peuvent être considérés comme un proxy de la distance à la côte de la zone d'alimentation (voir Chapitre III, 2.2.3). Les différences observées entre les requins tigre ($\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} = -16.91 \pm 0.68 \text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{sang}} = -16.13 \pm 0.82 \text{ ‰}$) et les requins bouledogue ($\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} = -15.79 \pm 0.55 \text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{sang}} = -15.15 \pm 0.51 \text{ ‰}$) indiqueraient que ces derniers dépendent de ressources plus côtières que les requins tigre. De plus, la corrélation négative observée entre la taille des requins bouledogue et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$ suggère que les plus grands individus dépendent de ressources plus pélagiques. La taille minimale des *C. leucas* étudiée étant de 205 cm (maturité sexuelle atteinte vers 200 cm), cette dernière observation ne peut être interprétée en termes de variations

ontogéniques du régime alimentaire, bien que de tels changements d'alimentation au cours du développement des individus aient été mis en évidence dans d'autres études (Werry 2010).

Cette ségrégation trophique concernant les sources de matière organique est cohérente avec l'utilisation d'habitats différents démontrée dans le programme CHARC, à l'aide de marquages acoustiques internes. Durant ce programme, les requins bouledogue ont été détectés par des stations d'écoutes côtières (la majorité des stations était déployée à des profondeurs inférieures à 25m) tandis que les requins tigre semblaient fréquenter des zones sensiblement plus au large (bord de sec et DCP) (Soria 2014).

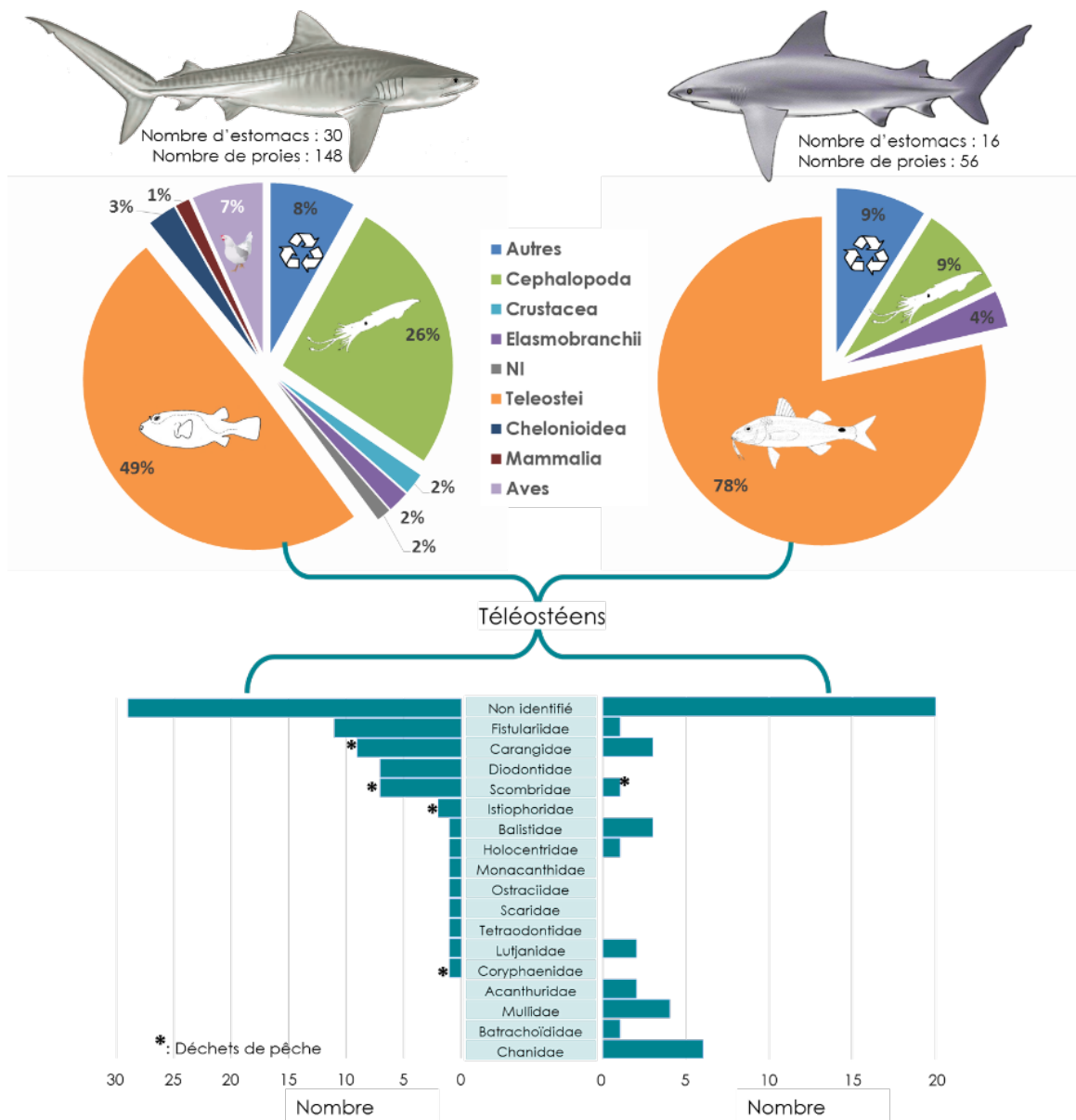


Figure IV.5 : Description générale des contenus stomacaux de *Galeocerdo cuvier* à gauche et de *Carcharhinus leucas* à droite échantillonnés le long de la côte Ouest de La Réunion entre août 2012 et décembre 2014. Les diagrammes en camembert représentent les contributions des différents groupes taxonomiques exprimés en nombre de proies et les diagrammes en bâton celles des principales familles de Téléostéens.

5.3. Variations du régime alimentaire du requin bouledogue

Le muscle et le sang ayant des taux de renouvellement différents, une différence de signature isotopique entre ces deux tissus peut traduire une modification du régime alimentaire au cours du temps. Dans cette étude, la différence entre les valeurs isotopiques du carbone mesurées dans les muscles et le sang est positivement corrélée à la taille des individus. Ceci peut refléter une augmentation de leur mobilité avec l'âge. De plus, le $\delta^{13}\text{C}$ mesuré dans le sang de *C. leucas* présente des modifications saisonnières pouvant traduire des migrations côtes-large, tel que cela a été montré à l'aide des marquages acoustiques avec une plus forte présence à la côte durant l'hiver austral que pendant l'été (Soria 2014; Blaison *et al.* 2015).

5.4. Répartition différente des ressources entre les individus des deux espèces

L'étude des ratios isotopiques dans deux tissus pour chaque individu permet de comparer la variance intra-individuelle (moyenne des différences entre le muscle et le sang de chaque individu) et la variance inter-individuelle (différence entre les moyennes individuelles). Cette comparaison peut être interprétée en termes de similitude de régime alimentaire entre les individus (Matich, Heithaus & Layman 2011). Associés à d'autres indices issus des contenus stomacaux (chevauchement entre chaque individu et la moyenne populationnelle, richesse taxonomique par estomac, équitalibité de la répartition des proies dans les estomacs), ces indicateurs suggèrent une plus grande similitude entre les individus de *G. cuvier* comparativement à la population de requins bouledogue composée d'individus hétérogènes, chacun étant spécialisé sur différentes ressources (Figure IV.6). Ces résultats montrent que des populations de prédateurs apicaux sympatriques peuvent obéir à des stratégies trophiques différentes dans une zone relativement restreinte et proposant une faible diversité de ressources alimentaires.

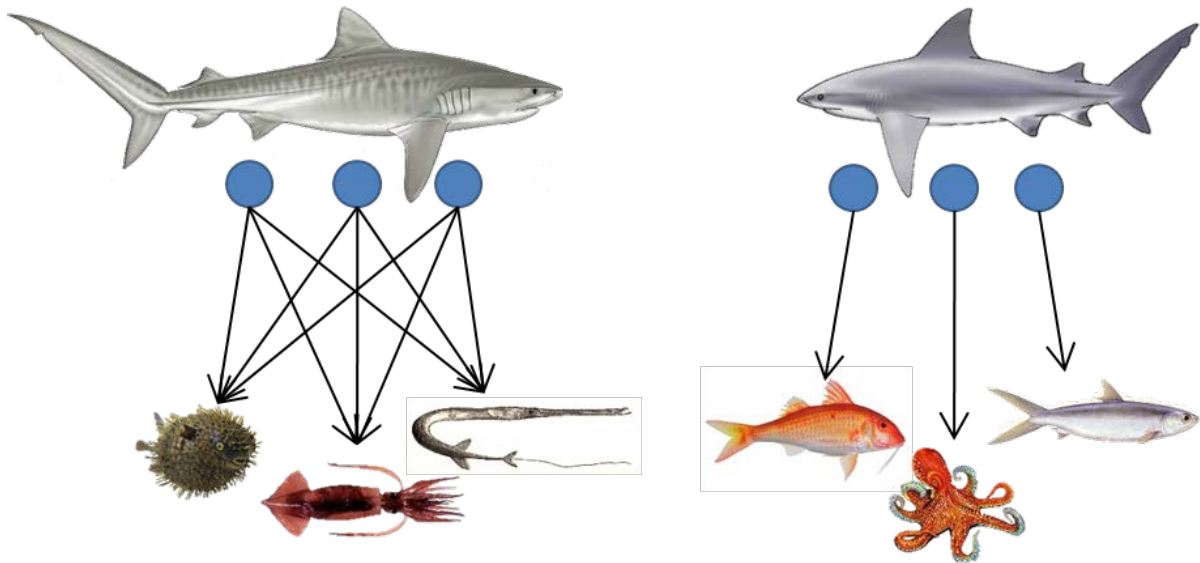


Figure IV.6 : Schématisation de deux stratégies de répartition des ressources au sein des individus d'une même population généraliste (représentés par des cercles bleus). Ces deux populations peuvent être considérées comme généralistes car elles consomment une grande variété de proies cependant dans le cas de gauche l'ensemble des individus consomment l'ensemble des proies (population généraliste composée d'individus généralistes) tandis que dans le cas de droite les individus se spécialisent sur des proies différentes (population généraliste composée d'individus spécialistes).

Chapitre V Partition des niches trophiques d'une communauté de prédateurs épipelagiques

Trystram, C.¹, Rogers, K. M.², Guyomard, D.³, & Jaquemet, S.¹ Trophic niche partitioning among sympatric key predatory species exploited by an artisanal fishery of an oceanic island, evidence from stomach contents and stable isotopes analyses. **En préparation.**

¹ : UMR 9220 ENTROPIE (Université de La Réunion-IRD-CNRS), Avenue René Cassin CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, Ile de La Réunion, FRANCE.

² : National Isotope Centre, GNS Science, PO Box 31-312, Lower Hutt, NEW ZEALAND.

³ : Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins, 47 rue Evariste de Parry, 97827 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, FRANCE.

1. Introduction

The overexploitation of high trophic level marine predators has negative impacts not only on targeted species, but also on other components and the functioning of ecosystems (Cox *et al.* 2002; Pauly & Palomares 2005). Marine predators indeed are thought to have a key role in marine ecosystem functioning via various processes, such as enhancing ecosystem connectivity due to their high mobility (McCauley *et al.*, 2012; Rooney *et al.*, 2006), direct predation and indirect behavioural effect such as risk avoidance (Heithaus *et al.*, 2009; Rizzari *et al.*, 2014). Changes in predator abundance can often lead to unpredictable consequences on community structure through mesopredator and/or competitor release effect (Ward & Myers 2005; Zeidberg & Robison 2007; Myers *et al.* 2007; Sandin *et al.* 2008; Ruppert *et al.* 2013). A sustainable management of these ecologically and economically important species (*i.e.* high trophic level predators) is dependent on adopting a model-based ecosystem approach to fisheries management (Garcia *et al.* 2003). Such a model is useful to evaluate and predict the impacts of resource overexploitation and climate change on ecosystems, but it requires information on biological interactions, energy transfer, consumption and production of different trophic levels (Pauly *et al.* 2002; Christensen & Walters 2004). Prior knowledge of direct (predation) and indirect (competition, behavioural effect) trophic relationships among species is necessary to establish sustainable ecosystem models for resource exploitation.

The role of higher trophic level predators in structuring pelagic ecosystems is not yet fully understood. Past studies suggested communities to be structured by 'keystone' species (*i.e.* species which affect their community structure in a manner disproportionate to their abundance) (Cox *et al.* 2002; Ruppert *et al.* 2013; Rizzari *et al.* 2014) while other studies do not acknowledge their existence because of functional redundancy between predators in food webs (Kitchell *et al.* 2002; Griffiths *et al.* 2010; Frisch *et al.* 2016). However, there is inconsistent empirical evidence of trophic redundancy between predators. For example, both *Coryphaena hippurus* and *Thunnus albacares* feed on epipelagic teleosts in eastern Australia, exhibiting a high trophic niche overlap (Young *et al.* 2010), while the same species partitioned their diet in Indian waters between epipelagic teleosts (preferred by *C. hippurus*) and squid (preferred by *T. albacares*) (Varghese *et al.*, 2014). In addition interactions were demonstrated between coastal and oceanic ecosystems, with reef sharks feeding on small pelagic prey (McCauley *et al.* 2012) and oceanic predators feeding on coastal-produced prey (Allain *et al.* 2012). To our knowledge, no study compared at the same time in the same location the trophic

ecology of both coastal and oceanic predatory fishes, but instead focused on one or another of these ecosystems only. A broader knowledge of species occupying different marine habitats and their trophic links is still required to clarify factors affecting interactions between ecosystems.

The present study aims to investigate the trophic relationships between coastal and oceanic predators from Reunion Island in the western Indian Ocean, an oceanic island with a very narrow island shelf. Stomach contents and muscle tissue stable isotopes were analysed to determine the trophic partitioning between eight coastal and oceanic predatory fish accounting for most of the landings of the artisanal fishery (Ifremer - Système d'Informations Halieutiques 2013). Differences in each species' prey dietary composition were compared using taxonomic and functional groups. In addition, carbon and nitrogen stable isotopes were measured in fish muscle to provide long-term proxies of organic matter sources they depend upon and to estimate their position in the food web (*i.e.* trophic level). Due to the geomorphology of the island, characterised by a narrow island shelf and steep slopes, and the high mobility of study species, we hypothesised that the study species should derive their energy primarily from oceanic sources, and that a high trophic redundancy between all species would exist in the system. The co-existence of species among ecological communities however requires spatial, temporal or trophic segregation to avoid competitive exclusion. In this context, mechanisms reducing the trophic competition could also exist.

2. Methods

2.1. Study area, biological model and sample collection

The study was conducted off Reunion Island (21°09' S, 55°23' E), a small (60 km diameter) oceanic island of volcanic origins, situated 700 km east of Madagascar in the southwestern Indian Ocean. The central region is mountainous (3070 m maximum) and provides a clear distinction between the wet windward east coast and the dry leeward west coast, where a small discontinuous fringing coral reef has developed (Figure IV.1). The island's volcanic cone topography results in steep slopes, a limited shallow island shelf and consequently offshore ecosystems directly adjacent to coastal ecosystems.

Fish were sampled between January 2012 and December 2014 along the West coast by local artisanal fishermen. Each fresh fish was measured (Total Length) and the stomach and/or

a piece of white muscle were collected and kept in a cool box until transferred to the laboratory where samples were frozen at -20 °C until further analysis. Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), wahoo (*Acanthocybium solandri*), great barracuda (*Sphyraena barracuda*) and giant trevally (*Caranx ignobilis*) constitute ~90% of artisanal fishery landings in La Reunion (Ifremer - Système d'Informations Halieutiques 2013) and these species are mostly exploited in the vicinity of anchored fishing aggregative devices (aFAD). Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) and bull shark (*Carcharhinus leucas*) are no more targeted by artisanal fishermen for over 15 years (Le Manach *et al.* 2015) therefore samples were collected during specific culling programs coordinated by local authorities to control species involved in shark attacks along the shore. All sharks were dissected by a veterinarian, who collected samples for scientific purposes (*i.e.* stomach and piece of muscle).

2.2. Stomach content analysis

2.2.1. Prey identification

In laboratory, stomach content samples were thawed and weighed. Prey items found in stomachs were counted, weighted to an accuracy of 0.01 g and identified to the lowest possible taxonomic level using identification keys adapted to taxonomic groups and/or to anatomical parts (cephalopod beaks, teleosts, otoliths, etc) (Clarke 1986; Smith & Heemstra 1986; Smale, Watson & Hecht 1995) and then compared to Reunion species lists (Durville *et al.*, 2009; Letourneur *et al.*, 2004; Poupin, 2009) and to our own collection. Paired and unpaired otoliths, lower and upper beaks, and exoskeleton fragments (cephalothorax and abdomen) were used to assess the number of digested fish, cephalopods and crustaceans respectively. Prey importance found in stomachs was expressed as the relative numerical abundance.

2.2.2. Trophic niche width and individual similarity

The trophic niche width (H) of each population was calculated using Roughgarden's measure of prey variability based on the Shannon-Weaver diversity index (Bolnick *et al.* 2002):

$$H = - \sum_{k=1}^s p_k \times \ln(p_k) \quad (1)$$

where S is the number of prey families, and p is the proportional numerical abundance of each prey family. This index varies between 0 (one dominant prey) and $\ln(S)$ (all prey are equally consumed).

The distribution of consumed prey regardless of prey richness within a predator was calculated using Pielou equitability index (J):

$$J = H/\ln(S) \tag{2}$$

where H is the trophic niche width, and S is the number of prey families. This index varies between 0 (dominance of one prey family) and 1 (all prey families are equally consumed).

2.2.3. Trophic niche overlap

Similarities between predator species diets were quantified with Pianka (1974) index (O_{AB}).

$$O_{AB} = \frac{\sum_{k=1}^S p_{Ak}p_{Bk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^S p_{Ak}^2 \times \sum_{i=1}^S p_{Bk}^2}} \tag{3}$$

where S is the number of prey families, and p_A and p_B are the proportional numerical abundances of prey families consumed by species A and B respectively. O_{AB} varies between 0 (complete partition) and 1 (complete overlap).

The trophic niche overlap was statistically tested by generating null models, simulating independent resource usage with EcoSimR. The analysis revealed whether the average pairwise niche overlap is more or less than would be expected if species used resource categories independently of one another (Gotelli, Hart & Ellison 2015).

2.2.4. Trophic guild determination

In order to define predator trophic guilds, the 68 prey families identified in the stomach contents were first gathered into 13 functional groups (Tableau V.1).

Tableau V.1: Prey family and functional group nomenclature. UnId: unidentified.

Functional group	Prey family
Aves	Phasianidae
	Sternidae
Coastal.Fish	Acanthuridae
	Balistidae

	Batrachoïdidae
	Diodontidae
	Fistulariidae
	Holocentridae
	Lutjanidae
	Monacanthidae
	Mullidae
	Muraenidae
	Ostraciidae
	Polynemidae
	Scaridae
	Scorpaenidae
	Tetraodontidae
	<hr/>
Crust.Benthic	Paguroidea
	Raninidae
	<hr/>
	Amphipoda
	Isopoda
	Lysiosquillidae
Crust.Epipelagic	UnId
	Odontodactylidae
	Ostracoda
	Palinuridae
	Squillidae
	<hr/>
	UnId
Elasmobranchii	Sphyrnidae
	Torpedinidae
	<hr/>
Gaster.Meso	Cavoliniidae
	<hr/>
	Acanthuridae
	Antennaridae
	Balistidae
	Blennidae
	Carangidae
	Carapidae
Fish juvenile	Chaetodontidae
	Dactylopteridae
	Diodontidae
	Holocentridae
	Labridae
	Monacanthidae
	Mullidae

	UnId
	Ostraciidae
	Pomacentridae
	Scorpaenidae
	Serranidae
	Sphyraenidae
	Synodontidae
	Tetraodontidae
	Zanclidae
	Carangidae
	<i>Carangoïdes sp.</i>
	<i>Caranx ignobilis</i>
Large.Pelagic.Fish	<i>Caranx sexifaciatius</i>
	Coryphaenidae
	Istiophoridae
	Scombridae
	Bramidae
	Gempylidae
Mesopelagic fish	Nomeidae
	Paralepididae
	Trachichthyidae
	UnId
Octopoda	Octopodidae
	Caridae
Shrimp.Epipelagic	UnId
	Carangidae
	<i>Decapterus macarellus</i>
	<i>Decapterus sp.</i>
	<i>Selar crumenophthalmus</i>
Small.Pel.Fish	Chanidae
	Clupeidae
	Exocoetidae
	Nomeidae
	Scombridae
	Chirotheuthidae
	Histioteuthidae
Teuthida	UnId
	Ommastrephidae

The dispersion of individuals in two-dimension plots was examined with an ordination method called non-metric Multi Dimensional Scaling (nMDS) applied on Bray-Curtis distances between paired individuals (D_{ij}).

$$D_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^K |p_{ik} - p_{jk}|}{\sum_{k=1}^K p_{ik} + p_{jk}} \quad (4)$$

where p_{ik} and p_{jk} were the numerical abundance of the k^{th} prey category in individuals i and j , respectively. Euclidean distances on the nMDS bi-plot were used to classify individuals into trophic guilds by deriving dendrograms from cluster analysis (Ward, 1963) with the maximum inertia loss criterion (Mari & Schott 2001). The cophenetic correlation was tested using a Mantel test in order to measure how faithfully the statistical process (nMDS plus clustering) preserved the pairwise Bray-Curtis distance between the original unmodelled stomach contents. Prey items that explain the biggest difference between the predator diets were identified by similarity percentages (SIMPER). This analysis was performed on 'vegan' package of the statistical software R (Oksanen *et al.* 2015).

2.3. Stable isotopes analysis

2.3.1. Preparation

Fish white dorsal muscle samples were first frozen, then freeze-dried at <0.5 mBar and <40 °C for 48h, then ground into a fine and homogeneous powder using an automated grinder. Their low C/N ratio (<3.5) suggested low lipid contents, which reduces the need to perform lipid extraction or analytical corrections (Post *et al.* 2007). Prior to stable isotope measurements, all samples were weighed (0.5 mg) and packed into tin capsules in duplicate. Isotopic composition and %C and %N content were measured at the National Stable Isotope Laboratory, GNS Science, Lower Hutt, New Zealand, the IsoEnvironmental, Rhodes University, Grahamstown, South-Africa, or at the Stable Isotope Facility, LIENSs laboratory, La Rochelle, France, using an isotope ratio mass spectrometer, interfaced to an elemental analyser in continuous-flow mode (EA-IRMS). Standard reference materials were used to ensure accuracy and precision between laboratories. Results were expressed in conventional delta notation (δ), defined as the part per thousand (‰), according to the following equation (Peterson & Fry 1987):

$$\delta X = [(R_{sample}/R_{standard}) - 1] \times 1000 \quad (5)$$

where R_{sample} and $R_{standard}$ are the fractions of heavy to light isotopes in the sample and standard, respectively. Samples and reference materials were measured relative to Vienna PeeDee Belemnite for carbon (VPDB) and atmospheric air for nitrogen. Replicates of internal laboratory standards indicated measurement errors of 0.07 ± 0.01 ‰ and 0.10 ± 0.02 ‰ for carbon and nitrogen isotopes, respectively.

2.3.2. Metrics

Stable isotope ratios were used to calculate several metrics based on community adaptation proposed by Layman *et al.* (2007), an index applied at species-scale using each individual as a sampling unit. For each predator species, mean distance to centroid (CD) provided a measure of the average degree of trophic diversity, which was divided further into exploited trophic level diversity ($\delta^{15}\text{N}$ range) and organic matter source diversity ($\delta^{13}\text{C}$ range). Mean nearest neighbour distance (MNND) provided a measure of trophic similarity between individuals, where a small MNND indicates a high trophic redundancy within individuals, whereas a large MNND indicates more divergence in terms of individual trophic niche.

Total (isotopic) predator niche of each species has previously been assessed by determining the area of the smallest convex hull containing all individuals in the $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ isotopic space, which is highly biased by outliers (*i.e.* individuals with extreme positions, Layman *et al.* 2007). Kernel-based estimators are robust for small sample sizes and are less sensitive to outliers, while still being able to consider outliers as part of the overall distribution (Fieberg 2007). Analogous to home range, 95% kernel area was used to assess each predator's total isotopic niche (Franco-Trecu, Aurioles-Gamboa & Inchausti 2014). The 95%-kernel area was produced using the 'ks' package of the statistical software R (Duong 2007). However, this latter metric is biased by sample size. Thus, a meaningful trophic niche (*i.e.* likely to be important for a randomly chosen individual) was best represented by the standard ellipse corrected for small sample size (SEAc), introduced by Jackson *et al.* (2011) as a bi-dimensional equivalent of the uni-dimensional mean and variance. As SEAc is independent from sample size, it allows species comparisons with different sample sizes (Jackson *et al.* 2011).

Except for kernel estimates, all other isotopic metrics were calculated using the 'siar' package of the statistical software R (Parnell & Jackson 2011).

2.4. Statistical analysis

2.4.1. Sampling effort evaluation

Sampling effort was evaluated using cumulative curves. These curves were constructed by plotting cumulative observation (number of prey families or isotopic convex hull area) on the y-axis against sampling effort (number of non-empty stomachs or their isotopic values) on the x-axis. Sampling effort combinations were randomised one hundred times to eliminate bias (Cortés 1997).

2.4.2. General procedure

Data were first tested for normality and homoscedasticity using a Jarque-Bera test (Thadewald & Bünin 2007) and a Levene test respectively.

For multivariate comparisons, statistical differences between two or more modalities were tested using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) using the 'adonis' procedure in the 'vegan' package of R (Oksanen *et al.* 2015). If PERMANOVA null hypothesis of homogeneity were not verified, each variable was analysed separately in univariate analysis. For univariate analysis, statistical differences between two modalities were then tested using either a Student test or a Mann-Whitney test depending on each variable's normality and homoscedasticity. Statistical differences between more than two modalities were tested using either one-way variance analysis (ANOVA) test (followed by Tukey's multiple comparison), or Kruskal-Wallis test, followed by Mann-Whitney multiple comparison with Holm (1979) adjustment, depending on each variable's normality and homoscedasticity.

Dependence between two qualitative variables was tested using χ^2 test applied on contingency table, also called Fisher exact test. Correlation between two quantitative variables was tested using Pearson's test if variables followed Gaussian distribution and Kendall's test otherwise. Capture period was expressed as capture season with 'winter' from April to October and 'summer' from November to May (Conand *et al.* 2007). In order to explore ontogenetic shift, each individual was characterised as "immature" or "mature" accordingly to species-specific length at maturity. Length at maturity reported from fishbase.org were: 100 cm for *A. solandri*, 60 cm for *C. ignobilis*, 200 cm for *C. leucas*, 80 cm for *C. hippurus*, 310 cm *G. cuvier*, 40 cm for *K. pelamis*, 66 cm for *S. barracuda* and 100cm for *T. albacares*. Statistical significance was established at 5% for all statistical tests. All statistics were performed using R.

3. Results

3.1. Sample size

Stomach contents of 310 specimens from the eight large predatory study species were analysed, with 22.3 % being empty. However, the percentage of empty stomachs is highly variable between species, ranging from 6.2 % for *T. albacares* (91 out of 97 stomachs contained food) up to 48.3 % for *G. cuvier* (30 out of 58 stomachs contained food, Tableau V.2).

Cumulative prey curves (Figure V.2 A) showed that the number of stomachs analysed is sufficient (*i.e.* approaching an asymptote) to obtain an effective dietary description for *T. albacares* and *C. hippurus* whereas the dietary description for *K. pelamis*, *C. leucas*, *G. cuvier* and *A. solandri* is sub-optimal as cumulative prey curves only tended towards an asymptote. The cumulative prey curve of *C. ignobilis* indicated an inadequate sample size to effectively describe its diet. Surprisingly, the cumulative prey curve of *S. barracuda* seems to approach an asymptote despite its low sample size.

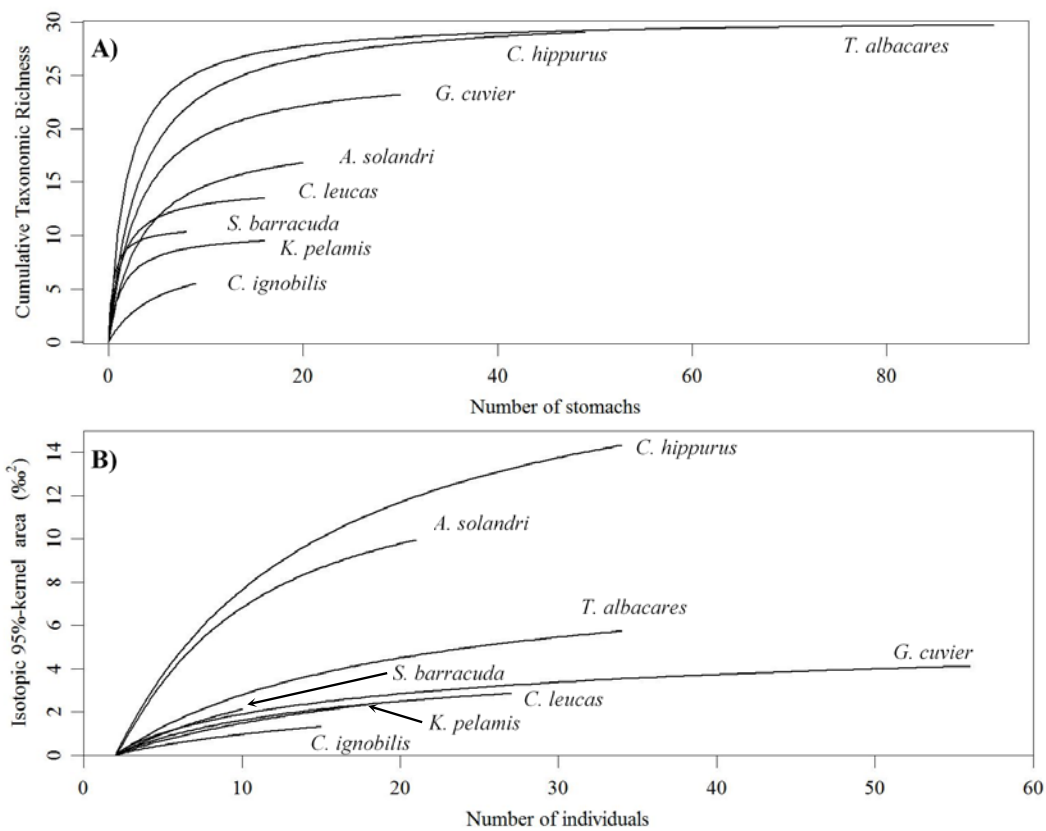


Figure V.2: Cumulative prey curves based on A) stomach contents and B) stable isotopes ratios of large predatory fish species collected off Reunion Island.

The only cumulative isotopic 95%-kernel curve to reach an asymptote was *G. cuvier* (Figure V.2 B) while the cumulative isotopic 95%-kernel curves of *A. solandri*, *C. hippurus*, *T. albacares* and *C. leucas* tended towards an asymptote only. Sample sizes of *C. ignobilis*, *K. pelamis* and *S. barracuda* were too low to effectively describe their isotopic variability, as they did not approach an asymptote.

3.2. Feeding patterns

Prey numbers per stomach, prey weight, stomach content weight and taxonomic richness per stomach were highly variable among predator species, as indicated by their large standard deviations (Tableau V.2).

According to the average prey mass found in individual stomach contents, *G. cuvier* fed on the largest prey, while *T. albacares* fed on the smallest prey (Tableau V.2) and ingested a significantly higher number of prey items per individual (34.3 ± 39.8) than all other species. The prey diversity found in each individual stomach was also significantly different between the eight species and the highest diversity was found in *T. albacares* and the lowest in *C. ignobilis* (Tableau V.2). *C. leucas* had the largest ($H= 2.41$) and the most balanced (all prey families were equally represented, $J= 0.87$) diet composition, indicating the consumption of a large number of prey families. *C. ignobilis* and *T. albacares* had the smallest and the least balanced diet respectively.

Seasonal feeding effects were tested for *T. albacares* and *C. hippurus* only as sample sizes were enough for both seasons to apply statistical procedure. These effects indicated a seasonal shift in both species' diets (PERMANOVA, $F_{ddl1=1, ddl2=85} = 4.7$, $p= 0.003$ for *T. albacares* and $F_{ddl1=1, ddl2=44} = 6.3$, $p= 0.001$ for *C. hippurus*). The proportion of Dactylopteridae in the diet of *C. hippurus* significantly differ between season (Mann-Whitney test, $W= 85$, $p= 0.00027$), representing 36.2 ± 33.9 % of prey identified in stomach of individuals caught in winter and only 3.0 ± 7.2 % of individuals caught in summer. Moreover, the proportion of Balistidae in the diet of *C. hippurus* presented the opposite pattern, being more consumed in summer (representing 27.2 ± 35.1 % of identified prey) than in winter (representing 3.4 ± 10.2 % of identified prey) (Mann-Whitney test, $W= 296$, $p= 0.014$). The numerical abundance of Stomatopoda in *T. albacares*' diet was higher in winter (55.2 ± 26.2 %) than in summer (37.5 ± 33.5 %, Mann-Whitney test: $W= 409$, $p= 0.0019$). Therefore, these two species were divided into two groups (winter and summer) for subsequent analyses.

Tableau V.2: Stomach contents and isotopic trophic niche metrics: sample size (stomachs dissected, stomachs containing food, N isotopes), number of prey found (N prey), predator total length (TL), mean prey and stomach content weight, mean taxonomic richness (expressed in terms of number of prey families) per stomach, prey family equitability (Pielou index, J), total niche width (Shannon index, H), stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), distance to centroid (CD), mean nearest neighbour distance (MNND) and standard ellipse area (SEA). Values are given as mean \pm standard deviation. Differing superscript Latin letters indicate significant statistical differences by Kruskal-Wallis test coupled with Mann-Whitney multiple comparisons.

	<i>A. solandri</i>	<i>C. ignobilis</i>	<i>C. leucas</i>	<i>C. hippurus</i>	<i>G. cuvier</i>	<i>K. pelamis</i>	<i>S. barracuda</i>	<i>T. albacares</i>	
Stomach contents	Stomachs dissected	28	13	24	53	58	23	14	97
	Stomachs containing food	25	9	16	49	30	16	8	91
	% of empty stomach	10.7	30.8	33.3	7.5	48.3	30.4	42.9	6.2
	N prey	132	17	56	535	148	83	55	3104
	Mean TL [min-max]	107.1 [64-142]	104.3 [83-135]	227.1 [178-267]	96.2 [58-128]	279.8 [206-336]	61.4 [47-92]	116.3 [103-138]	72.0 [45-145]
	Mean prey number per stomach	5.3 \pm 5.9 ^a	1.9 \pm 0.8 ^a	3.5 \pm 2.9 ^a	11.0 \pm 14.2 ^b	4.9 \pm 3.2 ^{a,b}	5.2 \pm 5.4 ^{a,b}	7.5 \pm 12.2 ^{a,b}	34.3 \pm 39.8 ^c
	Mean prey weight (g)	4.5 \pm 9.3 ^a	83.4 \pm 101.4 ^b	496.5 \pm 1170.4 ^b	5.7 \pm 28.6 ^a	618.8 \pm 1231.2 ^a	2.1 \pm 7.6 ^c	5.1 \pm 15.5 ^d	0.7 \pm 2.6 ^c
	Mean stomach content weight (g)	22.2 \pm 27.5 ^{a,c,e}	165.3 \pm 156.6 ^{a,b}	1719.1 \pm 3528.1 ^{b,d}	65.5 \pm 105.2 ^a	2208.3 \pm 2681.4 ^b	11.0 \pm 20.7 ^c	38.0 \pm 34.5 ^{a,c,d,e}	23.8 \pm 35.7 ^e
	Taxonomic richness per stomach	2.3 \pm 1.3 ^a	1.0 \pm 0.0 ^a	1.8 \pm 1.5 ^a	2.8 \pm 1.6 ^{a,b}	2.4 \pm 1.1 ^a	1.7 \pm 0.9 ^a	3.3 \pm 3.2 ^{a,b}	3.7 \pm 1.8 ^b
	J	0.70	0.72	0.87	0.64	0.70	0.69	0.75	0.51
H	1.97	1.50	2.41	2.20	2.25	1.72	1.92	1.76	
Stable isotopes	N isotopes	21	15	27	34	56	18	10	34
	Mean TL [min-max]	108.6 [97-142]	99.4 [83-135]	223.6 [171-275]	96.2 [69-120]	275.8 [206-336]	60.3 [39-90]	110.4 [64-138]	77.2 [49-145]
	Mean $\delta^{13}\text{C}$ \pm SD	-17.7 \pm 1.7 ^a	-16.0 \pm 0.5 ^{b,d}	-15.8 \pm 0.6 ^b	-17.7 \pm 0.9 ^a	-16.9 \pm 0.7 ^c	-17.7 \pm 0.4 ^a	-16.6 \pm 0.4 ^d	-17.5 \pm 0.5 ^a
	Range $\delta^{13}\text{C}$	6.9	2.4	2.6	3.5	4.1	1.7	1.2	1.9
	Mean $\delta^{15}\text{N}$ \pm SD	12.0 \pm 0.8 ^{a,b}	12.0 \pm 0.3 ^{a,b}	12.5 \pm 0.6 ^a	11.4 \pm 1.5 ^{b,c}	12.0 \pm 0.7 ^b	10.7 \pm 0.5 ^c	11.6 \pm 0.8 ^{b,c}	11.0 \pm 1.0 ^c
	Range $\delta^{15}\text{N}$	3.2	1.2	2.2	6.5	3.0	2.3	2.5	5.5
	CD	1.41 \pm 1.17 ^{a,c}	0.46 \pm 0.39 ^b	0.67 \pm 0.44 ^{a,b}	1.51 \pm 0.86 ^c	0.78 \pm 0.59 ^{a,b}	0.57 \pm 0.34 ^{b,d}	0.76 \pm 0.47 ^{a,b,c}	0.92 \pm 0.64 ^{a,b,c,d}
	MNND \pm SD	0.52 \pm 0.47	0.29 \pm 0.33	0.25 \pm 0.35	0.43 \pm 0.36	0.16 \pm 0.17	0.26 \pm 0.16	0.39 \pm 0.22	0.32 \pm 0.39
	TA (% m^2)	12.0	1.5	3.9	14.0	5.8	2.0	1.8	6.4
	95%-Kernell (95K)	9.95	1.32	2.85	14.33	4.11	2.34	2.12	5.74
SEAc (% m^2)	0.96	0.18	0.46	3.39	0.64	0.68	0.45	1.21	

Length effect on diets was tested dividing individuals of each species in two groups: mature and immature. This test was performed for all species excepting *C. ignobilis*, *K. pelamis* and *S. barracuda* because all individuals bellowing to these species were mature. For other species, no diet difference between immature and mature individuals was detected for *A. solandri*, *C. leucas*, *C. hippurus* nor *G. cuvier* (all PERMANOVA $p > 0.05$). Diet difference was detected between immature ($< 100\text{cm}$) and mature ($> 100\text{cm}$) *T. albacares* (PERMANOVA, $F_{\text{ddl}=1,}$

$d_{d12=77} = 2.63$, $p = 0.03$). This effect was due to the decrease of *Brachyoura* importance in the diet of yellowfin tuna with age (Mann-Whitney test, $W = 122$, $p = 0.01$), shifting from $22.0 \pm 24.2\%$ in immature individuals to $9.5 \pm 10.3\%$ in mature individuals.

3.3. Predator guilds

The functional dispersion of individuals was explored through ordination methods (nMDS, Figure V.3). Species represented by more than five individuals were plotted using standard ellipses, denoting their key diet. Pairwise SIMPER analysis of diet composition identified small pelagic fish, juvenile fish, coastal fish, octopod, epipelagic crustacean and squid as prey groups that differentiated (more than 10%) predator species from each other.

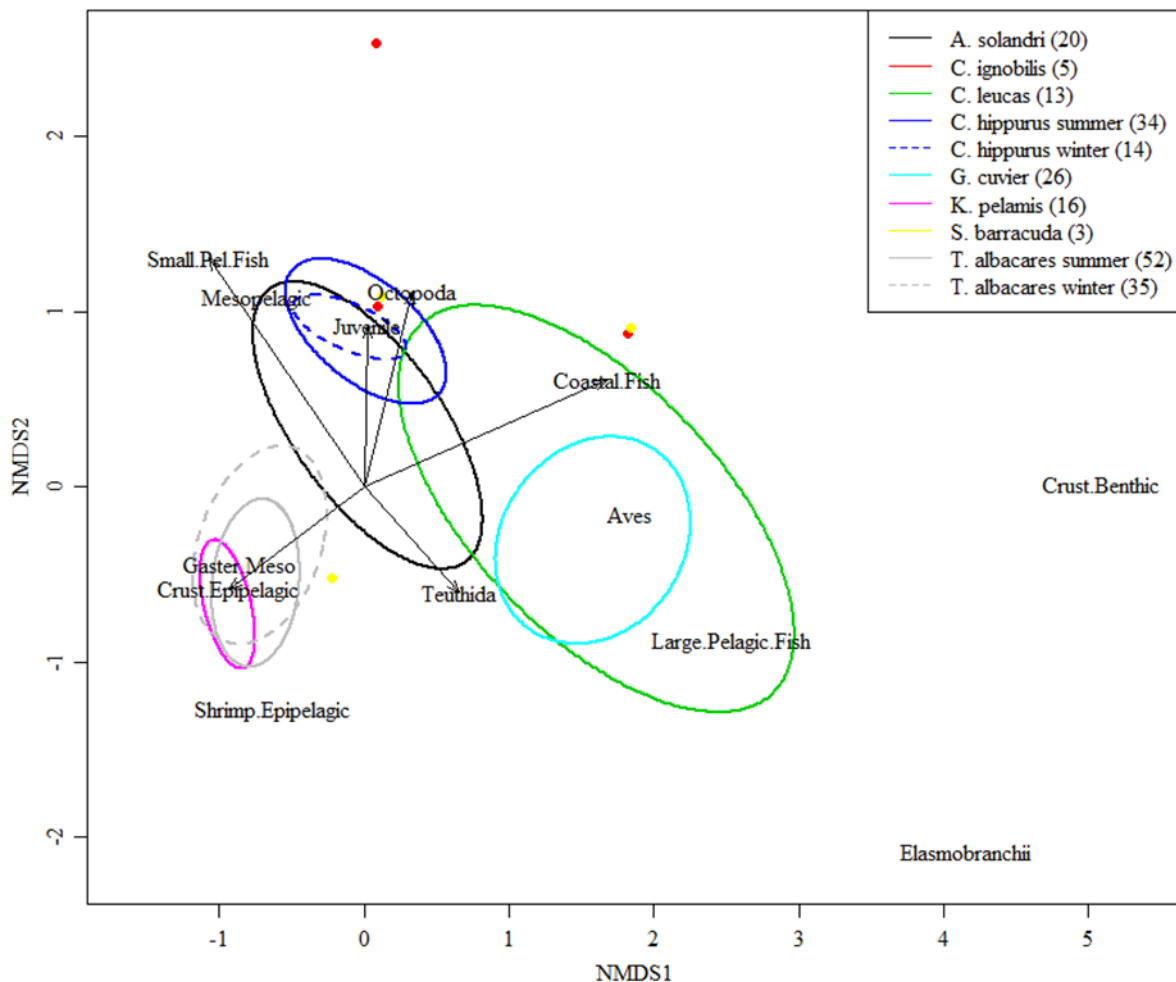


Figure V.3: nMDS ordination constructed from the Bray-Curtis matrix of diet dissimilarities. Species with more than 5 individuals are represented by a standard ellipse and significant prey groups (contributing more than 10% of pairwise dissimilarity, SIMPER) are highlighted with arrows to facilitate interpretation.

This cluster analysis based on individual species coordinates was highly correlated with the Bray-Curtis matrix of diet dissimilarities (Mantel test, $cor = 0.76$, $p = 0.001$) and allowed the

identification of three trophic guilds (Figure V.4; PERMANOVA, $F_{ddl1=2, ddl2=216} = 113.81$, $p=0.001$). Each predator species could be assigned to one unique trophic guild (χ^2 , $p < 0.001$) with an overall error of 10%, except for *S. barracuda*. Thereby, sharks (*C. leucas* and *G. cuvier*) and *C. ignobilis* were characterised by a diet based on coastal fish while *A. solandri* and *C. hippurus* fed mainly on larvae and juvenile fish and *T. albacares* and *K. pelamis* primarily on epipelagic crustaceans.

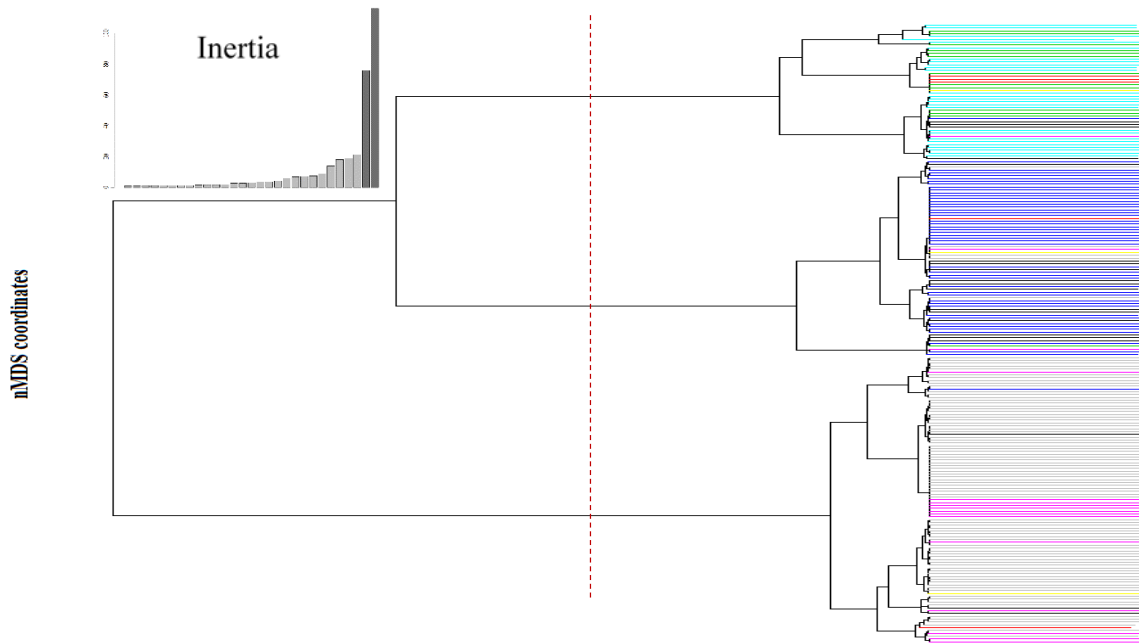


Figure V.4: Dendrogram depicting the results of hierarchical agglomerative cluster analysis of the individual's coordinates on the ordination plot (refer to Figure V.3) using Ward's minimum variance method. The red, dashed line divides the dendrogram into three groups following the maximum inertia loss criterion. Refer to Figure V.3 legend for species colours.

3.4. Diet and trophic overlap

Tableau V.3: Relative numerical abundance of each prey type in the diet of eight predator species.

Group	Taxon	Species	<i>Acanthocybium solandri</i>	<i>Caranx ignobilis</i>	<i>Coryphaena hippurus</i>	<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>Sphyrna barracuda</i>	<i>Thunnus albacares</i>	<i>Carcharhinus leucas</i>
Autre						18.9	2.4		0.3	8.9
	NI				0.7	0.7	1.2		0.2	
Cephalopoda	Octopoda		0.8	5.9	0.2	0.7			1.4	3.6
	Teuthida		14.3		3.5	25.0	3.6	13.3	7.1	5.4
Crustacea	Anomura					0.7				

	Brachyura		0.8		0.4	0.7	13.3	5.0	12.9
	Caridea				0.2		24.1	3.3	18.2
	NI			5.9	0.2		7.2	11.7	6.4
	Palinura								0.8
	Stomatopoda		2.3		0.2		20.5	26.7	37.8
	Crust. Autre				0.2	0.7	3.6		0.4
	NI					0.7			3.6
Elasmobranchii	Torpedinidae					0.7			
	Sphyrnidae					0.7			
NI			0.8		0.4	1.4		8.3	0.4
	Acanthuridae	<i>Acanthurus sp.</i>							0.0
		<i>Naso sp.</i>	2.3						
	NI				0.2				0.0 1.8
		<i>Brachycentron sp.</i>							1.8
	Antennaridae	<i>Histrio histrio</i>							0.0
	Balistidae	<i>Cantherhinus sp.</i>							0.1
	NI		1.5		12.5	0.7			0.1 5.4
		<i>Rhinecanthus sp.</i>			9.5				
	Bramidae	NI							0.0
		<i>Pteraclis sp.</i>			0.2				
	Carangidae	<i>Carangoides sp.</i>			0.2				
		<i>Decapterus macarellus</i>	0.8						
		<i>Decapterus sp.</i>			0.4				
	NI		2.3	5.9	1.1	4.7			0.2 1.8
		<i>Selar crumenophthalmus</i>	1.5		0.2		2.4		0.2 1.8
		<i>Caranx sexifaciatius</i>							1.8
		<i>Caranx ignobilis</i>				1.4			
Teleostei	Carapidae	<i>Echiodon sp.</i>	27.1		4.5				0.8
	NI						6.7		0.2
	Chaetodontidae		1.5						0.2
	Clupeidae	<i>Sardinella gibbosa</i>			1.1				0.2
	Dactylopteridae	<i>Dactyloptena orientalis</i>	0.8		25.1			1.7	5.4
	Diodontidae	<i>Cylichthys sp.</i>			0.2				
		<i>Diodon sp.</i>			0.2				
	NI				0.2	4.7			0.1
	Exocoetidae		0.8		1.7				0.1
	Fistulariidae	<i>Fistularia sp.</i>				0.7		5.0	
	NI					6.8			1.8
	Gempylidae	<i>Nealotus tripes</i>			0.2				
	NI		0.8		0.4				
	Holocentridae	<i>Myripristis sp.</i>	0.8		0.6				1.8
	NI		1.5		1.1				0.2
		<i>Sargocentron sp.</i>			2.8	0.7			0.1
	Labridae								0.1
	Monacanthidae	NI	10.5		4.5	0.7	3.6	3.3	0.8
		<i>Pervagor sp.</i>							0.4

Mullidae							0.0	7.1	
Muraenidae		11.8							
NI		27.8	35.3	16.6	19.6	15.7	8.3	3.9	35.7
Nomeidae	<i>Cubiceps sp.</i>			5.4					
	NI			0.2					
Ostraciidae	<i>Lacotria sp.</i>			0.4					
	NI		17.6					0.2	
	<i>Ostracius cubicus</i>							0.0	
	<i>Lactoria cornuta</i>				0.7				
Polynemidae	<i>Polydactylus sp.</i>			0.6					
Pomacentridae				0.2		1.2	5.0	0.0	
Scaridae		0.8			0.7				
Scombridae		0.8			4.7				1.8
Scorpaenidae	NI		11.8					0.1	
	<i>Scorpaena scrofa</i>		5.9						
Serranidae				0.7		1.2			
Sphyraenidae	<i>Sphyraena sp.</i>			0.2					
Synodontidae				0.7				0.1	
Tetraodontidae			2.0	0.7			1.7	0.4	
Trachichthyidae	<i>Gephyroberyx darwini</i>			0.2					
Zanclidae	<i>Zanclus canescens</i>			0.2					
Paralepididae	<i>Lestrolepis sp.</i>							0.0	
Batrachoididae									1.8
Lutjanidae					0.7				3.6
Chanidae	<i>Chanos chanos</i>								10.7
Coryphaenidae					0.7				
Istiophoridae					1.4				
Blennidae								0.0	

Dietary analysis highlighted key features within the three trophic guilds. *C. hippurus* and *A. solandri* were both found to be juvenile fish feeders; the former species fed mainly on Dactylopteridae (25.1%) while the latter fed mainly on Carapidae (27.1%, Tableau V.3), although there was an insignificant trophic overlap between these two species (Tableau V.4). The study also found that *T. albacares* and *K. pelamis* shared the same prey categories: Brachyura (megalopa stage), Caridea (small pelagic shrimp) and Stomatopoda (pelagic larval stage) (Tableau V.3), which explained their significant trophic overlap (Tableau V.4). *G. cuvier* and *C. leucas* also showed a significant trophic overlap (Pianka's index= 0.41), with common consumption of Cephalopoda (27.7 and 9.0 % respectively), Elasmobranchii (such as rays, 2.1 and 3.6 % respectively), large Carangidae (6.1 and 5.4 % respectively), Scombridae (4.7 and 1.8 % respectively) and Fistularidae (7.5 and 1.8 % respectively). However, *C. leucas* diet also contained a large proportion of Mullidae and Chanidae (7.1 and 10.7 % respectively), not found in *G. cuvier* stomach contents.

Tableau V.4: Pianka's similarities between predator species based on prey family numerical abundance. Significance tested with simulation of independent resource utilisations (EcoSimR) is represented in bold and associated with *. DOL= *C. hippurus*, YFT= *T. albacares*.

Pianka (test EcoSimR)	<i>A. solandri</i>	<i>C. ignobilis</i>	<i>C. leucas</i>	DOL winter	DOL summer	<i>G. cuvier</i>	<i>K. pelamis</i>	<i>S. barracuda</i>	YFT summer
<i>C. ignobilis</i>	0.03								
<i>C. leucas</i>	0.21	0.10							
DOL winter	0.16	0.00	0.04						
DOL summer	0.23	0.03	0.35	0.22*					
<i>G. cuvier</i>	0.43*	0.06	0.41*	0.08	0.12				
<i>K. pelamis</i>	0.13	0.02	0.06	0.20	0.04	0.14			
<i>S. barracuda</i>	0.71***	0.00	0.26	0.21	0.14	0.78***	0.30		
YFT winter	0.08	0.01	0.02	0.26	0.06	0.05	0.70*	0.45*	
YFT summer	0.25	0.02	0.14	0.05	0.06	0.34	0.94***	0.14	0.78***

3.5. Stable isotopes

Average $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -17.7 to -15.8 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 10.7 to 12.5 ‰. The highest and the lowest carbon and nitrogen values were found in *C. leucas* and *K. pelamis* respectively. Isotopic values of *C. leucas* were not significantly different from those of *C. ignobilis* ($\delta^{15}\text{N}= 12.5 \pm 0.6$ ‰ and 12.0 ± 0.3 ‰; $\delta^{13}\text{C}= -15.8 \pm 0.6$ ‰ and -16.0 ± 0.5 ‰ respectively, Tableau V.2) and were isotopically enriched compared to other species and were separated by using standard ellipses (Figure V.5). *K. pelamis* and *T. albacares* fed at the lowest trophic level but seemed to depend on similar carbon sources as *C. hippurus* and *A. solandri*. In fact, these four species were significantly ^{13}C -depleted compared to other species. *G. cuvier* and *S. barracuda* had intermediate carbon and nitrogen isotope values (Tableau V.2, Figure V.5).

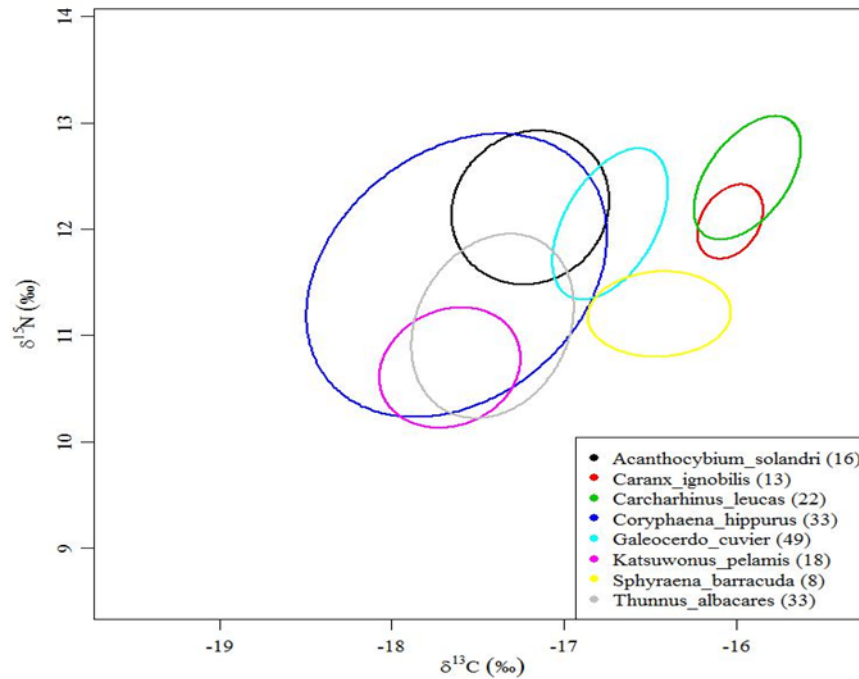


Figure V.5: Standard ellipse areas corrected for sample size (SEAc) of large predators. Sample sizes are indicated in bracket.

Contrary to the results of stomach contents analysis, the species niche width estimated using stable isotopes revealed a larger niche for *C. hippurus* than *C. leucas* and *G. cuvier* (Tableau V.1). Ultimately, the $\delta^{13}\text{C}$ values only varied significantly with the fish length. Carbon isotopic values were positively correlated to *A. solandri* ($\tau = 0.74$, $p < 0.001$) and *T. albacares* ($\tau = 0.43$, $p = 0.01$) total length whereas $\delta^{13}\text{C}$ was negatively correlated to *C. leucas* total length ($\tau = -0.54$, $p = 0.004$) with smaller individuals depending on more coastal primary production than larger individuals.

4. Discussion

4.1. Drivers of dietary specialisation in marine predators in Reunion Island

Although the sample size numbers are sub-optimal for some species (see accumulation curves), the results of this study suggest the existence of mechanisms to reduce trophic competition and consequently limit functional redundancy among the community of large predators that frequent the waters surrounding Reunion Island. The high degree of trophic niche partitioning among the studied species is surprising given the high mobility of the individuals and the close proximity of oceanic and coastal ecosystems in the study system. In such a

situation, one would expect to find all species depending on the same organic matter source, typically a mixture of organic matters dominated by coastal rather than oceanic sources. Indeed, based on the variety and high proportions of prey found in their diet from other oceanic locations, these predators are usually considered as opportunist and generalist feeders that exploit any available prey in the habitats they frequent (Castriota *et al.* 2007; Franks *et al.* 2007; Ménard *et al.* 2007; Werry 2010; Malone *et al.* 2011; Varghese, Somvanshi & Dalvi 2014). In contrast, this study shows most species seem to specialize on different prey even though they were all caught in the same sampling area at the same period. Hence, *T. albacares* and *K. pelamis* fed almost exclusively on epipelagic crustaceans (crab and stomatopod larvae and shrimp) while *C. hippurus* and *A. solandri* fed almost exclusively on juvenile reef-associated fish. This partitioning differs from previous studies conducted in different regions where *T. albacares* and *K. pelamis* were found to feed on a high proportion of juvenile reef-associated fish species in addition to crustaceans (Barut 1988; Buckley & Miller 1994; Allain *et al.* 2012), and epipelagic crustaceans comprised a high proportion of *C. hippurus* diet in addition to fish (Tripp-Valdez, Galván-Magaña & Ortega-García 2010; Malone *et al.* 2011). However, our study does correlate with work conducted in Hawaii around anchored FADs (Brock, 1985; Graham *et al.*, 2007), which described the *T. albacares* diet as dominated by crustaceans, especially for juveniles. Finally, *T. albacares* and *K. pelamis* diet from this study differs from a previous study conducted in Reunion Island in which it was shown that both species fed on crustaceans and juvenile reef-associated fish (Jaquemet *et al.*, 2011). It appears that these species are able to feed on all prey present in an area but may be selective depending on prey availability and preference. This suggests various degree of dietary specialisation in these predator species according to environmental conditions that remain undetermined. Young *et al.* (2010) observed temporal changes in the biomass and composition of prey in predator diets that could be due to changes in oceanic conditions. This variable dietary specialisation implies that the composition of a predator's diet in a given area would not necessary be representative of the local prey community.

Trophic niche partitioning can either result from competition avoidance mechanisms or there is low competition involving specific predator specialisation on its favoured prey. Interspecific competition depends on the abundance of both predator and their prey. Theoretical research predicts that in case of high interspecific competition, species will narrow their trophic niche by targeting fewer prey categories in order to reduce interspecific competition (Araújo, Bolnick & Layman 2011). In Reunion Island, both fishermen and scientific observations

reported a significant decrease in the captures of predatory fishes in recent years (Guyomard *et al.*, 2012; Le Manach *et al.*, 2015). This decline likely reflects a decrease in fish populations (Le Manach *et al.* 2015). Assuming constant prey availability, a decrease in predator numbers would reduce interspecific competition. In the case of a lower interspecific competition, our observations would suggest specialisation due to predator preference for its favourite prey. For example, the specialisation of *C. hippurus* on Dactylopteridae was also observed in Australia (Dempster 2004), Caribbean (Oxenford & Hunte 1999) and Western-Indian Ocean (Taquet 2004) while this prey was not the most abundant in the vicinity of FADs (Taquet *et al.* 2007) and not found in other predators diets. *T. albacares* is known to exhibit a dietary ontogenetic shift, with the proportion of fish increasing with predator size (Ménard *et al.* 2006; Graham *et al.* 2007; Jaquemet, Potier & Ménard 2011). The lower consumption of juvenile fish by *T. albacares* in recent years could reflect a change in prey community composition, with a decrease of juvenile reef-associated fish abundance. This dietary change results in a trophic niche reduction and limit interspecific competition through resource limitation. As juvenile fish stocks depend on coastal reproductive stock (Ramirez-Mella & Garcia-Sais 2003) and the Mascarene reefs are rather isolated from other localities in the Indian Ocean (Crochelet *et al.* 2013; Muths, Tessier & Bourjea 2015), the lower abundance of juvenile fish in *T. albacares* and *K. pelamis* diet in Reunion Island could reflect a decline of reef fish populations. However, without long term monitoring of reef fish populations at the regional scale and prey communities offshore, any interpretation around Reunion Island's fish stocks will remain speculative and moreover reef fish recruitment around Reunion Island seems stochastic (Chabanet, Pothin & Moyne-Picard 2005; Pinault, Quod & Galzin 2015). This highlights the importance of long-term monitoring and the difficulties of using marine predators as bio-indicators, as changes are sometimes difficult to interpret, due to both environmental and behavioural factors.

4.2. Interaction between coastal and oceanic ecosystems

Around Reunion Island, stable isotopes and dietary analyses highlighted a strong functional connectivity between coastal and oceanic ecosystems. *C. hippurus* and *A. solandri* were found to rely strongly on pelagic stage of larvae and juveniles of reef-associated fish species (an average abundance of 74 and 69 % respectively were found in their stomachs). In offshore ecosystems (more than 20 nautical miles from land), *C. hippurus* is known to feed on resources that do not depend on coastal production (*e.g.* epipelagic fish – *i.e.* Exocoetidae – and squid;

Varghese *et al.* 2013; Pimenta *et al.* 2014). This observation is also consistent with observations made in the Pacific Ocean, where the proportion of oceanic predator's stomach containing reef prey decreased as distance-to-land increased (Allain *et al.* 2012).

In Reunion Island, while coastal fish comprised half of its diet, pelagic squid was also found in *G. cuvier*'s stomachs (up to 25 % of stomach contents). This large proportion of oceanic organisms in *G. cuvier*'s diet is in accordance with lower carbon isotopic values than *C. leucas* and *C. ignobilis*, which seem to almost exclusively relying on coastal resources. To our knowledge, such high proportions of squid have only been reported in *G. cuvier* (tiger sharks) from South Africa (Smale & Cliff 1998). Although tiger sharks are known to undertake repeated long distance migrations on an ocean basin scale (Lea *et al.* 2015b), in Reunion Island, they seem to select the island shelf slope at the interface between coastal and oceanic ecosystems as their main foraging habitat. They rely on food sources coming from both coastal (fish) and oceanic (squid) ecosystems. *G. cuvier* is also reported to feed mainly on coastal-derived prey in other regions (Lowe *et al.* 1996; Heithaus 2001; Simpfendorfer, Goodreid & Mcauley 2001). The small size of Reunion Island's coastal ecosystems might be insufficient to support several predatory species, therefore tiger sharks may reduce dietary competition with *C. leucas* and *C. ignobilis* by deriving part of its food from oceanic resources.

The carbon isotope values for *S. barracuda* are very similar to *G. cuvier* advocating a similar foraging habitat situated at the interface between coastal and oceanic. Their intermediate value suggest *S. barracuda* depends more on pelagic carbon sources than *C. leucas* and *C. ignobilis*, but it depends more on coastal carbon sources than *C. hippurus*, *A. solandri*, *T. albacares* and *K. pelamis*. This distribution pattern is supported by sufficient isotopic differences that allow the definition of three groups depending on carbon sources along an inshore/offshore gradient. This distribution gradient has already been recorded in Reunion Island seabird communities (Jaquemet, Le Corre & Weimerskirch 2004). Although this predator spatial structure is not unique (Papastamatiou *et al.* 2006), it might be strengthened by the geomorphology of the island. However the possible declining coastal biomass could force predators to segregate their resources to deal with the current carrying capacities of coastal habitats.

4.3. Conclusion

Contrary to our initial assumptions, this study revealed both a high degree of trophic niche partitioning between marine apex predators and a clear interaction between coastal and oceanic ecosystems through predator-prey relationships around Reunion Island. Based on prey functional groups, the eight predatory species were pooled in three trophic guilds (crustacean feeders, juvenile fish feeders and coastal piscivores). Interestingly, when considering the prey family and carbon sources derived from stable isotopes, different dietary habits appeared among species within a trophic guild. When prey families are considered instead of functional groups, predator species exhibited a higher degree of dietary specialisation on a limited number of preys, involving trophic niche partitioning even within trophic guilds. Moreover, coastal piscivores displayed a gradual dependence on carbon sources along an inshore/offshore gradient, from species foraging very close to the shore to species depending more on offshore carbon sources as suggested by $\delta^{13}\text{C}$. Stable isotopes also revealed the existence of a clear isotopic segregation between coastal and oceanic sources of organic matter even in the context of this oceanic island located in the south-equatorial current pathway and with virtually no island shelf. These results must be however cautiously interpreted because other parameters, along with trophic habits, can affect predator diets and/or stable isotope values creating false partitioning or false redundancy between different species (reviewed in Hussey *et al.* 2012a). More methodological studies are needed to understand each species physiology and delineate these interacting parameters.

5. Les points à retenir

5.1. Répartition en trois guildes trophiques

Une analyse discriminante basée sur les contenus stomacaux permet de classer six espèces de poissons prédateurs de haut niveau trophique en trois guildes, avec une erreur de 10%. Cette analyse discriminante est croisée avec une analyse de pourcentage de similarité (SIMPER) permettant d'identifier les catégories de proies qui sont à l'origine des différences entre les trois guildes. Ainsi le thon jaune (*Thunnus albacares*) et la bonite (*Katsuwonus pelamis*) forment une guildes trophique homogène s'alimentant majoritairement de stades larvaires de Crustacés épipélagiques ; la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) et le thon banane (*Acanthocybium solandri*) forment une guildes trophique hétérogène se nourrissant de stades larvaires et post-larvaires pélagiques d'espèces de Téléostéens, dont les stades adultes sont inféodés au récif corallien ; le requin tigre, le requin bouledogue et la carangue grosse tête forment une guildes hétérogène de prédateurs côtiers aux régimes alimentaires diversifiés partageant la consommation de Téléostéens côtiers (Figure V.6).

Alors que ces espèces sont généralement considérées comme généralistes (voir Chapitre III), ce partitionnement montre un certain degré de sélectivité de ces prédateurs de niveau trophique élevé autour de La Réunion. Certaines recherches souhaitant étudier la répartition et la biologie de petits organismes océaniques (stades juvéniles de nombreuses espèces de Téléostéens, calmars, poissons mésopélagiques et autres macro zooplanctons par exemple) utilisent les prédateurs de niveau trophique élevé comme bio-échantillonneurs en raison de leur opportunisme alimentaire (*e.g.* Ménard *et al.* 2013). Ces deux dernières hypothèses semblent fortes et ne sont pas toujours vérifiées au regard des résultats exposés dans cette partie. Les études souhaitant utiliser les prédateurs de niveau trophique élevé comme bio-échantillonneurs devraient se baser sur le maximum d'espèces possible afin d'éviter les biais éventuels liés à leur sélectivité.

Hormis un barracuda juvénile retrouvé dans l'estomac d'une dorade coryphène et la présence de morceaux de dorade coryphène et de thon, probablement issus d'interactions avec les pêcheries et retrouvés dans des estomacs de requin tigre, aucun lien de prédation intense entre les espèces étudiées n'a été mis en évidence. En effet, les requins tigre et les espèces

océaniques semblent plutôt partager certaines sources de matière organique qu'être liées par des rapports de prédation tel que le suggère le chevauchement isotopique entre ces espèces.

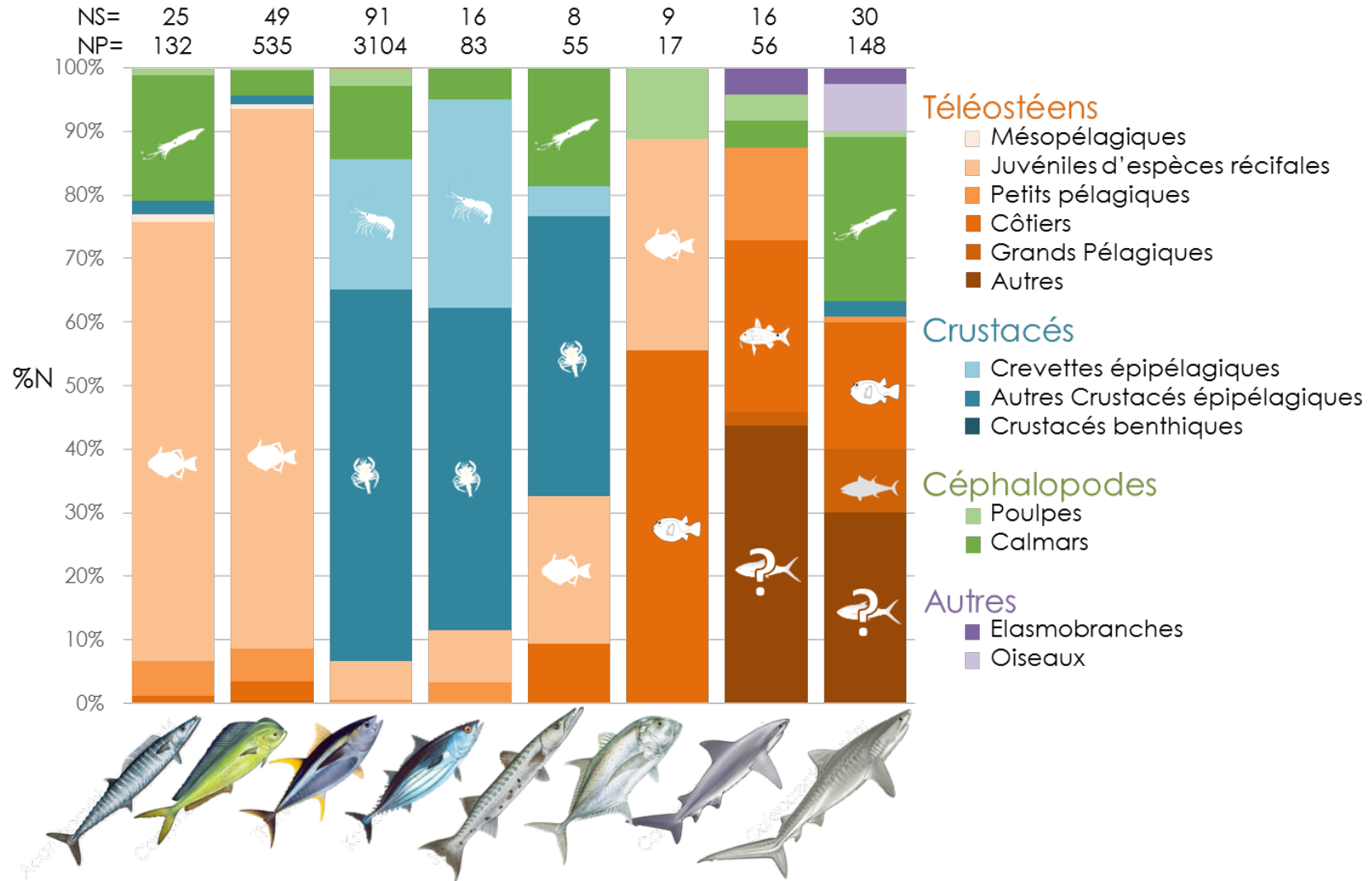


Figure V.6 : Composition des contenus stomacaux des huit espèces de prédateurs pélagiques exprimée en abondance numérique de proies constituant des groupes fonctionnels. Les espèces de prédateurs sont classées de gauche à droite dans l'ordre suivant : *Acanthocybium solandri*, *Coryphaena hippurus*, *Thunnus albacares*, *Katsuwonus pelamis*, *Sphyrna barracuda*, *Caranx ignobilis*, *Carcharhinus leucas* et *Galeacardo cuvier*. Le nombre d'estomacs contenant de la nourriture (NS) ainsi que le nombre de proies retrouvées (NP) sont indiqués au-dessus de la composition du régime alimentaire de chaque prédateur.

5.2. Consommation de Crustacés épipélagiques par le thon jaune et la bonite

Le thon jaune et la bonite sont deux espèces de thons grégaires formant des grands bancs multispécifiques et ayant un fort intérêt commercial (voir Chapitre III.1). Au large de La Réunion, ils se nourrissent principalement de stades larvaires de Stomatopodes, de crevettes épipélagiques ainsi que de larves de crabes (stade mégalope). De plus la contribution des stades larvaires de *Brachyura* dans le régime alimentaire des thons jaune diminue avec la taille des individus (regroupés ici deux catégories par la taille à maturité de 100 cm). Ces résultats concordent avec les connaissances générales sur ces espèces en tenant compte de la gamme de taille des thons jaunes étudiés. Effectivement, les thons jaunes sont connus pour diversifier leur alimentation au cours de leur croissance (Ménard *et al.* 2006). Les stades juvéniles, formant des bancs multispécifiques, s'alimentent principalement de Crustacés tandis que les stades adultes formant des bancs unispécifiques auraient tendance à consommer plus de Téléostéens épipélagiques comme les poissons volants (Exocoetidae) (Jaquemet, Potier & Ménard 2011). Les individus de *T. albacares* étudiés au cours de cette thèse étant relativement petits (longueur à la fourche moyenne de 72 cm), aucune modification statistiquement significative de leur régime alimentaire n'a été mise en évidence.

Ces résultats contrastent cependant avec une étude antérieure menée autour de La Réunion entre 2001 et 2006, au cours de laquelle la moitié du régime alimentaire de ces deux espèces était composée de stades juvéniles d'espèces de poissons récifaux (Jaquemet, Potier & Ménard 2011). En l'absence de suivis à long terme des stocks de prédateurs de niveau trophique élevé, de reproducteurs de poissons récifaux et d'abondance de juvéniles en milieu océanique, il est difficile d'interpréter cette différence qui peut être induite par une modification de la composition de la communauté de proies (potentiellement induite par des changements environnementaux ou une dégradation des récifs à l'échelle régionale) et/ou de prédateurs (influençant l'intensité de la compétition inter- et intra-spécifique) ou un changement comportemental (temps de résidence autour de La Réunion).

5.3. Consommation de de stades juvéniles d'espèces récifales par la dorade coryphène et le thazard

Ces deux espèces partagent certains traits biologiques similaires tels qu'une croissance rapide, une maturité précoce et la formation de groupes de quelques dizaines d'individus. Elles ont été regroupées par une analyse discriminante car elles consomment majoritairement des stades juvéniles océaniques d'espèces de Téléostéens, dont les stades adultes sont inféodés au récif corallien (Figure V.6). Néanmoins, une exploration plus détaillée indique qu'elles ne s'alimentent pas des mêmes familles de proies. Conformément à d'autres études menées en Australie, aux Caraïbes et dans l'océan Indien, les Dactylopteridae forment la proie principale de *C. hippurus* (représentant 25% de ses proies). A contrario, *A. solandri* cible prioritairement les Carapidae, représentant 27% de ces proies. Les raisons de la spécialisation de ces espèces sur un nombre limité de proies ne sont pas connues mais pourraient être révélatrices de mécanismes d'évitement de la compétition. Ces deux familles (Dactylopteridae et Carapidae) ne sont observées ni sous les DCP où les familles principales sont les Carangidae, Balistidae et Kyphosidae (Taquet *et al.* 2007), ni dans les pièges lumineux disposés en bordure de réserve marine, ni sur la crête récifale où la majorité des juvéniles collectés appartiennent à la famille des Pomacentridae (Durville *et al.* 2002; OCEA Consult' 2013).

5.4. L'attraction non-alimentaire des objets flottant

Bien que connue depuis l'Antiquité, les raisons et mécanismes de l'agrégation des poissons autour des objets flottants font encore aujourd'hui débat. Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer ce phénomène, parmi lesquelles : la protection contre les prédateurs, la disponibilité en proies dans les zones de convergence des courants marins, une hétérogénéité visuelle servant de point de rencontre, un phototropisme négatif des espèces de surface ou encore un substrat pour les œufs de certaines espèces (Castro, Santiago & Santana-ortega 2002). Le fait que les dorades coryphènes, les thazards, les thons jaunes et bonites se nourrissent de proies à priori non-associées aux DCP (Taquet *et al.* 2007) suggère que leur relation avec les objets flottants ne soit pas fondamentalement d'origine alimentaire. Ceci est en accord avec l'hypothèse du point de rencontre (Fréon & Dagorn 2000; Soria *et al.* 2009). En effet, selon cette hypothèse la probabilité de rencontre de deux individus est supérieure lorsqu'ils s'arrêtent sous des points fixes qu'en effectuant des mouvements aléatoires dans le milieu. Ainsi, l'affinité de certaines

espèces pour les objets flottant serait une conséquence de leur caractère grégaire et n'aurait pas de lien avec une activité d'alimentation.

5.5. Chevauchement alimentaire entre le requin bouledogue et la carangue grosse-tête

Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote de ces deux espèces ne sont pas significativement différents, suggérant de fait un fort chevauchement de leurs niches isotopiques. Les carangues grosse tête occupent donc un niveau trophique équivalent à celui des requins bouledogues. Leur chevauchement isotopique peut aussi traduire l'utilisation des mêmes habitats, ce qui serait cohérent avec les associations observées par caméras immergées sous la ferme aquacole de la baie de Saint Paul (N. Loiseau, données non publiées) et par des marquages acoustiques (Guyomard *et al.* 2015).

Chapitre VI Première exploration de l'écologie trophique des espèces profondes exploitées autour de La Réunion

Trystram, C.¹, Roos, D.², Aumond, Y.², & Jaquemet, S.¹ First investigation of the trophic ecology of deep-sea fishes associated with a tropical oceanic island.

Fisheries Research **In revision**

¹ : UMR 9220 ENTROPIE (Université de La Réunion-IRD-CNRS), Avenue René Cassin CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, Ile de La Réunion, FRANCE.

² : Ifremer Délégation Océan Indien, Rue Jean Bertho - BP 60 - 97822 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, FRANCE

1. Introduction

In the actual context of increasing demand for marine-derived food (Msangi *et al.* 2013), fisheries have extended both down the marine food web (Pauly & Palomares 2005) and into the depths. As a consequence, since 1950, the mean depth of fishing has increased by 350 m (Watson & Morato 2013). The low temperatures and limited food resources that characterize deep-water environments have selected species with slow growth, late age of maturity, low fecundity, and extreme longevity (*i.e.*, K-strategist; Mahé *et al.* 2016). These particular life-history parameters make deep-water fishes highly vulnerable to disturbances such as fishing pressure (Fry, Brewer & Venables 2006; Morato, Cheung & Pitcher 2006; Simpfendorfer & Kyne 2009). The rapid development of fisheries targeting these vulnerable species has led to a rapid decline of numerous deep-water fish stocks, sometimes a few years after their exploitation began (Koslow *et al.* 2000; Rogers & Ellis 2000; Graham, Andrew & Hodgson 2001; Devine, Baker & Haedrich 2006; Fleury, Aureche & Le Ru 2011). In recent years, a handful of marine protected areas have been implemented to mitigate the rapid overfishing of these species (Harter *et al.* 2009; Rudershausen *et al.* 2010; Sackett *et al.* 2014), but deep-water ecosystems are not usually conservation priorities despite their high vulnerability to human activities. In many ecosystems, the trophic ecology of deep-water fishes targeted by fisheries remains virtually unknown because their exploitation began far before scientific investigations (but see Sutton *et al.* 2008). This lack of information prevents any implementation of ecosystem-based management of fisheries (Pauly *et al.* 2002; Christensen & Walters 2004), although such an approach is essential to ensure the sustainability of fisheries resources.

In order to understand the impact of the overexploitation of marine resources, it is important to describe the structure and functioning of ecosystems (Cury *et al.* 2008). In this instance, understanding more accurately the role of predatory fishes in food webs and their population responses to food supply is fundamental. Living in close relation with the bottom of the ocean, deep-water demersal fishes can be supplied by two trophic pathways: the pelagic and benthic food webs. The pelagic food web is based on phytoplanktonic primary production fueling zooplankton and then micronekton (Cresson *et al.* 2012). On the other hand, below the euphotic zone, the benthic deep-water food web is mainly dependent upon an allochthonous food supply through the downward flux of epipelagic material called 'marine snow', supplying deposit feeder organisms (Miquel *et al.* 1994). The sediment is thus a detrital pool composed of biogenic debris, such as aggregated fecal pellets and dead phytoplankton and zooplankton cells.

During sedimentation, these biogenic debris can be recycled by bacteria and other benthic detritivores, allowing the degradation of hard items, such as chitin (from crustacean exoskeletons) and cellulose (from some phytoplankton), not accessible to epipelagic consumers (Alldredge & Silver 1988; Goldshmidt *et al.* 1996). As the supply of food is generally considered the main limiting factor for most deep-water communities (Gage & Tyler 1991), understanding whether deep-water fish populations are more closely tied to benthic or pelagic food supplies is critical to understanding how fishing and environmental change could affect deep-water ecosystems.

The traditional stomach content approach is not well appropriated when studying deep-water fishes because gas bladders expand upon retrieval to the surface, causing regurgitation or stomach eversion. In this condition, it is preferable to complement stomach content examination with bio-geochemical tracers, such as stable isotopes. Indeed, stable isotopes can provide an indication of the prey assimilated over a considerable period of time (Hesslein, Hallard & Ramlal 1993) and elucidate aspects of both the origin and the transformation of organic matter ingested. Stable nitrogen isotopes can be used to estimate the trophic level of organisms (Vander Zanden & Rasmussen 2001) when carbon isotopes may be useful indicators of sources of production (Polunin *et al.* 2001).

Stomach contents and stable isotopes were used to investigate the trophic ecology of deep-sea fishes in contrasted studies mainly focused on temperate ecosystems of the northeastern Pacific (Drazen *et al.* 2008), northwestern Pacific (Lin *et al.* 2014), and South Pacific (Horn, Forman & Dunn 2010), in addition to the extensive work performed in the northeastern Atlantic (Mauchline & Gordon 1984; Iken *et al.* 2001; Sutton *et al.* 2008; Trueman *et al.* 2014) and Mediterranean (Fanelli *et al.* 2009; Papiol *et al.* 2013; Valls *et al.* 2014; Bernal *et al.* 2015). In tropical environments, however, such studies remain limited even though the known taxonomic differences between tropical and temperate deep-water faunas are associated with latitudinal change in fish trophic characteristics (Crabtree, Cartert & Musick 1991). Although the trophic structure and importance of oceanic vertically migrating mesopelagic mesonektonic community assemblages in the diets of surface predators has been studied around the Hawaiian archipelago (Choy *et al.* 2015, 2016), only a handful of studies have focused on tropical demersal deep-water communities, reporting considerable resource partitioning among deep-water snappers of Hawaii (Haight 1993), a high trophic overlap among elasmobranchs of the Gulf of Mexico (Churchill, Heithaus & Dean Grubbs 2015), and the particular case of the Red Sea, where

shallow-water species were found at greater depths than expected, benefitting from a higher abundance of food at depths due to local specificities (Goldshmidt *et al.* 1996).

In this study, we investigated the trophic ecology of deep-water fishes targeted by the artisanal fishery at Reunion Island, a tropical oceanic island located in the western Indian Ocean. Reunion Island is an isolated and small-sized system of volcanic origin where deep-water fisheries have happened for several decades but were limited by the hand line fishing gears and the ability to catch fish deeper than 100 m (Biais & Taquet 1992). However, the advent of electric reels coupled with echo-sounders and GPS in the last decade greatly facilitated handling during fishing events below 100 m, enabling an economically viable exploitation of deep-water resources by artisanal fishermen. Some primary investigations conducted in the 2000's attested to the abundance and diversity of resources. The deep-water long-tail red snapper (*Etelis coruscans*), the brilliant pomfret (*Eumegistus illustris*), and the red bream (*Beryx decadactylus*) were the most abundant commercial species with 73% of the captures (in terms of number), and the shortnose spurdog (*Squalus megalops*) was an abundant by-catch (Roos, Tessier & Taquet 2001). After 10 years of uncontrolled exploitation by conventional bottom handlines deployed from electric reels; however, the catch per unit of effort of commercial species decreased by 93% (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). The rapid decline of these resources was accompanied by a modification of the community structure: the total number of fish belonging to the three main commercial species dropped from 38% of captures in 2000 to 8% in 2011, whereas the ornate jobfish (*Pristipomoides argyrogrammicus*) was not captured in 2000 and comprised 9% of captures in 2011 (Fleury *et al.* 2012). This decline and modifications in the structure of the deep-water fish community is raising concerns about the sustainability of the fishery (Fleury, Aureche & Le Ru 2011; Roos *et al.* 2015). A stock assessment called ANCRE-DMX II was initiated in 2014 to remove uncertainty concerning demersal fish biology, of which the present study is a part (Roos *et al.* 2015). Stomach content analyses coupled with stable isotopes were used to describe the dietary habits of the main species caught by local fishermen. Sources of organic matter and prey samples were also collected in order to reconstitute the food web and to describe the dependence of fishes on pelagic and benthic food supplies.

2. Methods

2.1. Study area

Reunion Island ($21^{\circ}09' S$, $55^{\circ}23' E$) is a small (60 km diameter) volcanic island situated 700 km east of Madagascar in the southwestern Indian Ocean (Figure VI.1). The center of the island is very mountainous (3070 m maximum), and this leads to a clear distinction between the wet windward east coast and the dry leeward west coast, where a small, discontinuous fringing coral reef develops. As a young volcanic island with a very limited island shelf (maximum of 5 km on the northwest coast), Reunion Island (Figure VI.1) exhibits some seamount particularities, such as steep slopes up to 60° , and it acts as a discontinuity, both in the water column and on the ocean floor. As such, physico-chemical gradients in the vicinity of the island are strong and represent major structuring factors for ecological communities. As a consequence, marine and coastal communities are constrained by the geomorphology of the island and consequently, numerous ecological compartments (coral reef, soft-bottom substrate community, hard-bottom substrate community, oceanic organisms, and deep-water organisms) are present over a limited area.

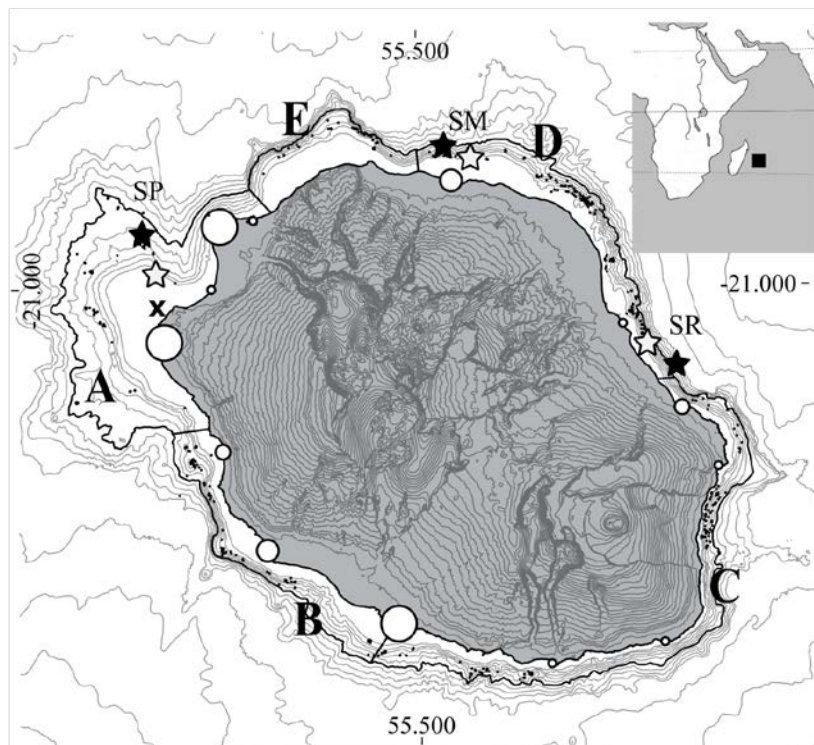


Figure VI.1: Map of Reunion Island representing the five fishing areas limited by the 600 m depth isobaths. White circles represent harbor with size proportional to the number of fishermen, from 2 (smallest circles) to 42 (largest circles). Black points represent sampling points. Black stars represent POM sampling sites and white stars represent SOM sampling sites. The cross represent the light trap location.

2.2. Sampling

2.2.1. Fish

Fish were sampled between April and December 2014 all around the island, between 100 m and 600 m with the collaboration of professional fishermen (Figure VI.1). The fishing gear was composed of a main line with 5 to 10 hooks baited with fish or squid and glow sticks for attractiveness and was set and hauled with an electric reel. Each fresh fish was kept in a cool box on board. In the laboratory, each fish was weighed, measured (total length), and dissected for sex determination and to collect gut contents, and a piece of dorsal white muscle was immediately stored at -20 °C prior to stable isotope analysis.

Given the limited number of non-evaginated stomachs, we focused the stomach content analysis on the eight most abundant species: the red bream *Beryx decadactylus*, the oblique-banded grouper *Epinephelus radiatus*, the deep-water red snapper *Etelis carbunculus*, the deep-water, long-tail red snapper *Etelis coruscans*, the brilliant pomfret *Eumegistus illustris*, the ornate jobfish *Pristipomoides argyrogrammicus*, the goldbanded jobfish *Pristipomoides multidentis*, and the shortnose spurdog *Squalus megalops*, representing 64% of global catches (in kg) during the sampling campaign (Roos *et al.* 2015). The fishing area was divided into five zones based on geomorphological characteristics (Figure VI.1) (Roos *et al.* 2015). The red bream *B. decadactylus* was only caught along the east coast in zones C and D and the oblique-banded grouper *E. radiatus* was absent from the northwestern area (zones A and E). The goldbanded jobfish *P. multidentis* was the only species caught in zone E, probably due to a limited sampling effort in this zone (only 3 of the 104 fishing trips in zone E).

2.2.2. Prey

In order to isotopically characterize effective and potential prey, both prey found in the stomach and in the surrounding environment were collected. To avoid digestion-induced isotopic fractionation, only muscles from prey with undigested tegument (skin of fishes and cephalopods and exoskeleton of crustaceans) were sampled.

To diversify this sampling, a CARE[®]-type surface light trap (Collection by Artificial Reef-Ecofriendly) was also used to sample pelagic stages of reef-associated species and other epipelagic zooplanktonic crustaceans. This trap is formed by a surface light floating 30 cm above a vertical 1 m long funnel circular-apertured net with a 2-mm mesh. This light trap was used in the context of reef-associated fish recruitment assessment (OCEA Consult' 2013),

explaining its deployment on the fore reef zone at a 50-m depth at sunset and was removed at sunrise (Figure VI.1).

2.2.3. Organic matter sources.

To characterize the two pathways supplying deep-water demersal fishes, the suspended particulate organic matter pool (POM) from the water column and the sedimentary organic matter pool (SOM) were sampled in December 2014 at three sites located on the west (Saint-Paul), north (Sainte-Marie) and east (Saint-Benoît) coasts of the island (Figure VI.1). POM is not only composed of primary producers but consists of a mixture of living and detrital material (including bacteria, fecal pellets, dead zooplanktonic cells, and detritus), supplied mainly by phytoplanktonic primary production (Cresson *et al.* 2012). On the other hand, SOM is considered to be a mainly detrital pool, fueled by dead material from benthic and pelagic marine producers (Cresson *et al.* 2012). At each site, 5 L of seawater were collected at depths of 500 m, 250 m, 100 m, 50 m and at the surface using a Niskin bottle and filtered through a 250- μm sieve to eliminate large zooplankton. SOM samples were collected at a depth of 100 m only with a van Veen grab sampler. SOM could not be sampled at depths greater than 100 m because very few sediments are present at depths greater than 100 m around the island, due to the slopes of the volcano. All samples were kept in cool boxes on board, and processed in the laboratory.

2.3. Laboratory processing

2.3.1. Prey identification.

In the laboratory, stomach content samples were thawed and weighed. Prey items found in stomachs were counted, weighed to an accuracy of 0.01 g and identified to the lowest possible taxonomic level using identification keys adapted to taxonomic groups and/or to anatomical parts (cephalopod beaks, teleosts, otoliths, etc.) (Clarke, 1986; Smale *et al.*, 1995; Smith and Heemstra, 1986) and then compared to Reunion species lists (Durville *et al.*, 2009; Letourneur *et al.*, 2004; Poupin, 2009) and to our own collection. The importance of prey found in stomachs was expressed as the percentage by number (%N), percentage by weight (%W) and the non-additive percentage frequency of occurrence (%O). Given the difficulties we encountered identifying digested deep-water prey, they were pooled into functional groups for dietary overlap calculations (Tableau VI.1).

Tableau VI.1: Link between prey species or families and ecological functional group.
 UnId: unidentified.

Functional Group	Family	Specie	
Bathydemersal fishes	Berycidae		
	Scorpaenidae		
	Serranidae		
	Trachichthyidae		
Benthic fishes	Bembridae	<i>Parabembras robinsoni</i>	
	Bothidae		
	Congridae		
	Lophiidae		
	Muraenidae	<i>Muraenesox baggio</i>	
	Peristediidae	<i>Satyrichthys sp</i>	
Brachyura	CrabNI		
	Majidae		
	Portunidae	<i>Chrybdis sp</i>	
Caridea	Caridea	<i>Heterocarpus laevigatus</i>	
	Panaeoidea	<i>Aristaeomorpha foliacea</i>	
	Peneidae		
	ShrimpNI		
Epipelagic fishes	Carangidae		
Pelagic Tunicata			
Mesopelagic fishes	Bregmacerotidae		
	Carapidae		
	Epigonidae	<i>Sphyraenops bairdianus</i>	
	Gempylidae	UnId	
		<i>Thyrsitoides marleyi</i>	
	Gonostomatidae		
	Macroramphosidae		
	Myctophidae	<i>Benthoosema sp</i>	
		<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	
		<i>Diaphus effulgens</i>	
		<i>Diaphus lucidus</i>	
		<i>Lampanyctus vadulus</i>	
		UnId	
		<i>Pseudoscopelus sp</i>	
	Nemichthyidae		
Sternoptychidae	<i>Argyropelecus aculeatus</i>		
	UnId		
	<i>Polyipnus indicus</i>		
	Stomiiformes		
Octopoda	Octopoda		
Other	Algae		
	Annelida		
	Bivalvia		
	Echinoidea		

	Gasteropoda	
	Gravel	
	Sipuncula	
	Taeniidae	
Other Cephalopods	Sepiolidae	
Other Crustaceans	Aegidae	
	Amphipoda	
	Cirripedia	
	Enoplometopidae	<i>Enoplometopus sp</i>
	Isopoda	
	Lysiosquillidae	<i>Lysiosquilla sp</i> <i>Lysiosquilla tredecimdentata</i>
	Munididae	<i>Munida shaula</i>
	Odontodactylidae	
	Palinura	
	Scyllaridae	
	Squillidae	
Reef-associated fishes	Acanthuridae	
	Chaetodontidae	
	Holocentridae	UnId <i>Sargocentron sp</i>
	Menidae	<i>Mene maculata</i>
	Monacanthidae	
	Mullidae	UnId <i>Upeneus sp</i>
	Ostraciidae	<i>Lactoria sp</i>
	Pomacentridae	
	Syngnathidae	
	Tetraodontidae	UnId <i>Sphoeroides pachygaster</i>
Teuthida	Bathyteuthidae	
	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis sp</i>
	Lepidoteuthidae	<i>Lepidoteuthis sp</i>
	Loliginidae	
	Lycoteutidae	
	Onychoteutidae	
	OtherTeuthida	

2.3.2. Stable isotope measurement.

Fish white dorsal muscle and sediment samples were first frozen, freeze-dried at <0.5 mBar and <-40 °C for 48 h, then ground into a fine and homogeneous powder using an automated grinder. A low C/N ratio (<3.5) in fish suggested a low lipid content, which reduced the need to perform lipid extraction or analytical corrections (Post *et al.* 2007). No chemical treatment was performed, even for *S. megalops*, which exhibited a remarkably low C/N ratio ($2.57 \pm$

0.03). This low C/N ratio might suggest some urea retention, which could affect $\delta^{15}\text{N}$ values. However, chemical extraction was shown to have no effects on *S. megalops* $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ (De Lecea & De Charmoy 2015). Subsamples of SOM (5 g) were treated with 1 M HCl in 15-ml centrifuge tubes for 24 h to remove inorganic carbon for carbon isotopic analysis. Water samples were filtered on pre-combusted glass microfiber filters GF/F (4 h at 450 °C) and dried in an oven at 50 °C for 36 h.

Prior to stable isotope measurements, all samples were weighed (0.5 mg) and packed into tin capsules in duplicate. Isotopic composition and %C and %N content were measured at the Stable Isotope Facility, LIENSs laboratory, La Rochelle, France, using an isotope ratio mass spectrometer, interfaced to an elemental analyzer in continuous-flow mode (EA-IRMS). Results were expressed in conventional delta notation (δ), defined as parts per thousand (‰), according to Peterson & Fry (1987).

2.4. General diet description

2.4.1. Diet breadth

The trophic niche width (H) of each population was calculated using Roughgarden's measure of prey variability based on the Shannon-Weaver diversity index (Bolnick *et al.* 2002):

$$H = - \sum_{k=1}^S p_k \times \ln(p_k) \quad (6)$$

where S is the number of prey families, and p is the proportional numerical abundance of each prey family. This index varies between 0 (one dominant prey) and $\ln(S)$ (all prey are equally consumed). H is thus divided by $\ln(S)$ to obtain the Pielou equitability index (J), varying between 0 (dominance of one prey family) and 1 (all prey families are equally consumed).

Stable isotope ratios were used to calculate several metrics based on community adaptation proposed by Layman *et al.* (2007), an index applied on the species scale using each individual as a sampling unit. For each predator species, the mean distance to centroid (CD) provided a measure of the average degree of trophic diversity, which was divided further into the exploited trophic level diversity ($\delta^{15}\text{N}$ range) and organic matter source diversity ($\delta^{13}\text{C}$ range).

A kernel-based estimator was used to estimate the total isotopic niche as it is robust for

small sample sizes and less sensitive to outliers, while still being able to consider outliers as part of the overall distribution (Fieberg 2007). Analogous to the home range, the 95% kernel area was used to assess each predator's total isotopic niche (Franco-Trecu, Aurioles-Gamboa & Inchausti 2014). However, this latter metric is biased by sample size. Thus, a meaningful trophic niche (*i.e.*, likely to be important for a randomly chosen individual) was best represented by the standard ellipse corrected for small sample size (SEAc), introduced by Jackson *et al.* (2011) as a bi-dimensional equivalent of the uni-dimensional mean and variance. As SEAc is independent of sample size, it allows species comparisons with different sample sizes (Jackson *et al.* 2011). Excepting kernel estimates, all other isotopic metrics were calculated using the 'siar' package of the statistical software R (Parnell & Jackson 2011).

2.4.2. Interspecific diet comparison

Similarities between predator species diets were quantified by the Pianka (1974) index (O_{AB}).

$$O_{AB} = \frac{\sum_{k=1}^S p_{Ak}p_{Bk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^S p_{Ak}^2 \times \sum_{i=1}^S p_{Bk}^2}} \quad (7)$$

where S is the number of prey families, and p_A and p_B are the proportional numerical abundances of prey functional groups consumed by species A and B, respectively. O_{AB} varies between 0 (complete partition) and 1 (complete overlap). The trophic niche overlap was statistically tested by generating null models, simulating independent resource usage with EcoSimR. The analysis revealed whether the average pairwise niche overlap is more or less than would be expected if species used resource categories independently of one another (Gotelli, Hart & Ellison 2015).

Carbon and nitrogen isotopic ratios and derived metrics CD as well as stomach contents derived metrics (prey number per stomach, prey weight, stomach content weight, and taxonomic richness per stomach) were compared between species using a Kruskal-Wallis H test (non-parametric ANOVA). If differences occurred, species that exhibited differences were identified with multiple pairwise comparisons using the `kruskalmc` procedure of the 'pgirmess' package of the statistical software R.

2.5. Length and depth effect

Firstly, interactions between total length and depth were verified for each species using Spearman ρ correlation test for habitat shift during individual development. If a significant correlation links total length and depth, it is not possible to delineate depth of capture from total length effects. The total length and depth were converted in qualitative variable by grouping values in 5 cm and 50 m classes respectively. Then their potential effects on stable isotope values of deep-water fishes were explored with Kruskal-Wallis H test, followed by multiple pairwise comparison using `kruskalmc` procedure by species.

To test for the effects of these two exploratory variables on stomach composition, expressed as functional group numerical proportion, multivariate analyses of variance by permutation (PERMANOVA) were used. As the depth of capture varies among species, the dataset for each species was divided between the 50% shallowest and the 50% deepest individuals to separately explore the diets of shallow- and deep-dwelling individuals. Individuals' total lengths were divided into two categories regarding length at maturity (Roos *et al.* 2015) to compare the diets of juvenile and mature individuals.

If statistically significant effects were detected through PERMANOVA, the analysis was followed by the similarity percentages (SIMPER) procedure to identify prey categories responsible for the observed difference. Then, for each category identified by the SIMPER procedure, statistical differences between two modalities (shallow/deep or juvenile/mature) were tested using either a Student's t-test or a Mann-Whitney U test, depending on the normality and homoscedasticity of the data (tested by the Jarque-Bera and Levene test, respectively).

2.6. Relative dependence on multiple sources

Differences of POM isotopic composition between locations (three sites) and depth (five depths: 500 m, 250 m, 100 m, 50 m, and 0 m) were tested with a non-parametric Kruskal-Wallis H test, followed by multiple pairwise comparisons using the `kruskalmc` procedure. Differences between locations in SOM stable isotope composition could not be tested as the number of replicates was too low (three samples at each location). Correlations were used to assess the strength of the association between $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data across all sampled materials (organic matter sources, effective and potential prey and predatory fishes). The trophic enrichment factor (*i.e.*, isotopic difference between a prey and its consumer associated with respiration and

excretion during organic matter assimilation) varies greatly among organisms when their diet and tissues are analyzed (McCutchan Jr *et al.* 2003; Caut *et al.* 2013; Hussey *et al.* 2014). Because trophic enrichment factors are not yet established for deep-water organisms and are highly variable, values from previous studies could not be used to perform Bayesian mixed models. To scale the hypothetical trophic chain, we used gelatinous salps (Tunicata) as a strict suspended organic matter feeder (*i.e.*, POM-feeder) (Madin 1974; Perissinotto & Pakhomov 1998).

3. Results

3.1. Sample size and depth distribution

Overall, 597 individuals belonging to 25 species were sampled for stable isotope analysis (Tableau VI.2). Stomach contents of 1715 specimens from the eight most abundant species were analyzed, but 83.3% of the stomachs were empty.

Tableau VI.2: Sample size and mean isotopic values of all sampled material: organic matter sources, effective (sampled from stomach contents) and potential (sample with light traps) prey, and deep-water fish community (including two sharks species: *Squalus megalops* and *Centrophorus moluccensis*). POM: particulate organic matter and SOM: sedimentary organic matter. Refer to Fig. 1 for sampling sites. Note that some prey could vertically migrate, so the distinction between “surface” and “deep” for cephalopods refer to sampling depth rather than different species.

	Taxa	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Origin
	<i>Beryx decadactylus</i>	23	-18.3±0.6	13.1±0.7	Fresh samples
	<i>Ostichthys kaianus</i>	5	-17.5±0.3	13.2±0.4	Fresh samples
	<i>Pontinus nigerimum</i>	4	-17.7±0.2	13±0.4	Fresh samples
	<i>Thyrsoideus marleyi</i>	5	-17.1±0.3	14.1±0.8	Fresh samples
	<i>Squalus megalops</i>	63	-17±0.3	12.1±0.6	Fresh samples
	<i>Centrophorus moluccensis</i>	5	-16.6±0.1	12.5±0.1	Fresh samples
	<i>Epinephelus radiatus</i>	33	-17.6±0.3	12.3±0.7	Fresh samples
	<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	71	-18.3±0.3	11.5±0.5	Fresh samples
	<i>Eumegistus illustris</i>	73	-17.6±0.5	12±0.9	Fresh samples
Fish	<i>Argyrops filamentosus</i>	5	-17.4±0.1	12±0.4	Fresh samples
	<i>Promethichthys prometheus</i>	4	-18±0.1	11.9±0.2	Fresh samples
	<i>Polymixia berndti</i>	5	-18.1±0.2	11.9±0.7	Fresh samples
	<i>Rexea prometheoides</i>	5	-17.8±0.1	12±0.4	Fresh samples
	<i>Branchiostegus doliatus</i>	5	-17.8±0.4	12±0.5	Fresh samples
	<i>Etelis carbunculus</i>	158	-18.1±0.3	12.4±0.7	Fresh samples
	<i>Etelis coruscans</i>	47	-18.2±0.3	12.4±0.4	Fresh samples
	<i>Etelis radius</i>	5	-18.1±0	12.5±0.3	Fresh samples
	<i>Upeneus vittatus</i>	5	-18.1±0.6	10.2±0.7	Fresh samples
	<i>Myripristis chryseres</i>	5	-18.2±0.1	10.7±0.3	Fresh samples

	<i>Pristipomoides filamentosus</i>	5	-18.3±0.1	11±0.4	Fresh samples
	<i>Pristipomoides multidentis</i>	46	-17.3±0.3	11.3±0.3	Fresh samples
	<i>Priacanthus hamrur</i>	5	-17.6±0.2	10.6±0.5	Fresh samples
	<i>Decapterus tabl</i>	5	-17.4±0.1	11.4±0.2	Fresh samples
	<i>Lutjanus kasmira</i>	5	-17.7±0.1	11.1±0.3	Fresh samples
	<i>Lutjanus notatus</i>	5	-17.7±0.1	11.3±0.3	Fresh samples
Prey	Surface Squid	8	-19.9±0.3	11.1±0.5	Light trap
	Deep Squid	8	-19.1±0.7	10.8±1.7	Stomach content
	Scyllaridae	2	-19.8	10.4	Stomach content
	Reef-associated juveniles fishes	15	-19.7±0.7	10.3±0.7	Light trap
	Palinuridae	1	-22.6	9.6	Stomach content
	Deep Octopus	2	-20.2	9.2	Stomach content
	Surface Octopus	7	-19.8±0.2	11.5±0.5	Light trap
	Gelateneous Plankton	8	-21.6±0.5	8.2±1.7	Stomach content
	Myctophiliformes	11	-18.9±0.4	11.3±1.4	Stomach content
	Deep shrimp	11	-18.7±0.4	9±1.3	Stomach content
	Brachyura megalopa	6	-21.7±1.4	5.4±2	Stomach content
	Source	POM SM	15	-25.0±0.6	4.9±1.5
POM SP		30	-24.6±1.2	6.7±1.9	Niskin bottle
POM SR		15	-24.9±0.6	5.5±1.1	Niskin bottle
SOM		9	-15.6±3.6	6.3±1.5	van Veen grab sampler

Overall, a sampling effort evaluation showed that the number of stomachs was not sufficient to capture the entire diversity of resources consumed by deep-water fishes, whereas isotopic sampling allowed a more exhaustive representation (Figure VI.2). This was especially true for *E. radiatus*, which had only six stomachs containing food, hampering quantitative interpretations.

The eight studied species did not occupy the same depth range of habitats (Kruskal test: $H = 336$, $p < 0.001$; Figure VI.3). *B. decadactylus*, *S. megalops*, and *E. illustris* occupied the deepest habitat (409 ± 71 m on average), whereas *E. radiatus* (202 ± 41 m) and *P. multidentis* (115 ± 35 m) occupied the shallowest. *E. carbunculus*, *E. coruscans*, and *P. argyrogrammicus* were found at the same average depth (296 ± 47 m), but the depth range of *E. coruscans* was narrower than those of both *E. carbunculus* (Fisher test: $F_{157}^{46} = 0.31$, $p < 0.001$) and *P. argyrogrammicus* ($F_{70}^{46} = 0.32$, $p < 0.001$) (Figure VI.3).

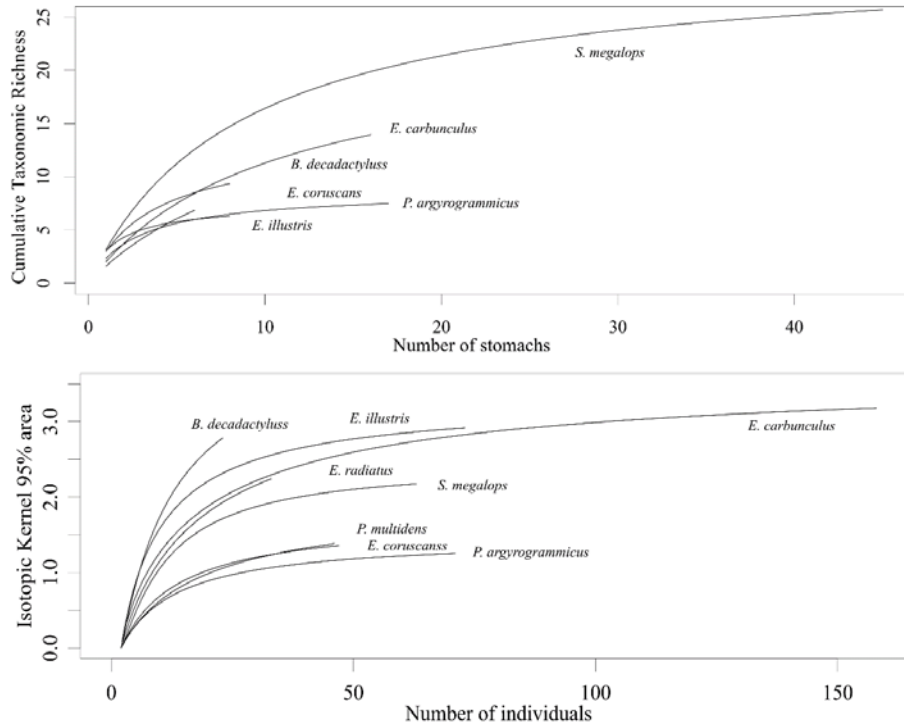


Figure VI.2: Cumulative diversity curves based on A) stomach contents with diversity expressed in term of prey family and B) stable isotope ratios with diversity expressed as the 95% kernel area of deep-water fishes collected around Reunion Island steep slope. Cumulative diversity curves were used to evaluate whether the number of samples was sufficient to have a good estimate of the trophic niche breadth for the eight main species. For this purpose, the cumulative number of randomly pooled individuals was plotted against the cumulative diversity expressed as number of prey families for stomach contents or isotopic 95% kernel area for stable isotopes. One hundred randomizations were performed to eliminate bias (Cortés 1997).

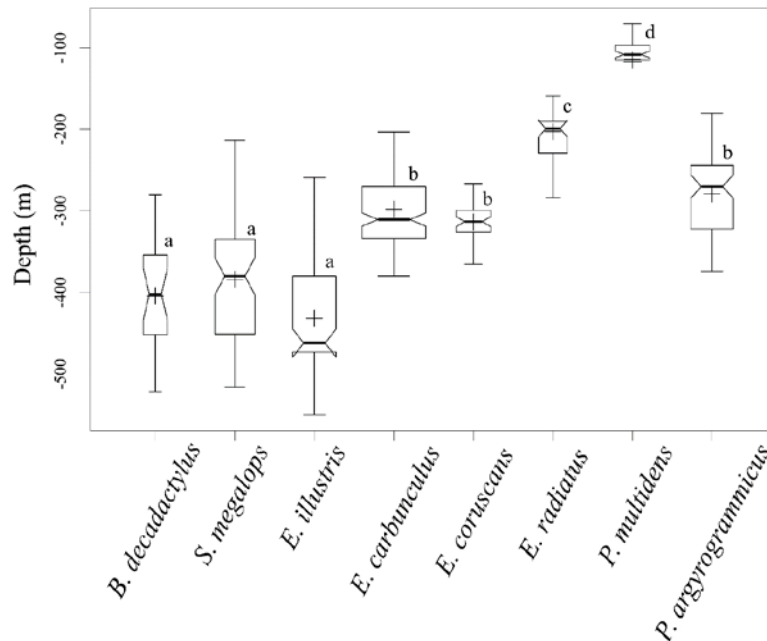


Figure VI.3: Notched boxplot of depth distribution by species. The box shows the interquartile range where the center 50% of data fall. The whiskers add and subtract 1.5 times the interquartile range to the 75th and the 25th percentiles, respectively; therefore, it should include 99.3% of the data from a normal distribution. The horizontal line and notch represent the median and its 95% confidence interval, respectively. The cross represents the mean. Box widths are proportional to the square roots of the number of observations. Differing superscript Latin letters indicate statistically significant differences by Kruskal-Wallis test coupled with kruskalmc multiple comparisons.

3.2. Feeding patterns

Overall, 49 prey taxa were identified in deep-water fish stomachs (Tableau VI.3). The taxonomic richness per stomach was low for all species, ranging from 1.0 ± 0.1 for *P. multidentis* and 3.3 ± 3.8 for *B. decadactylus* (Tableau VI.4). Among the major taxa (Cephalopods, Crustacea, and Teleostei), the rate of identification to a precise taxonomic level remained low, with unidentified prey representing 43.7% of all prey found in stomachs. Considering all studied species, teleosts were the main prey item when expressed both by number (46 %N) and by weight (66 %W). Crustaceans and cephalopods were the two other major prey items, with crustaceans being numerically more abundant (39 %N and 11 %N, respectively) and cephalopods being dominant in biomass (24 %W and 7 %W, respectively).

Among crustaceans, caridean shrimps were consumed by all studied species. Brachyoura (mainly *Megalopa* larval stage) were consumed by five species and Stomatopoda by four species. Among Cephalopoda, squids (Teuthida) were consumed by six of the eight studied species and Octopoda by four of them. Among Teuthida, six families were identified on the basis of beak and tentacle characteristics: Bathyteuthidae, Histioteuthidae, Lepidoteuthidae, Loliginidae, Lycoteuthidae, and Onychoteuthidae. Although Teleostea was the overall dominant prey phylum found in stomachs, no identified taxa were consumed by more than two species, with the exception of Myctophidae (found in six of the eight studied species). As examples of rare fish families, one Trachihthyidae was found in *E. carbunculus*, one Macroramphidae was found in *S. megalops*, and four Symphysanodontidae (*Symphisanodon pitondelafournaisei*) were found in two *E. carbunculus* and two *B. decadactylus*.

Tableau VI.3: Stomach contents of the eight predatory species caught between 100 m and 600 m around Reunion Island between April and December 2014. Abundances are expressed in number (%N), weight (%W), and frequency of occurrence (%O). NI: unidentified

Taxa	Family	Specie	<i>Beryx decadactylus</i>			<i>Epinephelus radiatus</i>			<i>Etelis carbunculus</i>			<i>Etelis coruscans</i>			<i>Eumegistus illustris</i>			<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>			<i>Pristipomoides multidentis</i>			<i>Squatulus megalops</i>		
			%N	%W	%O	%N	%W	%O	%N	%W	%O	%N	%W	%O	%N	%W	%O	%N	%W	%O	%N	%W	%O			
Cephalopoda			9.5	11.4	31.6				7.3	14.1	6.7	19.4	31.9	40.0	27.8	17.4	50.0	13.2	10.7	16.0				8.7	26.4	15.9
		CephNI	3.4	4.4	21.1				1.2	0.2	1.7	3.2	0.5	6.7	13.9	4.5	27.8	5.9	8.4	6.0				4.9	11.0	9.3
		Octopoda	1.4	0.9	5.3							3.2	3.3	6.7	5.6	2.6	11.1							1.0	5.0	1.9
OtherCeph	Sepiolidae								1.2	2.0	1.7	3.2	12.6	6.7												
Teuthida	Bathyteuthidae											3.2	0.1	6.7												
	Histioteuthidae		3.4	0.1	5.3				3.7	5.7	1.7															
	Lepidoteuthidae																							0.5	0.1	0.9
	Loliginidae																							0.5	0.1	0.9
	Lycoteutidae								1.2	6.2	1.7															
	Onychoteutidae		1.4	6.0	5.3																					
	OtherTeuthida											6.5	15.4	13.3	8.3	10.3	11.1	7.4	2.3	10.0				1.9	10.2	3.7
Crustacea			69.4	53.9	89.5	81.8	77.4	83.3	34.1	20.1	40.0	22.6	3.0	33.3	33.3	46.5	55.6	39.7	17.5	40.0	41.7	70.8	45.5	20.4	2.6	23.4
Anomura	Munididae	<i>Munida shaula</i>							1.2	0.7	1.7							1.5	0.5	2.0						
Brachyura	CrabNI		0.7	0.2	5.3				1.2	0.1	1.7				2.8	0.1	5.6	2.9	0.6	4.0	8.3	0.6	9.1			
	Majidae		0.7	0.9	5.3																					
Caridea	Aristeidae	<i>Aristaeomorpha foliacea</i>				18.2	15.6	16.7																		
	Peneidae								1.2	0.4	1.7															
	ShrimpNI		55.1	35.5	57.9	54.5	53.2	50.0	15.9	14.2	18.3	12.9	0.8	13.3	19.4	10.1	27.8	11.8	4.7	14.0	8.3	6.5	9.1	13.6	1.7	12.1

Tableau VI.4: Stomach contents and isotopic trophic niche metrics: sample size (stomachs dissected, stomachs containing food, and N isotopes), number of prey found (N prey), predator total length (TL), mean prey and stomach content weight, mean taxonomic richness (expressed in terms of number of prey families) per stomach, total niche width (Shannon index, H), prey family equitability (Pielou index, J), stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), distance to centroid (CD), mean nearest neighbor distance (MNND) 95% kernel and standard ellipse area (95-K and SEAc, respectively). Values are given as mean \pm standard deviation. Differing superscript Latin letters indicate significant statistical differences by Kruskal-Wallis test coupled with kruskalmc multiple comparisons.

	<i>Beryx decadaactylus</i>	<i>Epinephelus radiatus</i>	<i>Etelis carbunculus</i>	<i>Etelis coruscans</i>	<i>Eumegistrus tilustris</i>	<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	<i>Pristipomoides multidentis</i>	<i>Squalus megalops</i>
Depth	404 \pm 73	202 \pm 41	298 \pm 49	314 \pm 27	432 \pm 65	279 \pm 48	115 \pm 35	384 \pm 40
Stomachs dissected	27	43	791	94	89	273	109	289
Stomachs containing food	19	6	60	15	18	50	11	107
% of empty stomach	29.6	86.0	92.4	84.0	79.8	81.7	89.9	63.0
N prey	147	11	82	31	36	68	12	206
Mean TL [min-max] (cm)	50.2 [39-58]	37.5 [30-46]	28.3 [16-48]	43.3 [27-112]	67.5 [50-85]	24.2 [16-29]	54.1 [35-70]	56.7 [35-78]
Prey number per stomach	7.7 \pm 9.0 ^a	1.8 \pm 1.0 ^{a,b}	1.4 \pm 0.7 ^b	2.1 \pm 1.5 ^{a,b}	2.0 \pm 1.4 ^{a,b}	1.4 \pm 0.7 ^b	1.0 \pm 0.3 ^b	1.9 \pm 1.5 ^b
Prey weight (g)	0.7 \pm 0.6 ^a	0.7 \pm 0.3 ^{a,b}	1.1 \pm 1.8 ^a	1.7 \pm 2.4 ^a	2.0 \pm 3.7 ^{a,b}	0.8 \pm 1.3 ^a	1.4 \pm 2.9 ^{a,b}	7.4 \pm 16.5 ^b
Stomach content weight (g)	5.4 \pm 7.9 ^{a,b}	1.2 \pm 0.5 ^{b,c}	1.5 \pm 2.7 ^c	3.3 \pm 7.5 ^{b,c}	4.0 \pm 5.0 ^{a,b,c}	1.1 \pm 1.7 ^c	1.6 \pm 3.0 ^{b,c}	14.2 \pm 28.0 ^a
Taxonomic richness per stomach	3.3 \pm 3.8 ^a	2.0 \pm 0.1 ^a	1.3 \pm 0.8 ^a	1.8 \pm 1.2 ^a	1.5 \pm 1.4 ^a	1.1 \pm 0.3 ^a	1.0 \pm 0.1 ^a	1.7 \pm 0.9 ^a
H	1.96	0.64	2.27	2.17	2.05	1.87	1.56	2.16
J	0.82	0.92	0.84	0.94	0.93	0.81	0.97	0.66
N	23	33	158	47	73	71	46	63
Mean TL [min-max] (cm)	49 [35-60]	37 [12-62]	29 [16-98]	52 [21-112]	67 [45-87]	23 [16-29]	54 [34-86]	57 [31-80]
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-18.3 \pm 0.6 ^a	-17.6 \pm 0.3 ^c	-18.1 \pm 0.3 ^a	-18.2 \pm 0.3 ^a	-17.6 \pm 0.5 ^c	-18.3 \pm 0.3 ^a	-17.3 \pm 0.3 ^{b,c}	-17.0 \pm 0.3 ^b
range $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	2.9	1.6	1.7	2.1	3.1	1.9	1.4	1.9
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	13.1 \pm 0.7 ^a	12.3 \pm 0.7 ^b	12.4 \pm 0.7 ^{a,b}	12.4 \pm 0.4 ^{a,b}	12.0 \pm 0.9 ^b	11.5 \pm 0.5 ^c	11.3 \pm 0.3 ^c	12.1 \pm 0.6 ^b
range $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	2.6	3.3	2.9	2.1	4.0	1.9	1.3	2.6
CN	3.3 \pm 0.6 ^a	3.1 \pm 0.0 ^c	3.2 \pm 0.1 ^a	3.2 \pm 0.2 ^a	3.2 \pm 0.1 ^a	3.2 \pm 0.0 ^a	3.2 \pm 0.1 ^a	2.5 \pm 0.0 ^b
CD (‰)	0.78 \pm 0.52 ^{a,b}	0.63 \pm 0.45 ^{a,c}	0.63 \pm 0.38 ^a	0.46 \pm 0.29 ^{a,c}	0.94 \pm 0.44 ^b	0.48 \pm 0.28 ^{a,c}	0.39 \pm 0.19 ^c	0.59 \pm 0.34 ^{a,c}
MNND	0.23 \pm 0.33 ^a	0.19 \pm 0.20 ^a	0.08 \pm 0.07 ^b	0.11 \pm 0.13 ^{a,b}	0.14 \pm 0.23 ^a	0.08 \pm 0.09 ^b	0.10 \pm 0.09 ^{a,b}	0.13 \pm 0.11 ^a

SEAc (% ²)	0.71	0.61	0.65	0.27	0.82	0.32	0.30	0.45
95-K (% ²)	2.76	2.25	3.25	1.38	3.10	1.29	1.39	2.13

When considering the species individually, dietary differences emerged. *S. megalops* fed chiefly on large teleosteans (averaging 7.4 ± 16.5 g each, Tableau VI.4), which comprised 68 %N, 71 %W and 88 %O of its diet, whereas *B. decadactylus* fed mainly on numerous crustaceans (69 %N, 54 %W, 90 %O, Table 1; 7.7 ± 9.0 prey per stomach, Tableau VI.4). *E. radiatus* also fed mainly on crustaceans (82 %N, 77 %W, 83 %O, Table 1), exhibiting a very large and significant dietary overlap with *B. decadactylus* (Pianka index = 0.99, Tableau VI.5). The diet of *P. multidentis* was almost balanced between crustaceans (41 %N and 45 %O) and teleosteans (50 %N and 54 %O) but appeared unbalanced when prey were expressed in weight, with crustaceans and teleosteans representing 71 %W and 28 %W, respectively. Cephalopods occurred in 16 % of *P. argyrogrammicus* stomachs, which led to a nonsignificant dietary overlap with *P. multidentis* (Pianka index = 0.40, Tableau VI.5). Both species of the genus *Etelis* fed on almost the same amount of Teleosteans (between 54 % and 74 %, depending on the species and metric used), but *E. coruscans* was distinguished from *E. carbunculus* by its higher consumption of cephalopods (19 %N, 32 %W, 40 %O and 7 %N, 14 %W, 7 %O, respectively), which led to a high but nonsignificant overlap between these two species (Pianka index = 0.72, Tableau VI.5). *E. illustris* exhibited a very balanced diet composed of crustaceans (33 %N, 47 %W, and 56 %O), cephalopods (28 %N, 17 %W, and 50 %O), and teleosteans (39 %N, 36 %W, and 67 %O), leading to significant overlap with all other species except for *Pristipomoides* spp (Tableau VI.5).

Tableau VI.5: Pianka's similarities between predator species based on prey functional group numerical abundance. Significant overlaps, tested with simulation of independent resource utilisations (EcoSimR), are represented in bold.

Pianka (test EcoSimR)	<i>B. decadactylus</i>	<i>S. megalops</i>	<i>E. illustris</i>	<i>E. carbunculus</i>	<i>E. coruscans</i>	<i>E. radiatus</i>	<i>P. argyrogrammicus</i>
<i>S. megalops</i>	0.57						
<i>E. illustris</i>	0.79	0.82					
<i>E. carbunculus</i>	0.92	0.64	0.84				
<i>E. coruscans</i>	0.63	0.94	0.91	0.72			
<i>E. radiatus</i>	0.99	0.45	0.71	0.86	0.50		
<i>P. argyrogrammicus</i>	0.46	0.30	0.54	0.47	0.38	0.44	
<i>P. multidentis</i>	0.62	0.48	0.63	0.80	0.58	0.55	0.40

3.3. Diet breadth

The Shannon index of diet breadth based on prey family abundance ranged from 0.64 for *E. radiatus* to 2.27 for *E. carbunculus*. With the exception of *E. radiatus* (for which the sample size was limited), all species presented Shannon indices higher than 1.56 (value for *P. argyrogrammicus*). All species exhibited a high degree of equitability, with Pielou indices ranging from 0.66 for *S. megalops* to 0.97 for *P. multidentis* (Tableau VI.4).

All isotopic metrics of diet breadth ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ranges, CD, SEAc and 95% Kernel) showed that *E. illustris* has the largest isotopic niche and *P. multidentis* has the narrowest. In fact, *E. illustris* presented the highest $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ranges (3.1 ‰ and 4.0 ‰, respectively) and CD (0.94 ± 0.44 ‰). On the other extreme, *P. multidentis* presented the lowest $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ranges (1.4 ‰ and 1.3 ‰, respectively) and CD (0.39 ± 0.19 ‰) (Tableau VI.4). Other species were regularly distributed between these extremes, in the following descending order: *B. decadactylus*, *E. carbunculus*, *E. radiatus*, *S. megalops*, *E. coruscans*, and *P. argyrogrammicus*. SEAc and 95% Kernel exhibited the same pattern, ranging from 0.27 and 1.29 to 0.82 and 3.25, respectively.

3.4. Total length and depth of capture effects

The interaction between the depth of capture and total length was significant for *E. radiatus* ($p = 0.01$, $\rho = 42$ %), *S. megalops* ($p = 0.01$, $\rho = 31$ %) and *P. argyrogrammicus* ($p = 0.02$, $\rho = 26$ %) suggesting an ontogenetic habitat shift.

For all species, $\delta^{15}\text{N}$ values significantly increased with length (all Kruskal-Wallis tests $p < 0.05$), although this increase was not marked for *E. coruscans* (Figure VI.4). The increase in $\delta^{15}\text{N}$ was larger for *E. illustris* (from $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}<50} = 10.8 \pm 0.6$ ‰ to $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}>85} = 12.8 \pm 0.1$ ‰) and *E. carbunculus* (from $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}<20} = 13.3 \pm 0.0$ ‰ to $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}\in[50-55]} = 15.5 \pm 0.3$ ‰) than for *P. multidentis* (from $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}<35} = 11.0 \pm 0.4$ ‰ to $\delta^{15}\text{N}_{\text{TL}\in[60-65]} = 11.5 \pm 0.2$ ‰) (Figure VI.4). Total length did not affect *B. decadactylus* $\delta^{13}\text{C}$ ($H_{\text{df}=5} = 6.79$, $p = 0.24$) while other species presented an increase of $\delta^{13}\text{C}$ with length (Figure VI.4). This increase was very clear for *E. carbunculus* (from $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}<20} = -18.4 \pm 0.2$ ‰ to $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}\in[50-55]} = -17.4 \pm 0.1$ ‰, $H_{\text{df}=9} = 105$, $p < 0.001$), *E. illustris* (from $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}<50} = -17.9 \pm 0.1$ ‰ to $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}>85} = -17.3 \pm 0.2$ ‰, $H_{\text{df}=8} = 44$, $p < 0.001$) and *P. multidentis* (from $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}<35} = -17.9 \pm 0.2$ ‰ to $\delta^{13}\text{C}_{\text{TL}\in[60-65]} = -16.1 \pm 0.2$ ‰, $H_{\text{df}=10} = 26$,

$p = 0.003$). Although differences were significant for *S. megalops* ($H_{df=9} = 21$, $p = 0.01$), *P. argyrogrammicus* ($H_{df=2} = 18$, $p = 0.0001$), *E. coruscans* ($H_{df=10} = 24$, $p = 0.006$) and *E. radiatus* ($H_{df=8} = 19$, $p = 0.01$) the increase in $\delta^{13}\text{C}$ with length was less clear (Figure VI.4) and might be related to the limited sample size.

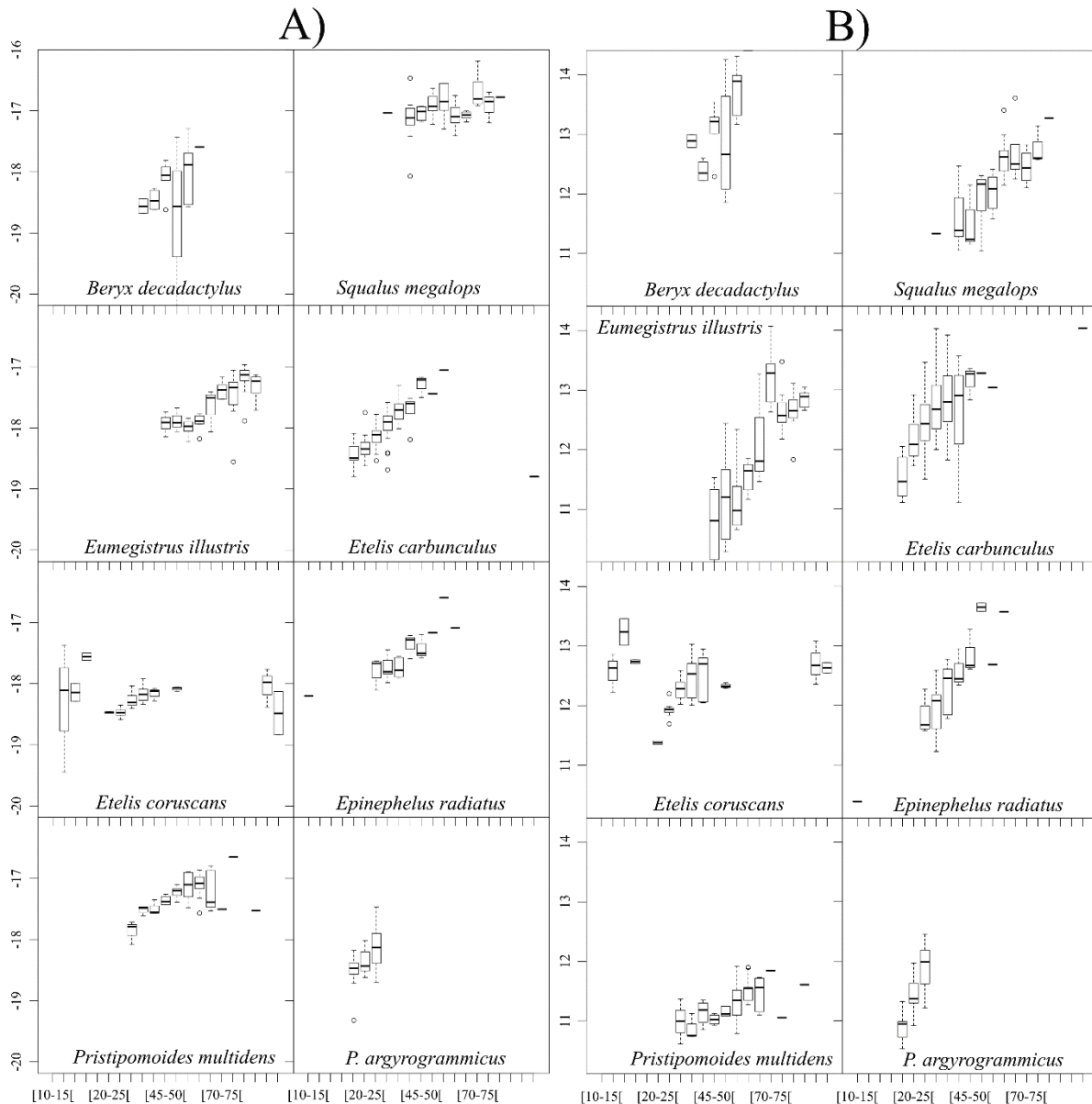


Figure VI.4: Relationships between total length (from 10 cm to 100 cm in abscissa) and A) $\delta^{13}\text{C}$ and B) $\delta^{15}\text{N}$ (‰) for each of the eight deep-water demersal species studied around Reunion Island between April and December 2014.

Depth did not seem to deeply affect isotopic ratio. Although Kruskal-Wallis test between $\delta^{15}\text{N}$ and depth was significant for *S. megalops*, *E. illustris* and *E. radiatus*, no difference were found by the kruskalmc post hoc test. The same was found for the depth effect on $\delta^{13}\text{C}$, Kruskal-Wallis test was significant for *E. illustris* and *P. multidens* while kruskalmc procedure did detect differences.

The number of stomachs containing food was too low to test for effects of maturity or depth on the stomach composition of *E. coruscans*, *E. radiatus*, and *P. multidentis*. No maturity effect could be tested for *B. decadactylus* and *P. argyrogrammicus*, because almost all individuals were mature (only two juveniles of *P. argyrogrammicus* were caught). No differences were detected between the diets of juvenile and mature individuals for *E. illustris*, *E. arbunculus*, and *S. megalops* (all PERMANOVA $p > 0.05$). The depth effect on stomach composition could be tested for all species and was significant for *S. megalops* ($p = 0.027$) only. SIMPER and Mann-Whitney Wilcoxon tests indicated that this difference is due to a higher consumption of mesopelagic teleosts by individuals caught deeper ($U = 495$, $p = 0.03$). The shallowest *S. megalops* individuals (between 213 m and 410 m) consumed 37 ± 45 %N of mesopelagic teleosts, whereas the deepest (between 410 m and 524 m) fed on 63 ± 42 %N of this prey.

3.5. Relative dependence on sources

POM $\delta^{15}\text{N}$ values were significantly different between sampling locations ($H_{df=2} = 14$, $p = 0.001$), with the samples of Saint Paul bay (SP) significantly ^{15}N -enriched ($\delta^{15}\text{N}_{\text{SP}} = 6.7 \pm 1.9$ ‰) compared with the two other sites (Saint Marie SM, $\delta^{15}\text{N}_{\text{SM}} = 4.9 \pm 1.5$ ‰; Saint Rose SR, $\delta^{15}\text{N}_{\text{SR}} = 5.5 \pm 1.1$ ‰). POM $\delta^{15}\text{N}$ values were not different between sampling depths ($H_{df=4} = 5$, $p = 0.31$). POM $\delta^{13}\text{C}$ values were affected neither by the sampling site ($H_{df=2} = 3$, $p = 0.20$) nor by the sampling depth ($H_{df=4} = 2$, $p = 0.70$).

The overall structure of the food web was explored through stable isotope analysis of the main and secondary fish species, the potential prey, and two sources of organic matter (POM and SOM) (Tableau VI.2). The mean isotopic differences between fishes and prey were 2.43 ‰ and 2.24 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Carbon isotopic ratios allowed us to differentiate organic matter sources (Mann-Whitney test: $U = 27$, $p < 0.001$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}} = -24.8 \pm 1.0$ ‰ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{SOM}} = -15.6 \pm 3.3$ ‰), which presented similar $\delta^{15}\text{N}$ values ($U = 230$, $p = 0.53$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{POM}} = 6.0 \pm 1.8$ ‰ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{SOM}} = 6.3 \pm 1.5$ ‰) (Fig. 4).

Considering the overall food web (organic matter sources, prey and fishes), a significant correlation of 88% was found between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Pearson's correlation test: $t_{df=38} = 11.37$, $p < 0.001$). Assuming that salps derived their energy exclusively from POM, hypothetical trophic chains indicated that all fish species had isotopic composition within the range appropriate for POM as the food source (Figure VI.5). Thus, the entire trophic chain seemed to depend primarily on pelagic organic matter sources.

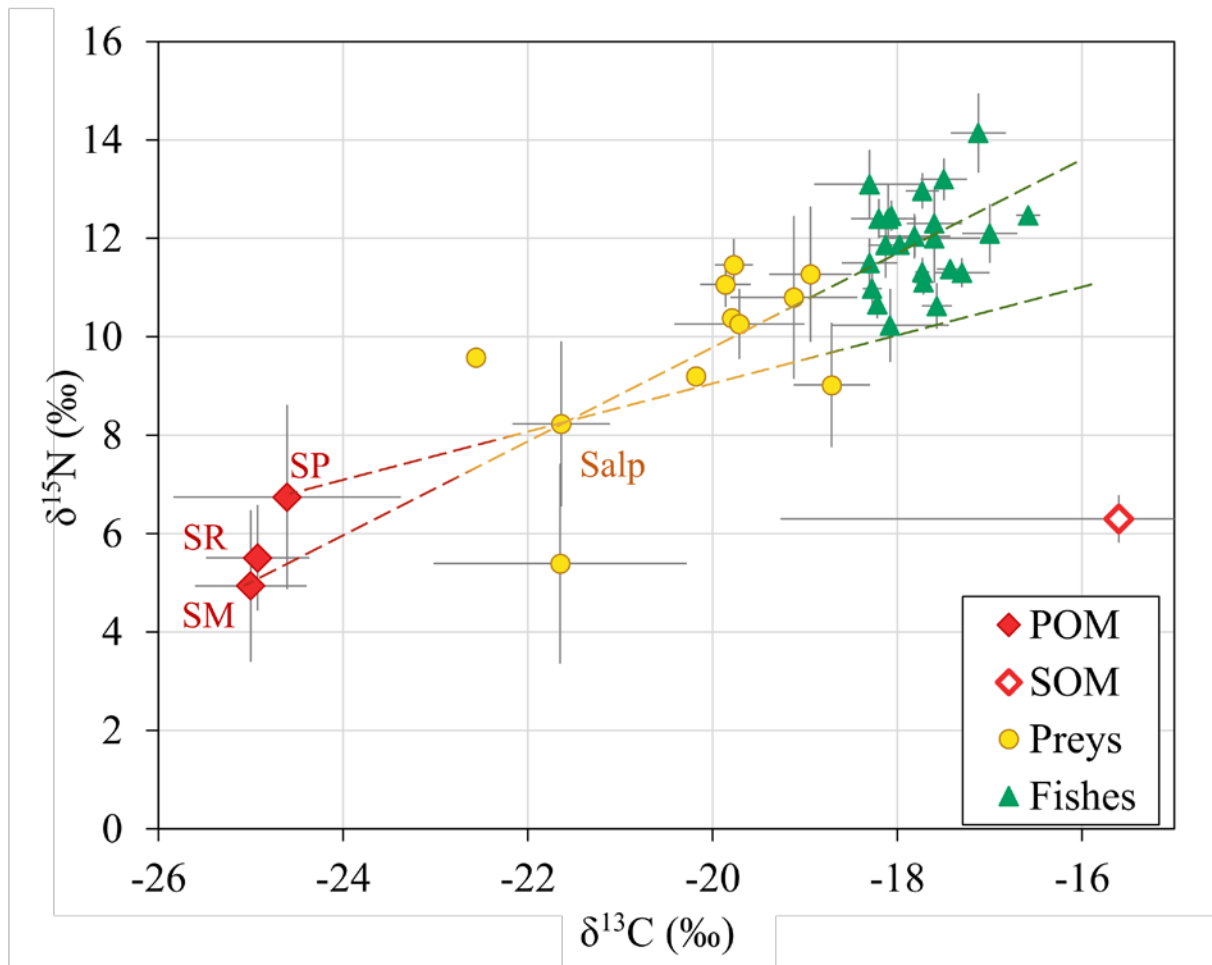


Figure VI.5: Bi-plot of mean bulk tissue $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values for 25 species of deep-water demersal fishes (triangle), 11 groups of prey found in fish stomachs (circles) and sources of organic matter (POM in bold diamond and SOM in open diamond). “SP”, “SM”, and “SR” labels on POM values correspond to sampling site located on the Fig. 1. Error bars represent standard deviation.

4. Discussion

This study is one of the first attempts to describe deep-water demersal food webs in tropical waters using both stable isotopes and stomach contents. In temperate environments, pelagic deep-water communities seemed to rely on fewer organic matter sources (typically, the downward flux of epipelagic material) than benthic communities (Fanelli *et al.* 2009). Some authors reported trophic niche expansion of deep-water organisms relative to their shallow-water counterparts (Carrassón & Cartes 2002; Lin *et al.* 2014). In food-limited environments, such as deep water, species typically rely on similar basal production but could segregate by trophic position, depth, and/or selective predation on few prey categories (Fanelli & Cartes 2010; Papiol *et al.* 2013; Valls *et al.* 2014).

On Reunion Island, *B. decadactylus*, *E. radiatus*, *E. carbunculus*, *E. coruscans*, *E. illustris*, *P. argyrogrammicus*, and *P. multidens* have a high commercial value, whereas *S. megalops* is

an abundant by-catch (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). Although some of these species (*B. decadactylus*, *Etelis* spp, and *Pristipomoides* spp) are important deep-water fisheries targets in several areas (Lehodey *et al.* 1992; Sackett *et al.* 2014), data on their ecology and life history are very limited. Overall, our results are in accordance with studies conducted in temperate environments and they demonstrate 1) that the eight studied species of deep-water fishes depend mainly on the pelagic production of organic matter, 2) a globally high dietary overlap exists between the studied species and 3) a positive correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and size within each studied species.

4.1. Dependence on pelagic sources

Off Reunion Island, the large $\delta^{13}\text{C}$ difference between pelagic and benthic sources of organic matter allowed us to assess the relative dependence of deep-water fishes on these two sources. A high dependence of the community of deep-water fishes on pelagic organic matter emerged from the high positive correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. This correlation contrasts with previous studies conducted on Reunion Island on other surface fish communities (reef-associated, costal, and oceanic) (Kojadinovic *et al.* 2008b; Mablouké *et al.* 2013; Kolasinski *et al.* 2016) for which an array of possible sources, such as plankton, macroalgae, seagrasses, and coral, are available. In the aphotic zone, considered a highly food-limited system, the principal source of organic matter supporting the food webs seems to originate from pelagic primary production. This dependence on pelagic production could seem counter-intuitive at first, given the expected reliance of these demersal species on the bottom but is consistent with previous studies conducted on deep-sea fishes, such as in the Mediterranean Sea (Polunin *et al.* 2001; Fanelli *et al.* 2009; Papiol *et al.* 2013) and around the Hawaiian Archipelago (Choy *et al.* 2015). This suggests that sinking particles and surface-derived resources mostly fueled the mesopelagic food web off of Reunion Island. One has to keep in mind, however, that the sediments (*i.e.*, SOM) were collected at 100 m only, a depth that represents the upper limit of the fish catches in this study, and this could weaken the results. However, the geomorphology of Reunion Island is not favorable for the storage of sediments close to the coast (*i.e.*, where the depth <1000 m) and they are transferred very deep (>1000 m) to the oceanic basin at a high rate (Saint-Ange *et al.* 2011), likely leading to a high turnover rate of sediments and instability of the substrate, which is not favorable to benthic production. Under these conditions, benthic production is probably very low, which would not be compatible with the supply of food webs leading to intermediate and high-level carnivorous fishes.

Previous studies in temperate environments reported seasonal variation of mesopelagic organism dependence on POM related to water column stratification intensity (less dependent on POM during more stratified periods) (Fanelli, Cartes & Papiol 2011; Papiol *et al.* 2013). As the amplitude of seasonal variations in water column stratification is lower in tropical environments than in temperate waters, one would expect fewer seasonal variations in tropical waters, but further investigations are needed to confirm or dismiss this conjecture.

4.2. Dependence on the sound-scattering layer

The sound-scattering layer is a layer in the ocean characterized by a high concentration of living organisms, such as fishes belonging to the Myctophiformes order, shrimps, squids, and planktonic tunicates, such as salps, typically detected around a depth of 400 m (Wall, Jech & McLean 2016). The sound-scattering layer shows regional differences in its taxonomic composition, abundance, and diversity, with some species occurring in significantly higher abundance around seamounts and island slopes (Reid *et al.* 1991; Benoit-Bird & Au 2006). The particular type of midwater fauna associated with island slopes and seamounts is called the mesopelagic boundary layer. Organisms that compose this layer are known to engage typical diel migration both vertically and horizontally to find food while avoiding visual-based predation (Benoit-Bird & Au 2006). These diel vertically migrating animals usually contribute actively to the transport of organic material along large depth gradients (Choy *et al.* 2015). However, not all species that comprise the mesopelagic boundary exhibit the same migrating behavior, implying depth modifications in the community composition (Benoit-Bird & Au 2006; Bernal *et al.* 2015). It is hypothesized that the migratory portion of the mesopelagic boundary community could sustain high levels of fish biomass that are often found at shelf-slope breaks in an inverse energy transfer from deep to shallow-water marine ecosystems (Cartes *et al.* 2009).

Both the observed isotopic dependence on the pelagic production of organic matter and the identity of the main prey groups found in deep demersal fishes in this study support the idea of a diet based on the mesopelagic boundary layer community. Actually, the main prey items found in stomachs were myctophids, shrimps, and squid, which correspond to the typical composition of the mesopelagic boundary community (Fock *et al.* 2002; Benoit-Bird & Au 2006). Two nonexclusive processes can explain this observation. First, demersal fish predators can take advantage of the migration of the mesopelagic boundary layer community up and down

the island slopes by catching them at a depth where prey pass through predators' depth ranges, a process called the "sound-scattering layer interception hypothesis" (Fock *et al.* 2002). Second, demersal predators can undertake feeding movements into the water column to follow the migrating patterns of the mesopelagic nektonic biomass. This seems to be the case with *E. illustris*, which, according to the empirical knowledge of local fishermen, are closer to the surface during the new moon when the mesopelagic boundary is closest to the surface (Benoit-Bird & Au 2004). These two hypotheses are not exclusive and one can imagine within and among species variability in their foraging patterns that should be investigated. Pure demersal species could derive mostly their food by intercepting the migratory nektonic organisms, when the more pelagic fish species could move in the water column with the sound-scattering layer.

Further analysis of fishing hour and moon cycle effects on fish catchability and diet by location and species would help to better understand habitat use by demersal predators. Moreover, independent determination of the mesopelagic boundary layer community structure using a camera or nets would be important information to test for predator selectivity and prey behavior at the specific level (avoiding the coarse taxonomic level imposed by the digestion state of prey found in the stomach).

4.3. Interspecific diet composition

Studying the feeding habits of deep-water demersal fishes is hampered by the great depths of catches that cause swim gas bladder expansion and stomach reversion upon retrieval to the surface. The remaining material found in the mouth or in the gill rakers had low statistical robustness, implying that results should be considered more qualitatively than quantitatively.

The global diet overlap due to feeding on the mesopelagic boundary layer community must be nuanced by both a slight specialization of predator species on different food sources and occupation of different depth ranges. Such a slight specialization was recorded for abyssal predators (Iken *et al.* 2001), whereas a considerable partitioning was documented in Hawaii between almost strictly piscivorous *E. coruscans*, *E. carbunculus*, and zooplanktonic feeder *Pristipomoides* species (Haight 1993). In the latter study in Hawaii, sampling was limited to 300 m (Haight 1993), so the depth ranges of studied species overlapped, whereas in the present study, it was slightly deeper. In the present study, *E. coruscans* exhibited a balanced diet of teleosts, crustaceans, and squids. *E. carbunculus* and *P. multidentis* showed significant dietary

overlap (explained by a high consumption of teleosts and crustaceans) but were not found at the same depth. Indeed, *P. multidentis* was the shallowest species found at a depth of approximately 100 m, whereas *E. carbunculus* was found at a depth of approximately 300 m.

In recent years, deep-water community structure has changed with a decrease in *E. coruscans* and *E. carbunculus* abundance and an increase in *P. argyrogrammicus* abundance (Roos *et al.* 2015). These three species were found at the same average depth, but the depth range of *E. coruscans* was narrower than that of *E. carbunculus* and *P. argyrogrammicus*. The change in their relative abundance was suspected to be due to intrinsic life-history parameters, with *P. argyrogrammis* becoming sexually mature earlier and growing faster than *E. carbunculus* and *E. coruscans* (Roos *et al.* 2015). Such relative r-strategist life-history parameter species would be more resilient under high fishing pressure than relative K-strategist species (slower growth and latter age at maturity). In the present study, *P. argyrogrammicus* exhibited an opportunistic (balanced between major prey groups, including pelagic Tunicata such as salps and partitioned between dissimilar individuals) but specific diet (with no significant overlap with all other species). Actually, this is the only species to present such diet specificity. It is possible that this particular diet has participated, along with life-history traits, in the recent increase of this species abundance in the deep-water community around Reunion Island.

In accordance with previous studies in Namibia (Ebert, Compagno & Cowley 1992) and Tasmania (Pethybridge, Daley & Nichols 2011), the long-lived (up to 30 years, Braccini 2006), widespread, and migratory (Rodríguez-Cabello & Sánchez 2014) deep-water shark species *S. megalops* presented the highest proportion of fish in its diet (found in 88% of stomachs). This suggests that the species is more specialized than the snappers (*Etelis* and *Pristipomoides* species). *B. decadactylus* and the rare *E. radiatus* feed on crustaceans and teleosts, whereas the former species was found to be almost strictly piscivorous in the Canary Islands (Dürr & González 2002). Although *B. decadactylus* and *E. radiatus* presented a very high dietary overlap, it is important to note that they did not occupy the same depth layer (*E. radiatus* being found in shallower waters than *B. decadactylus*), probably limiting food competition. At the other side of the species specialization gradient, the rare and little known *E. illustris* presented the most generalized diet, as illustrated by both stomach contents (Cephalopoda representing 28% of prey, Crustaceans 33%, and fish 39 %) and an intermediate position in isotopic space.

Interestingly, the majority of identified fish found in the stomach belong to recently described families on Reunion Island (Letourneur *et al.* 2004; Durville *et al.* 2009a; Fricke *et al.* 2009; Quero, Spitz & Vayne 2009). In 2007, an important volcanic eruption killed a large number of deep-water fishes when lava flows reached the ocean (Durville *et al.* 2009a). This event allowed the presence of Myctophidae, consumed by a majority of the predators, to be confirmed and was the first record of Trachichthyidae in Reunion waters (Durville *et al.* 2009a). Moreover, new species were described, such as *S. pitondelafournaisei* (Quero, Spitz & Vayne 2009). This study is the first to document ecological interactions involving these species recently reported around Reunion Island.

4.4. Intraspecific dietary pattern

Large variances in dietary proxy at the species level suggested intraspecific dietary heterogeneity. Such an intraspecific variation is consistent with previous studies on the mesopelagic boundary community in the Mediterranean (Bernal *et al.* 2015). Habitat-dependence and ontogenetic shift are often proposed as major drivers of intraspecific dietary difference (Fitzpatrick *et al.* 2012; Misa *et al.* 2013).

The influence of depth and total length on stable isotope values and stomach contents were tested using Kruskal-Wallis test and multivariate analysis, respectively. Independent effects of these two exploratory variables could be tested for all species except *S. megalops*, *E. radiatus* and *P. argyrogrammicus*, as the longer individuals were found at greater depths, suggesting ontogenetically determined shifts in habitat utilization for these species.

Depth did not affect isotopic ratios univocally. A depth effect was only detected for *S. megalops*, with deeper-dwelling individuals feeding more on mesopelagic fish than shallower-dwelling individuals. Depth was often reported as a first variable determining community structure on a large scale (Sutton 2013) at the level of functional groups (Mintenbeck *et al.* 2007; Lin *et al.* 2014) and the intraspecific level (Polunin *et al.* 2001). An increase in $\delta^{15}\text{N}$ with depth in consumer tissues is attributable to modification of the organic matter source characteristic of depth rather than consumer size-depth structure. Actually, biological reworking of POM along depth gradients through heterotrophic degradation of organic matter implies an increase of POM $\delta^{15}\text{N}$ with depth (Altabet *et al.* 1991; Hannides *et al.* 2013) that propagates through food webs (Mintenbeck *et al.* 2007; Lin *et al.* 2014). This general pattern

of POM $\delta^{15}\text{N}$ increases with depth; however, the increase was not statistically significant in this study.

Independently of depth, individual total length has a widespread effect on stable isotope values, being positively related with both $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of all species except *B. decadactylus*. No difference was detected between immature and mature stomach content composition whatever the species, which could have been due to inappropriate data (not enough stomachs containing prey, unbalanced sampling between juveniles and matures, or low taxonomic resolution). Considering the effect on stable isotope values only, such a widespread size effect throughout the community is consistent with previous studies on deep-water organisms, often reporting a trophic level increase with individual size (Valls *et al.* 2014; Choy *et al.* 2015). In most case, the proportion of crustaceans decreases to the benefit of the proportion of fish in the diet of mesopelagic organisms (Crabtree, Cartert & Musick 1991; Cartes *et al.* 2009; Bernal *et al.* 2015).

5. Conclusion

In a local context of raising concern about the sustainability of the deep-water fishery, we provide the first description of the trophic ecology of the main species exploited locally. This is also one of the first studies to describe the trophic ecology of deep-sea fishes in tropical waters. From a perspective of artisanal fishery management, improving knowledge of the biology of these species would allow both stock assessment based on catch size frequency (Froese 2004) and establishment of an ecosystem-model approach to fisheries management (Christensen & Walters 2004). High dietary overlap was found among deep-water demersal fish species, which fed primarily on the mesopelagic boundary layer. High heterogeneity in diet composition at the intraspecific level was also recorded, partially due to ontogenetic dietary shift. Further analyses are required in order to establish the influences of biotic (size, reproductive stage) and abiotic (depth, zone, substrate, and hour) parameters on deep-water diets around Reunion Island.

6. Les points à retenir

6.1. Alimentation sur la couche mésopélagique à migration verticale

Le premier niveau d'analyse, à l'échelle de l'ensemble de la communauté des démersaux profonds, vise à apporter des informations sur les sources et les proies exploitées par les démersaux profonds.

Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote des individus pêchés entre 100 et 600 m de fond, de leurs proies ainsi que de leurs sources potentielles de matière organique, suggèrent une forte dépendance de l'ensemble des poissons démersaux à la production primaire épipélagique (phytoplancton). En effet, la forte corrélation entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (tous organismes confondus) reflète le faible nombre de sources alimentant cette communauté d'organismes profonds, qui se trouve être la matière organique en suspension. Celle-ci est un mélange de matière vivante et détritique (bactéries, matières fécales, cellules mortes de zooplancton, etc.) alimenté principalement par la production primaire phytoplanctonique (Cresson *et al.* 2012), et a été obtenue par filtration de prélèvements d'eau de mer à différentes profondeurs. Au premier abord, cette dépendance indirecte des poissons démersaux profonds au phytoplancton peut paraître contre-intuitive compte tenu de leur milieu de vie proche du substrat, mais elle correspond à d'autres observations sur des organismes profonds réalisées en mer Méditerranée (Polunin *et al.* 2001; Fanelli *et al.* 2009; Papiol *et al.* 2013) ou encore autour de l'archipel hawaïen (Choy *et al.* 2015). Les pentes abruptes de l'île n'étant pas favorables à l'accumulation de sédiments, ceux-ci sont transférés plus profondément que la zone étudiée ici (100 – 600 m) (Saint-Ange *et al.* 2011). Ainsi, la couche sédimentaire présente sur la gamme de profondeurs étudiée serait probablement insuffisante pour le développement d'une importante biomasse d'organismes benthiques dont pourraient se nourrir les espèces pêchées sur ces zones, tel que c'est le cas au niveau des plaines abyssales (Drazen *et al.* 2008).

La dépendance des démersaux profonds à la matière organique pélagique est confirmée par la nature des proies retrouvées dans leurs estomacs (Figure VI.6). Tout d'abord nous pouvons souligner la faible précision taxonomique avec laquelle les proies ont pu être décrites (voir les catégories non identifiées « ? » sur la Figure VI.6). Cette faible précision est imputable au stade de digestion souvent avancé des restes stomacaux ainsi qu'à l'identité des proies profondes,

généralement très peu connue. Effectivement, parmi les proies identifiées jusqu'au genre ou à l'espèce se trouvent des organismes décrits seulement très récemment à La Réunion, notamment au cours de l'éruption volcanique de 2007. Durant cette éruption, des coulées de lave ont atteint la mer et plongé dans les profondeurs, causant la mort d'organismes qui ont pu être récoltés en surface. Cet évènement exceptionnel a permis la description de plusieurs espèces endémiques, dont le *Symphisanodon pitiondelafournaisei* (Quero, Spitz & Vayne 2009), ainsi que de confirmer la présence d'organismes connus mais jamais reportés à La Réunion, tels que les Myctophidae et Trachichtyidae (Durville *et al.* 2009a). Le manque d'éléments de référence pour identifier les proies retrouvées dans les estomacs de poissons profonds a réduit la précision de leur détermination taxonomique. Il est par ailleurs probable que certaines proies n'appartiennent à aucune espèce connue, cependant leur état de décomposition n'a pas permis la description univoque de nouvelles espèces.

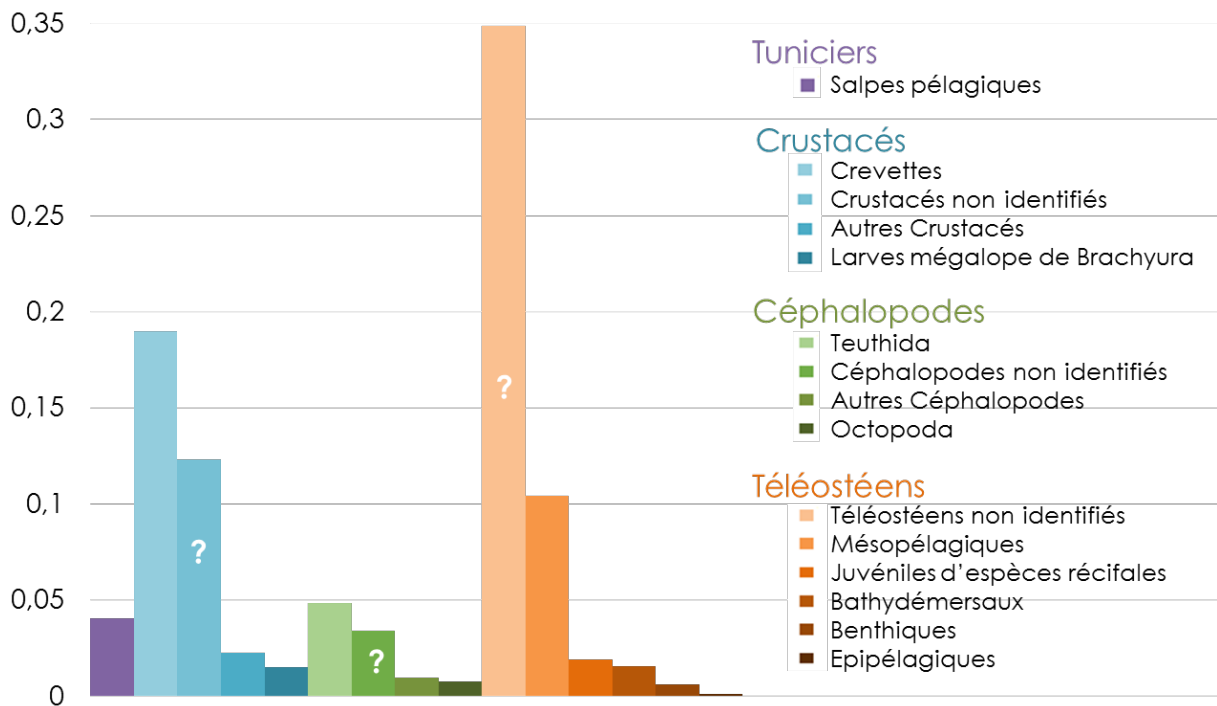


Figure IV.6 : Composition de la communauté de proies consommées par les huit espèces démersales profondes capturées entre 100 et 600 m de fond autour de l'île de La Réunion. Les proportions sont exprimées en nombre de proies.

Les proies identifiées (poisson de la famille des Myctophidae, calmars ou encore zooplancton gélatineux de la classe des Thaliacea) correspondent à des organismes composants ce qui est appelé « couche profonde de dispersion à migration verticale » (Fock *et al.* 2002; Benoit-Bird & Au 2006). Cette couche est une zone caractérisée par une forte concentration d'organismes qui renvoient des échos au sonar. Découverte durant la deuxième guerre mondiale

par les navires anti-sous-marins, la description des organismes responsables de cette réverbération d'ondes sonars s'est faite plus tard, durant les années 1960 et 1970 (Barham 1966; Tont 1975). Généralement détectés autour de 400 m de fond la journée, les organismes composant cette couche migrent verticalement la nuit, parfois jusqu'en surface (Barham 1966). Les raisons de ces mouvements nycthémeraux sont mal maîtrisées et plusieurs hypothèses non exclusives ont été proposées, dont l'évitement de prédation visuelle la journée et l'alimentation sur le phytoplancton de surface la nuit, le transport par les courants profonds plus rapide, la conservation d'énergie durant la journée ou encore l'évitement des dommages causés par les U.V. de surface (Lampert 1989). En se nourrissant en surface puis en digérant en profondeur, ces organismes pourraient significativement participer au transfert du carbone vers les couches profondes de l'océan, phénomène appelé « pompe biologique » (Choy *et al.* 2015). Cette communauté d'organismes mésopélagiques présente des variations régionales de composition taxonomique, d'abondance et de diversité (Reid *et al.* 1991; Benoit-Bird & Au 2006). Particulièrement abondante autour des îles et monts sous-marins, ces organismes y engagent des migrations à la fois verticales et horizontales, se rapprochant de la surface et de la côte durant la nuit (Benoit-Bird & Au 2006 ; Figure VI.7). Les organismes démersaux pourraient ainsi profiter des mouvements journaliers de ces organismes mésopélagiques le long des pentes de l'île pour s'en nourrir et ainsi dépendre indirectement de la production primaire de surface tout en restant dans un milieu de vie profond et proche du substrat (Fock *et al.* 2002). Alternativement, des organismes démersaux pourraient suivre les mouvements de ces proies en engageant les mêmes mouvements. Ce deuxième cas de figure semble correspondre au zambas (*Eumegistus illistris*), qui est plus facilement capturable les nuits sans lune d'après les pêcheurs du programme (Y. Aumond, com. pers.).

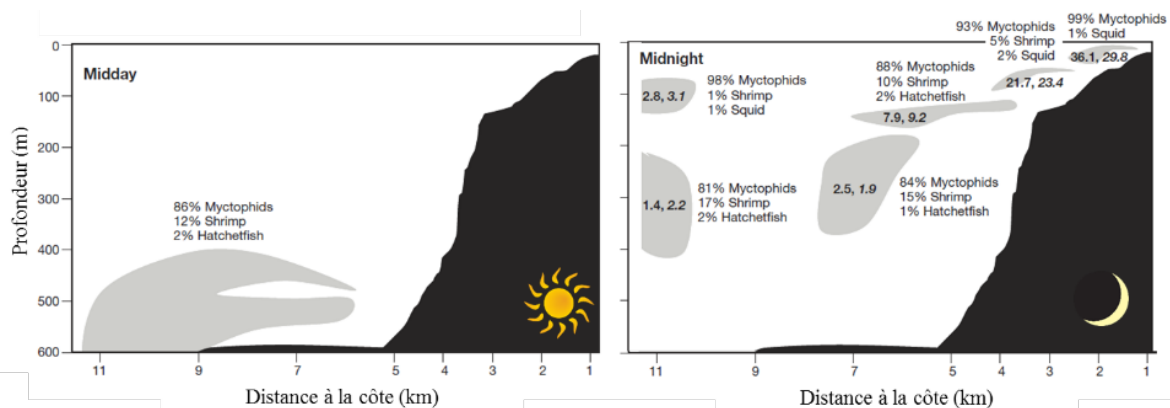


Figure VI.7 : Variation de la distribution verticale et horizontale de la couche mésopélagique le long des pentes de la côte ouest d'Oahu (Hawaï) entre le milieu de journée (à gauche) et le milieu de la nuit (à droite). Les pourcentages correspondent à la composition taxonomique de chaque patch déterminée par des caméras immergées. Les chiffres indiqués sur la moitié droite indiquent les densités d'individus par mètre cube mesurées par acoustique (en lettres droites) et par système vidéo (en italique). Source : Benoit-Bird & Au 2006.

6.2. Chevauchement trophique atténué par une séparation bathymétrique

Les organismes composant la couche profonde de dispersion à migration verticale étant la principale source de nourriture des démersaux profonds, les huit espèces étudiées ici présentent globalement des chevauchements alimentaires importants. Des différences sont perceptibles, mais beaucoup moins marquées que celles identifiées chez les espèces de surface (comparaison des Figures V.6 et VI.6). Effectivement les niches trophiques des espèces démersales profondes s'échelonnent sur un gradient régulier entre *Epinephelus radiatus*, consommant 82 % de Crustacés, et *Squalus megalops*, consommant 68 % de Téléostéens (Figure VI.8). De plus, ces espèces se répartissent aussi par gamme de profondeur, limitant dans la plupart des cas la compétition entre des espèces aux régimes alimentaires semblables.

Beryx decadactylus et *E. radiatus* partagent une alimentation centrée sur les Crustacés, mais leurs gammes de profondeurs sont différentes : le mérrou de creux est capturé autour de 200 m de fond tandis que le béryx est pêché autour de 400 m de fond. De même le requin zépine (*S. megalops*) et les deux espèces du genre *Etelis* se nourrissent principalement de poissons mésopélagiques, dont majoritairement des poissons lanternes (famille des Myctophidae), mais ne se retrouvent en moyenne pas aux mêmes profondeurs. Entre ces deux groupes d'espèces se trouvent celles aux régimes alimentaires équilibrés entre deux (*Pristipomoides multidentis*), trois (*Eumegistus illustris*) ou quatre grandes catégories de proies (*P. argyrogrammicus*) (Figure VI.8). Bien que ce type de gradient trophique ait été renseigné chez des espèces abyssales (Iken *et al.* 2001), il tranche avec les différences nettes documentées à Hawaï entre les *Etelis* spp quasi exclusivement piscivores, et les *Pristipomoides* spp quasi exclusivement zooplanctonivores (Haight 1993).

Le vivaneau cerf-volant (*P. argyrogrammicus*) présente le régime alimentaire le plus diversifié des huit espèces étudiées, notamment différencié par sa consommation de zooplancton gélatineux (15 % Tuniciers pélagiques appelés salpes). De plus cette espèce est la seule dont les captures ont augmenté depuis 2000 (Roos *et al.* 2015). Ses traits d'histoire de vie sont caractéristiques d'une stratégie démographique de type r (forte fécondité, maturité précoce) tranchant avec celles des autres espèces profondes au développement plutôt lent (Simpfendorfer & Kyne 2009). Ces caractéristiques démographiques rendraient cette espèce plus résistante que les autres espèces étudiées à des taux d'exploitation élevés, expliquant probablement en partie son augmentation dans les captures. Il est possible que son régime

alimentaire ubiquiste participe à son développement au sein de la communauté de poissons démersaux autour de La Réunion.

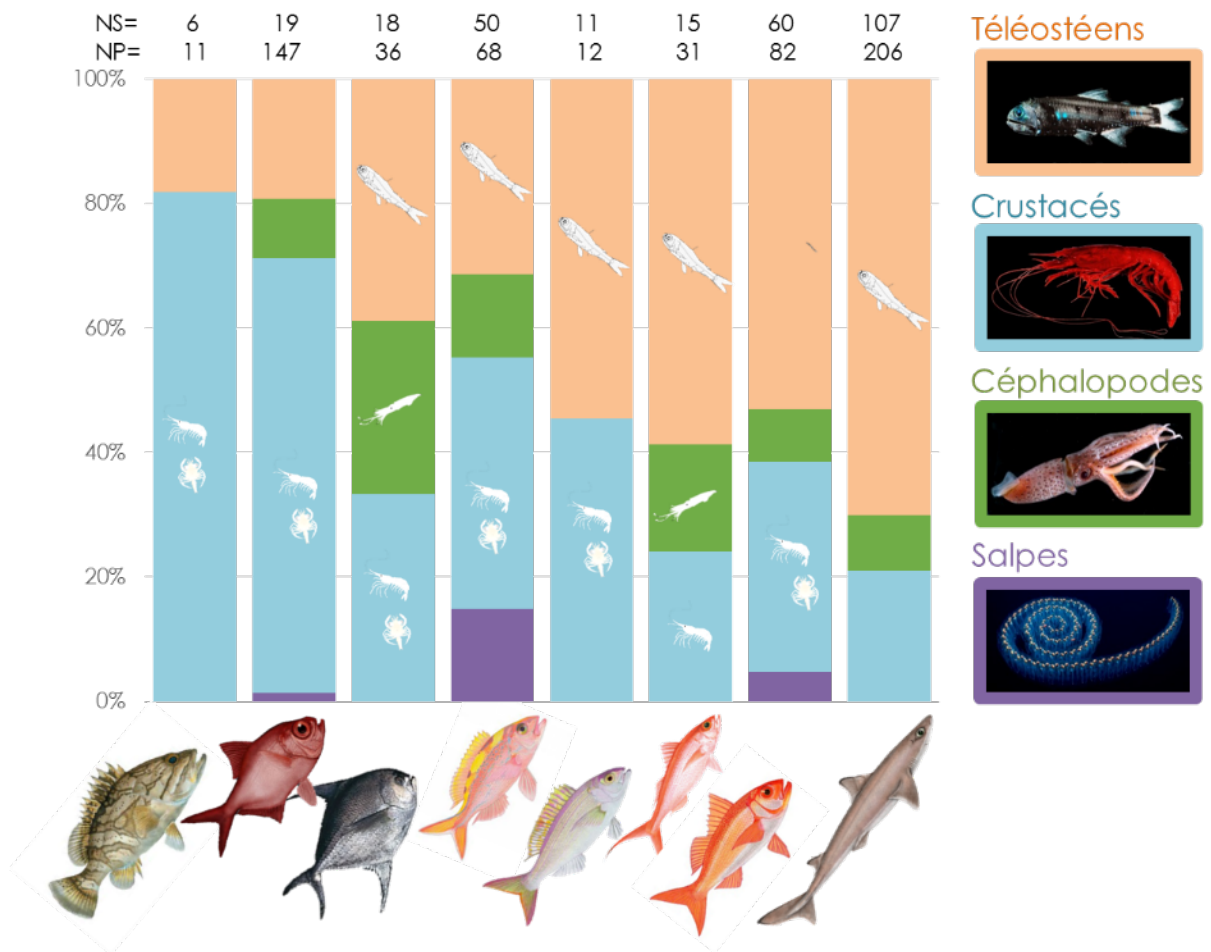


Figure VI.8 : Composition des contenus stomacaux des huit espèces de prédateurs démersaux profonds capturés entre 100 et 600 m de fond, exprimée en abondance numérique de proies constituant des groupes fonctionnels. Les espèces de prédateurs sont classées de gauche à droite dans l'ordre suivant : *Epinephelus radiatus*, *Beryx decadactylus*, *Eumegistus illustris*, *Pristipomoides argyrogrammicus*, *P. multidentis*, *Etelis coruscans*, *E. carbunculus* et *Squalus megalops*. Le nombre d'estomacs contenant de la nourriture (NS) ainsi que le nombre de proies retrouvées (NP) sont indiqués au-dessus de la composition du régime alimentaire de chaque prédateur.

6.3. Importantes variations intra-spécifiques

Une manière de représenter les niches alimentaires à l'échelle intra-spécifique est d'utiliser les diagrammes de Costello (Amundsen, Gabler & Staldvik 1996). Ceux-ci consistent à projeter les groupes de proies selon leur fréquence d'occurrence et leur abondance spécifique (*i.e.* leur importance uniquement dans les estomacs qui la contiennent). Le découpage de ces graphiques permet une représentation de l'étendue de la niche trophique d'une espèce (selon la répartition des proies dans les quarts bas – gauche et haut – droit) et de sa répartition entre les différents individus (selon la répartition des proies dans les quarts bas – droit et haut – gauche) (Figure

VI.9 A).

L'exemple du requin zépine illustre celui d'une espèce dont le régime alimentaire est composé d'une proie dominante (les poissons mésopélagiques en l'occurrence) (Figure VI.9 B). Les catégories de proies (regroupées en groupes fonctionnels) des autres espèces sont majoritairement placées dans le quart haut – gauche de leurs diagrammes de Costello (Figure VI.9 CDE). Ainsi ces proies ont été retrouvées dans une faible proportion d'estomacs (donc chez peu d'individus) et elles constituent une large proportion du contenu des estomacs dans lesquels elles ont été retrouvées. Ceci indiquerait que les populations de ces espèces profondes seraient constituées d'individus spécialisés sur des proies différentes (à l'instar du requin bouledogue, voir Chapitre IV). Compte tenu des biais importants (notamment le faible nombre de proies par estomac pour l'ensemble des espèces), cette interprétation correspond à une première tendance et non à un résultat statistiquement robuste.

Les sources de variations inter-individuelles peuvent être d'ordre biologiques (*e.g.* individus de sexe différent) et/ou environnementales (*e.g.* individus capturés à des périodes différentes). Les effets de la taille et de la profondeur de capture sur les ratios isotopiques ainsi que sur les contenus stomacaux ont commencé à être explorés dans cet article et seront approfondis (avec l'inclusion d'autres variables et techniques analytiques) dans le prochain chapitre.

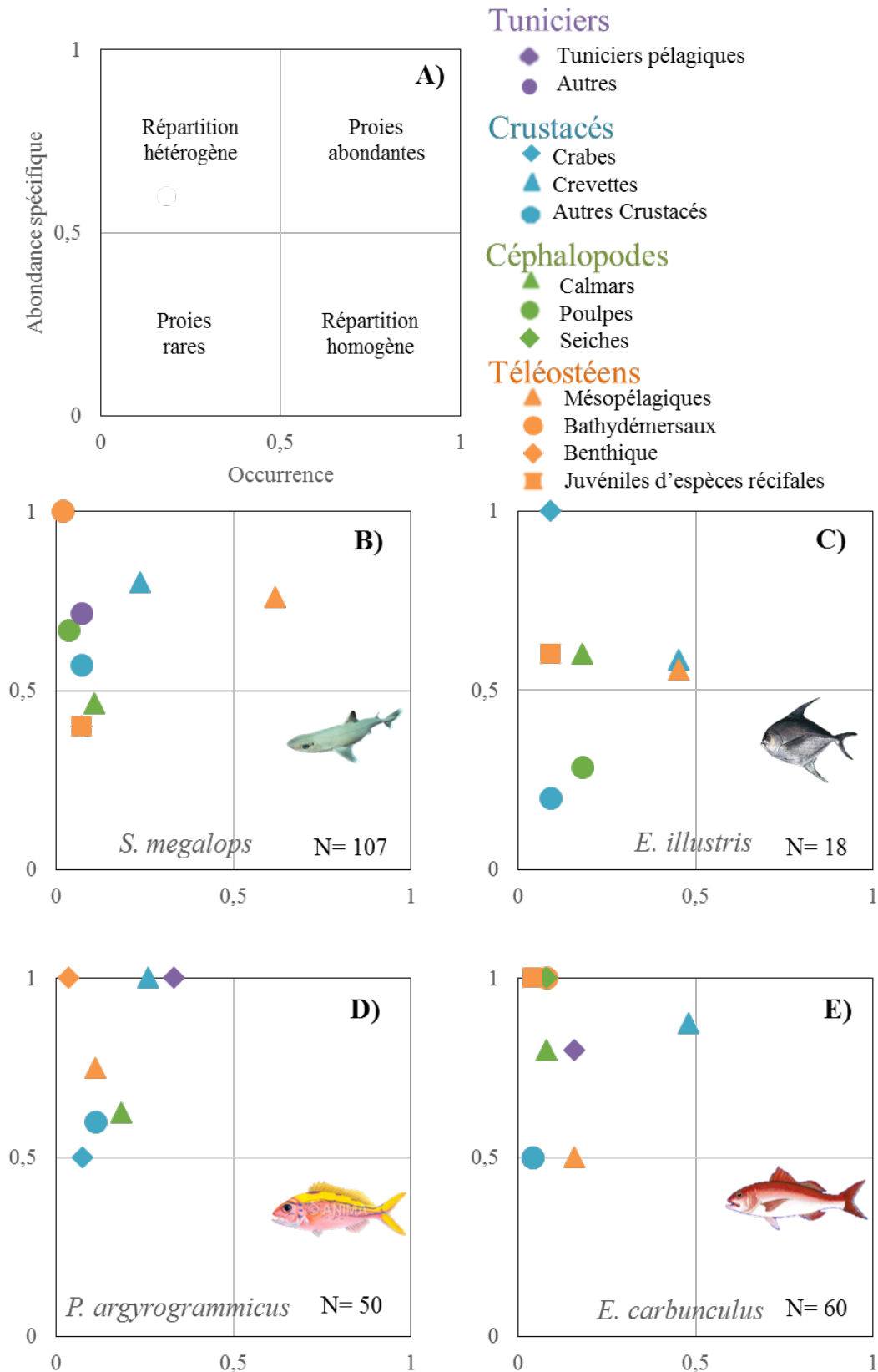


Figure VI.9 : Diagrammes de Costello appliqués aux démersaux profonds. **A)** Principe général d'analyse. L'abondance spécifique correspond à l'importance (en nombre) d'une catégorie de proie dans les estomacs qui la contiennent. L'occurrence correspond à la proportion d'estomacs contenant une catégorie de proie. Exemples pour quatre espèces profondes : **B)** le requin zépine *Squalus megalops*; **C)** le zambas *Eumegistus illustris*; **D)** le vivaneau cerf-volant *Prispomoides argyrogrammicus* ; et **E)** le vivaneau rouge *Etelis carbunculus*. Les proies ont été regroupées en groupes fonctionnels définis dans la légende.

Chapitre VII Comparaison des facteurs structurant les deux communautés de prédateurs étudiées

Trystram, C.¹, Roos, D.², Guyomard, D.³, & Jaquemet, S.¹ (2015). Mechanisms of trophic partitioning within two fish communities associated with a tropical oceanic island. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, **14**(1&2), 93-111.

¹ : UMR 9220 ENTROPIE (Université de La Réunion-IRD-CNRS), Avenue René Cassin CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, Ile de La Réunion, FRANCE.

² : Ifremer Délégation Océan Indien, Rue Jean Bertho - BP 60 - 97822 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, FRANCE

³ : Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins, 47 rue Evariste de Parny, 97827 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, France

1. Introduction

In the actual context of increasing demand for marine-derived food (Msangi *et al.* 2013), fisheries have extended both down the marine food web (decrease in the mean trophic level – TL – of catches of $0.1 \text{ TL.decade}^{-1}$, Pauly *et al.* 1998) and into depth (increase in the mean depth of fishing of $62.5 \text{ m.decade}^{-1}$, Watson & Morato 2013). This rapid development of fisheries led to drastic declines of numerous fish stocks, with 58% of known stocks being overfished or already collapsed (Froese *et al.* 2012). Moreover, fisheries can extend their effects beyond targeted species by affecting habitats or non-target species, fish communities and thereby changing the structure and functioning of ecosystems (Jackson *et al.* 2001; Hsieh *et al.* 2006; Myers *et al.* 2007). In order to understand the impacts of fisheries on ecosystems, it is nowadays admitted that the implementation of model-based ecosystem fisheries management are necessary (Garcia *et al.* 2003; Pikitch *et al.* 2004; Cury *et al.* 2008). Such models are useful to evaluate and predict the impacts of resource overexploitation and climate change on ecosystems and to propose measures to make fisheries more sustainable.

Prior to the development of such models, information on biological interactions, energy transfer, consumption and production at the different trophic levels are required (Pauly *et al.* 2002; Christensen & Walters 2004), but such information is usually lacking. Particularly, the influence of biotic and abiotic parameters on trophic habits still requires clarifications. Predator species, ontogeny and distance to shore have been demonstrated to have significant influence on predator's diet and communities structure (Haight 1993; Lowe *et al.* 1996; Jaquemet, Potier & Ménard 2011; Allain *et al.* 2012). Nevertheless, some regional or temporal diet variations suggest various degrees of dietary specialisation according to parameters that remain undetermined for many species, including both oceanic (for example *Coryphaena hippurus* and *Thunnus albacares*, Buckley & Miller 1994; Taquet 2004; Graham *et al.* 2007; Tripp-Valdez, Galván-Magaña & Ortega-García 2010) and deep-water predators (for example *Beryx decadactylus* and *Etelis coruscans*, Haight 1993; Dürr & González 2002, chapter VI).

The present study aims to investigate the drivers of diet variability in communities of predatory fish. For this purpose, we analysed the trophic ecology of several species in two exploited communities of fish around Reunion Island. This small volcanic island located in the Western Indian Ocean has a limited island shelf that naturally enhances the connectivity between coastal, oceanic and deep-water ecosystems. In recent years, it was reported a significant decrease in the landings of both epipelagic and deep-water predatory fishes exploited

by the local artisanal fisheries (Fleury *et al.* 2012; Guyomard *et al.* 2012; Le Manach *et al.* 2015). Although they are economically important for the artisanal fishing sector, the knowledge on the ecology of these fish species remains very limited. Jaquemet, Potier & Ménard (2011) showed that off Reunion Island around anchored fish aggregating devices, yellowfin (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tuna feed upon diverse assemblages of coastal fish and crustacean larvae and juveniles. The trophic habits of eight deep-water species were very recently described around Reunion Island and reported a surprising diversity of dietary patterns among species (chapter VI). The factors driving these diet variations among deep-water fishes remain unclear while individual length within each species appeared to affect dietary pattern, as both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ increased with length (chapter VI).

The present study investigated the effects of multiple exploratory variables (depth, fishing zone and month, species, length, sex and maturity) on stomach content composition and stable isotopes ratios of the two communities. Carbon and nitrogen stable isotopes ratios measured in fish muscle give long-term information on the organic matter sources they depend upon and their trophic level respectively (Peterson & Fry 1987).

2. Materials and Methods

2.1. Sampling

2.1.1. Study area.

The study was conducted off Reunion Island, a small (60 km diameter) oceanic island of volcanic origins, situated in the southwestern Indian Ocean (Figure VII.1). The mountainous central part of the island (3070 m maximum) provides a clear distinction between the wet windward east coast and the dry leeward west coast, where a small discontinuous fringing coral reef has developed. The island's volcanic cone topography results in steep slopes up to 60° and a limited shallow island shelf (maximum 5 km wide) that lead to offshore ecosystems directly adjacent to coastal ecosystems. As such, physico-chemical gradients in the vicinity of the island are strong and most likely represent major structuring factors for ecological communities.

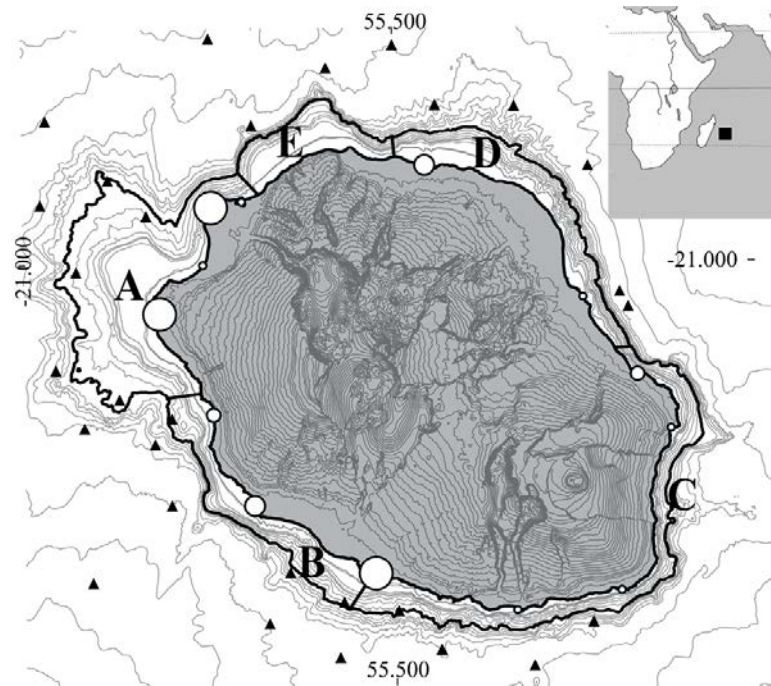


Figure VII.1: Map of Reunion Island representing deep-water fish fishing zones in bold letter limited by the 600 m isobaths and anchored fishing aggregating devices in black triangle. White circles represent harbors with size proportional to the number of fishermen, from 2 (smallest circles) to 42 (largest circles).

2.1.2. Biological models.

The study focused on eight deep-water and eight epipelagic fish species. Deep-water species were sampled during a campaign of stock assessment whereas six of the eight epipelagic species were caught by local fishermen in the vicinity of anchored fishing aggregative devices (aFAD) and two coastal shark species were caught during culling programs coordinated by local authorities to control species involved in shark attacks along the shore. The deep-water species considered were the red bream (*Beryx decadactylus*), the oblique-banded grouper (*Epinephelus radiatus*), the deep-sea red snapper (*Etelis carbunculus*), the deep-sea long-tail red snapper (*E. coruscans*), the brilliant pomfret (*Eumegistus illustris*), the ornate jobfish (*Pristipomoides argyrogrammicus*), the goldbanded jobfish (*P. multidentis*) and the shortnose spurdog (*Squalus megalops*), which represented 64% of the 2680 fishes collected during the sampling campaign. Epipelagic species considered were the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), the wahoo (*Acanthocybium solandri*), the great barracuda (*Sphyraena barracuda*) and the giant trevally (*Caranx ignobilis*), which constitute ~90% of the artisanal fishery landings in La Reunion (SIH 2013). Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) and bull shark (*Carcharhinus leucas*) are no more targeted by artisanal fishermen for over 15 years (Le Manach *et al.* 2015) therefore samples were collected during specific culling programs.

2.1.3. Sample collection.

Epipelagic fishes were sampled between January 2012 and December 2014 off the west coast whereas deep-water fishes were sampled all around the island between April and December 2014 at depth ranging from 100 m to 600 m. Each fresh fish was weighted and measured (total length) on board. Deep-water fishes were kept entire in coolbox and then stored at -20°C in laboratory. In laboratory, each fish was dissected to collect the gut contents and to sample dorsal white muscle for stable isotopes analysis. Moreover, the sex and sexual maturity of deep-water fish were determined. The maturity was determined based on gonad dissection and translating into a qualitative variable with six modalities (from 0, juveniles, to 5, spawning adult). Epipelagic fishes were gutted on board by the fishermen. Their stomachs were stored in coolbox in labelled plastic bags and a piece of white dorsal muscle was collected for the stable isotopes ratio measurements. All samples were then stored in laboratory at -20°C until further analyses. Finally, sharks were dissected in a cold room, the stomach contents and a piece of dorsal muscle were kept and stored in at -20°C in laboratory.

2.2. Laboratory processing

2.2.1. Prey identification.

In laboratory, stomach content samples were thawed and weighed. Prey items found were counted, weighted to an accuracy of 0.01 g and identified to the lowest possible taxonomic level using identification keys adapted to taxonomic groups and/or to anatomical parts (cephalopod beaks, teleosts, otoliths, etc) (Clarke 1986; Smith & Heemstra 1986; Smale, Watson & Hecht 1995) and then compared to Reunion species lists (Letourneur *et al.* 2004; Durville *et al.* 2009a; Poupin 2009) and to our own collection. Given the difficulties to identify digested preys, they were pooled in functional groups for some analysis (Tableau VI.1 and VII.1). Prey importance found in stomach was expressed as the relative numerical abundance.

2.2.2. Stable isotopes measurement.

Frozen fish white dorsal muscle samples were freeze-dried at <0.5 mBar and <-40 °C for 48h using a Labconco freeze-drier coupled with a Vacuubrand 2.5 pump, then ground into a fine and homogeneous powder using an automated Retsch MM301 grinder. Fish low C/N ratio (<3.5) suggested low lipid contents, which reduces the need to perform lipid extraction or analytical corrections (Post *et al.* 2007). For tropical tuna, Sardenne *et al.* (2015) showed that the white muscles were poor in lipids and consequently no lipid extraction was necessary. We

assumed that the same was true for other associated large epipelagic species. For deep-water shark *S. megalops*, which could be enriched in urea, De Lecea & De Charmoy (2015) showed that all chemical treatments did not modify muscle isotopic ratios, and thus that treatments are not required for this species. Prior to stable isotope measurements, all samples were weighed (0.5 mg) and packed into tin capsules in duplicate. Isotopic composition and %C and %N content were measured at the National Stable Isotope Laboratory, GNS Science, Lower Hutt, New Zealand, the IsoEnvironmental, Rhodes University, Grahamstown, South-Africa, or at the Stable Isotope Facility, LIENSs laboratory, La Rochelle, France, using an isotope ratio mass spectrometer, interfaced to an elemental analyser in continuous-flow mode (EA-IRMS). Standard reference materials were used to ensure accuracy and precision between laboratories. Results were expressed in conventional delta notation (δ), defined as the part per thousand (‰), according to Peterson & Fry (1987).

2.3. Factors driving the diet composition

The potential effects of explanatory variables (described in Table 1) on the prey composition (expressed in term of functional group, Table S1) in the predators' diet were investigated using the classification and regression tree (CART) approach (Breiman *et al.* 1984). This non-parametric method uses a partitioning algorithm to estimate a series of binary decision rules that divide the data into smaller homogeneous subgroups in an optimal way. All data are represented by a single node at the top of the tree. Then the tree is built by repeatedly splitting the data. Each split is defined by a simple rule based on a single explanatory variable. Splits are chosen to maximize the homogeneity of the resulting two nodes. However, the splitting procedure grows an overlarge tree with a very low predictive power. To keep the tree reasonably small (*i.e.* keep the predictive power high), a prune back procedure is applied. Following Kuhnert *et al.* (2012), we predicted the composition of prey (expressed in term of functional groups) consumed by the predators, given the explanatory variables. Undetermined prey were not taken into account in the analysis. Analyses were conducted using the 'rpart' package of the statistical open source R software.

2.4. Trophic structure of the communities

Epipelagic and deep-water community-wide aspects of the trophic structure were compared using Layman's metrics (Layman *et al.* 2007) based on carbon and nitrogen stable isotope ratios

and calculated using each species isotopic averages as measurement units.

The degrees of trophic level diversity and basal resources diversity of the food web were assessed with the $\delta^{15}\text{N}$ (NR) and $\delta^{13}\text{C}$ (CR) range of values respectively. The isotopic niche occupied by each community was represented by the area of the smallest convex hull (TA) including all species of each community in the isotopic space ($\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ bi-plot). The mean distance to centroid (CD), calculated as the mean Euclidian distance between each species isotopic values and the mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of the community, was used as a proxy of the global degree of trophic diversity. Mean nearest neighbour distance (MNND) and its standard deviation (SDNND) among all species pairs are measures of species packing and its evenness within trophic niche. Small MNND express a high trophic redundancy among species composing each community.

2.5. Factors driving the isotopic composition of white muscles

The potential effects of explanatory variables on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Tableau VIII.1) were investigated using linear models followed by ANOVA. This procedure allowed identifying explanatory variables that significantly affect $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios. For these variables univariate procedures were used to explore the direction and amplitude of each effect.

Data were first tested for normality and homoscedasticity using a Jarque-Bera test (Thadewald & Bünin 2007) and a Levene test respectively. For qualitative variables statistical differences between two modalities were tested using either a Student t test or a Mann-Whitney U test depending on the normality and homoscedasticity of the data. Statistical differences between more than two modalities were tested using either one-way variance analysis (ANOVA) test (followed by Tukey's multiple comparison), or Kruskal-Wallis H test, followed by multiple pairwise comparison using kruskalmc procedure, depending on the normality and homoscedasticity. Monotonic direction (increasing or decreasing) and amplitude effects of quantitative variables on stable isotopic ratios were tested using either Pearson or Spearman ρ correlation test depending on variables normality and homoscedasticity.

Statistical significance was established at 5% for all statistical tests. All statistics were performed using R.

Tableau VII.1: Description of observed and exploratory variables used in this study.

	Specificity	Name	Description	Unity	Type
Observed variables	All species	$\delta^{13}\text{C}$	Chemical tracer of organic matter sources	‰	quantitative
		$\delta^{15}\text{N}$	Chemical proxy of trophic level	‰	quantitative
		Stomach composition	Identity of each single prey	Ecological functioning group	qualitative
Exploratory variables	All species	Species	Identity of each predator	Species (16 modalities)	qualitative
		TL	Total length	cm	quantitative
		Month	Sampling month	Month (12 modalities)	qualitative
		Zone	Sampling zone		qualitative
	Deep-water	Depth	Sampling depth	m	quantitative
		Sex	Gender of predatory fishes	3 modalities (male, female, immature)	qualitative
		Maturity	Reproductive stage, from immature to spawning adult	6 modalities	qualitative
Epipelagic	DistShore	Sampling distance from shore	m	quantitative	

3. Results

3.1. Factors driving the diet composition

Classification tree applied on diets composition expressed in terms of prey functional groups presented very different pictures for deep-water fish and for epipelagic fish (Figure VII.2). Indeed, among all exploratory variables depth, location (zone) and the fish species had significant influence on deep-water fish's diet when only the identity of the predator allowed separating the epipelagic community in 3 homogeneous groups (Figure VII.2).

T. albacares and *K. pelamis* fed mostly on Stomatopoda (28%), Brachyura (megalopa stage, 21%) and squid (21%), *A. solandri* and *C. hippurus* fed on juvenile stage of reef-associated species (46%) and the four other species (*G. cuvier*, *C. leucas*, *C. ignobilis* and *S. barracuda*) fed on demersal coastal fish (29%) and squid (20%, Figure VII.2). For these species no effect of month, fishing zone, distance from shore, and predator length were detected on the diet composition. This result suggests that epipelagic predators partitioned available preys

between groups of specialised species while their feeding habits appeared homogeneous within each species.

On the other hand, CART analysis emphasized the importance of predator species, depth and fishing area on deep-water fish trophic habits, segregating the studied species in four groups. This analysis predicted a high dietary overlap between *B. decadactylus* and *E. radiatus* (feeding chiefly on Caridea, which composed 77% of their prey) on the one hand and between the six remaining species on the other hand (Figure VII.2). Indeed, only the fishing depth and area allowed to predicting the dietary habits of *S. megalops*, *E. illustris*, *E. carbunculus*, *E. coruscans*, *P. multidentis* and *P. argyrogrammicus*. Thus, all predators present in a given area and at a given depth would consume the same prey independently of the predator species. Above 345 m depth, all predator fed on shrimps (42%) all around Reunion Island whereas there was a distinction between the East and West coasts in the feeding habits of predator caught under 345 m depth. Under 345m on the East coast, all predators seem to rely mainly on mesopelagic prey (lantern fish – Mytophiliformes, 64%), whereas on the West coast, they fed on a mix of Caridea (36%) and mesopelagic prey (30%). The month, fish length, sex and maturity had no significant effect on the deep-water fish diet composition.

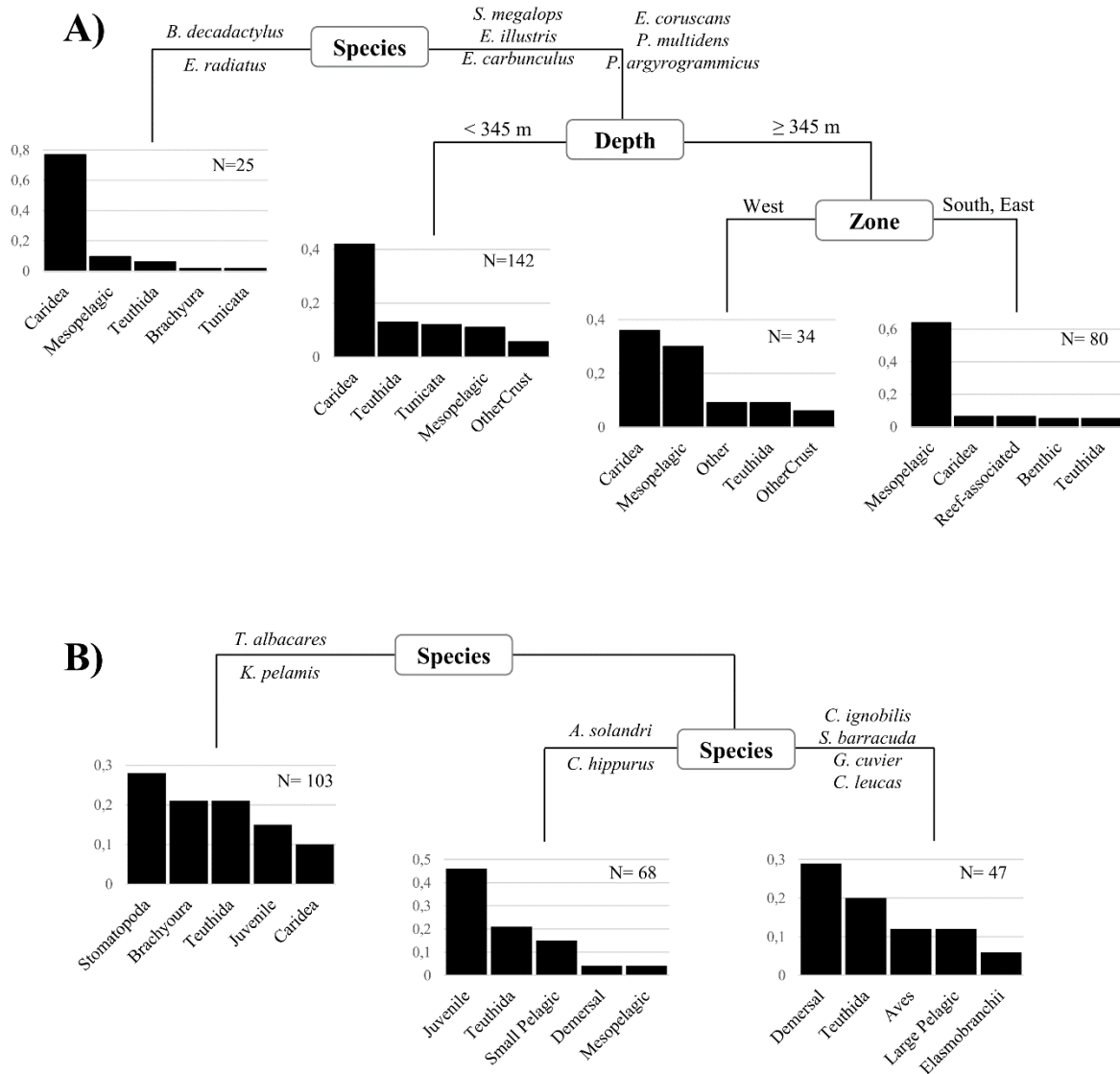


Figure VII.2: Pruned regression three predicting the diet composition of A) eight deep-water predators and B) eight epipelagic predators. The exploratory variables are synthetized in Tableau VII.1.

3.2. Structure of the community of deep-water and epipelagic fish

Stable isotopes based metrics of trophic structure were very similar between demersal and epipelagic fish communities (Tableau VII.2). Both communities exhibited similar degrees of trophic level diversity, basal resource diversity and isotopic niche (assessed by NR, CR and TA respectively Tableau VII.2, Figure VII.3). Their global degree of trophic diversity and species packing were not statistically different (assessed by CD and MNND respectively, Tableau VII.2). However, the epipelagic fish community exhibited a significantly lower species packing evenness (SDNND = 0.08) than the deep-water fish community (SDNND = 0.29, Fisher test:

$F^7_7 = 10,304$, $p=0.006$) (Tableau VII.2). To sum up, the two communities presented similar isotopic niches but a different species distribution within each niche, with epipelagic species being more evenly distributed than deep-water species (Figure VII.3).

Tableau VII.2: Layman's metric for the two studied fish communities

Metric	Demersal	Pelagic	Statistics
NR	1.85	1.8	
CR	1.31	2	
TA	1.5	1.7	
CD	0.63 ± 0.34	0.86 ± 0.38	$U = 20$, $p = 0.23$
MNND	0.48	0.49	$U = 32$, $p=0.98$
SDNND	0.29	0.08	$F^7_7 = 10,304$, $p=0.006$

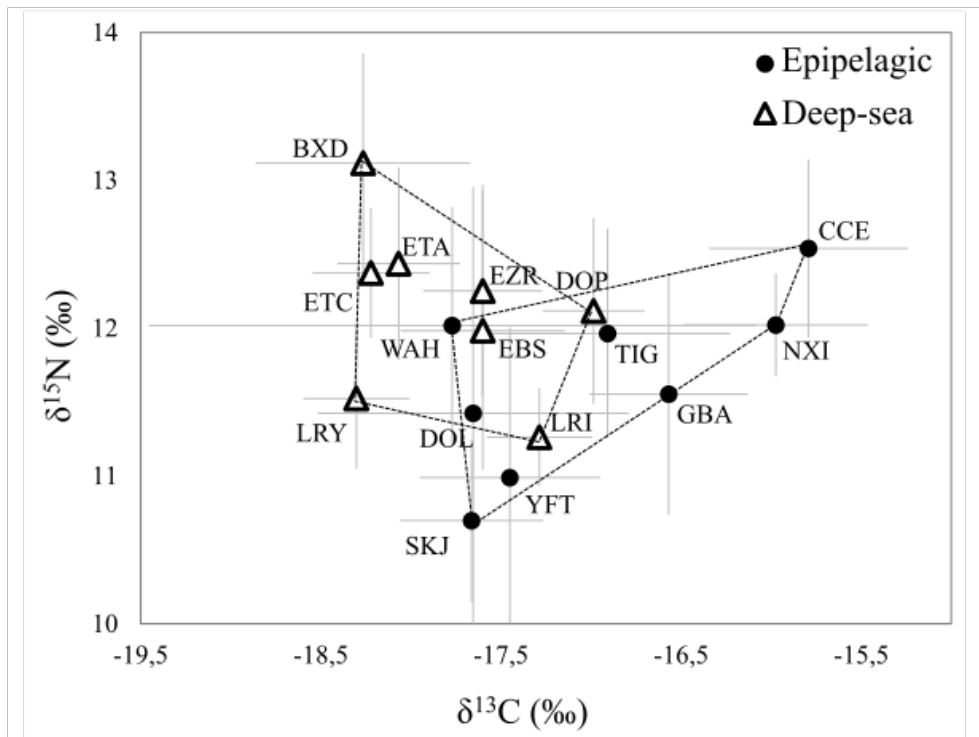


Figure VII.3: Isotopic structures of the deep-water and epipelagic studied fish communities. Deep-water species are: BXD, *Beryx decadactylus*; ETA, *Etelis coruscans*; ETC, *Etelis carbunculus*; LRY, *Pristipomoides argyrogrammicus*; LRI, *Pristipomoides multidentis*; EBS, *Eumegistrus illustris*; EZR, *Epinephelus radiatus* and DOP, *Squalus megalops*. Epipelagic species are: YFT, *Thunnus albacares*; SKJ, *Katsuwonus pelamis*; WAH, *Acanthocybium solandri*; DOL, *Coryphaena hippurus*; GBA, *Sphyrna barracuda*; NXI, *Caranx ignobilis*; TIG, *Galeocerdo cuvier* and CCE, *Carcharhinus leucas*.

3.3. Factors driving the isotopic composition of the species

While the models analysing the variance of the stable isotope ratios in fish were statistically significant for both communities (all models $p < 0.001$), it explained more of the variance for deep-water fish (explaining 74% of $\delta^{13}\text{C}$ variability and 70% of $\delta^{15}\text{N}$ variability, Tableau VII.3)

than for epipelagic fish (explaining 34% of $\delta^{13}\text{C}$ variability and 25% of $\delta^{15}\text{N}$ variability, Tableau VII.4). Among the five considered variables only the species identity affects significantly the isotopic ratios for the epipelagic fishes (Tableau VII.4) while six and seven of the nine exploratory variables (seven main variables and two interaction terms) significantly influenced the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratio in deep-water fishes respectively (Tableau VII.3).

Tableau VII.3: Results of an ANOVA applied on linear models assessing the effect of exploratory variables on the stable isotopic ratios of the deep-water fish species.

	Df	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
		Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Depth	1	0.004	0.004	0.04	0.84	20.00	20.00	88.23	< 0.001 ***
TL	1	57.49	57.49	597.77	< 0.001 ***	12.44	12.44	54.87	< 0.001 ***
Zone	4	5.99	1.50	15.56	< 0.001 ***	38.05	9.51	41.97	< 0.001 ***
Species	7	50.79	7.26	75.45	< 0.001 ***	112.19	16.03	70.72	< 0.001 ***
Month	1	0.09	0.09	0.95	0.33	0.02	0.02	0.075	0.78
Sex	2	0.17	0.08	0.86	0.42	3.90	1.95	8.60	< 0.001 ***
Maturity	4	2.43	0.61	6.32	< 0.001 ***	17.31	4.33	19.10	< 0.001 ***
TL*species	7	4.32	0.62	7.29	< 0.001 ***	19.92	2.85	15.42	< 0.001 ***
Area*species	18	3.46	0.19	2.27	0.002 **	4.97	0.28	1.49	0.08
Residuals	467	39.54	0.08			86.61	0.19		
P-val model				< 0.001 ***				< 0.001 ***	
R ²				74%				70%	

The average $\delta^{13}\text{C}$ values in epipelagic fishes ranged from -17.7 to -15.8 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 10.7 to 12.5 ‰ (Tableau V.2). Both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were significantly different between species (Kruskal-Wallis: $H_{df=7} = 129$, $p < 0.001$ and $H_{df=7} = 68$, $p < 0.001$). The highest and the lowest carbon and nitrogen values were found in *C. leucas* (-15.8 ± 0.6 ‰) and *K. pelamis* (-17.7 ± 0.4 ‰) respectively. The isotopic values of *C. leucas* were not significantly different from those of *C. ignobilis* ($\delta^{15}\text{N} = 12.5 \pm 0.6$ ‰ and 12.0 ± 0.3 ‰; $\delta^{13}\text{C} = -15.8 \pm 0.6$ ‰ and -16.0 ± 0.5 ‰ respectively) and were isotopically enriched compared to all other species. *K. pelamis* and *T. albacares* fed at the lowest trophic level ($\delta^{13}\text{N} = 10.7 \pm 0.5$ ‰ and 11.0 ± 1.0 ‰ respectively) but seemed to depend on similar carbon sources as *C. hippurus* and *A. solandri* ($\delta^{13}\text{C} = -17.7 \pm 0.4$, -17.5 ± 0.5 , -17.7 ± 0.9 and -17.7 ± 1.7 respectively). In fact, these four species were significantly ^{13}C -depleted compared to the four other epipelagic species. *G. cuvier* and *S. barracuda* had intermediate nitrogen and carbon isotope values ($\delta^{15}\text{N} = 12.0 \pm 0.7$ ‰ and 11.6 ± 0.8 ‰; $\delta^{13}\text{C} = -16.9 \pm 0.7$ ‰ and -16.6 ± 0.4 ‰ respectively).

Tableau VII.4: Results of an ANOVA applied on linear models assessing the effect of exploratory variables on the stable isotopic ratios of the epipelagic fish species.

	$\delta^{13}\text{C}$					$\delta^{15}\text{N}$				
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Species	7	67.168	9.5954	14.2740	<0.001***	46.446	6.6351	8.5721	<0.001***	
TL	1	0.837	0.8375	1.2458	0.27	0.289	0.2894	0.3739	0.54	
Month	1	0.109	0.1086	0.1615	0.69	4.550	4.5500	5.8783	0.02*	
Zone	19	10.992	0.5785	0.8606	0.63	13.615	0.7166	0.9257	0.55	
DistShore	1	1.850	1.8498	2.7518	0.10	1.835	1.8346	2.3702	0.12	
Residuals	141	94.784	0.6722			109.139	0.7740			
P-val model			< 0.001***					< 0.001***		
R ²			35%					25%		

For the deep-water species, the month had no effect on both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, and in addition the sex of the predator has not effect on $\delta^{13}\text{C}$ (Tableau VII.3). The stage of maturity of fish affected both $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis: $H_{df=5} = 52$, $p < 0.001$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($H_{df=5} = 99$, $p < 0.001$). Both isotopic tracers significantly increased with the fish maturity, from an average $\delta^{13}\text{C}$ of -18.3 ± 0.2 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ of 11.4 ± 0.6 ‰ for juveniles to an average $\delta^{13}\text{C}$ of -17.4 ± 0.6 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ of 12.7 ± 0.7 ‰ for spawning adults. The $\delta^{15}\text{N}$ significantly increased with depth (Spearman's rank correlation: $S=17404130$, $p < 0.001$, $\rho = 23$ %), from 11.1 ± 0.3 ‰ above 100 m to 12.9 ± 0.3 ‰ below 500 m whereas $\delta^{13}\text{C}$ values were not affected by depth ($S = 22369470$, $p = 0.79$, $\rho = 1.2$ %).

Finally, the fishing zone influenced significantly the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for *E. illustris* and *E. carbunculus* only (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.05$), with enrichment in heavy isotopes from West (zone A) to East (zone D, Figure VII.4).

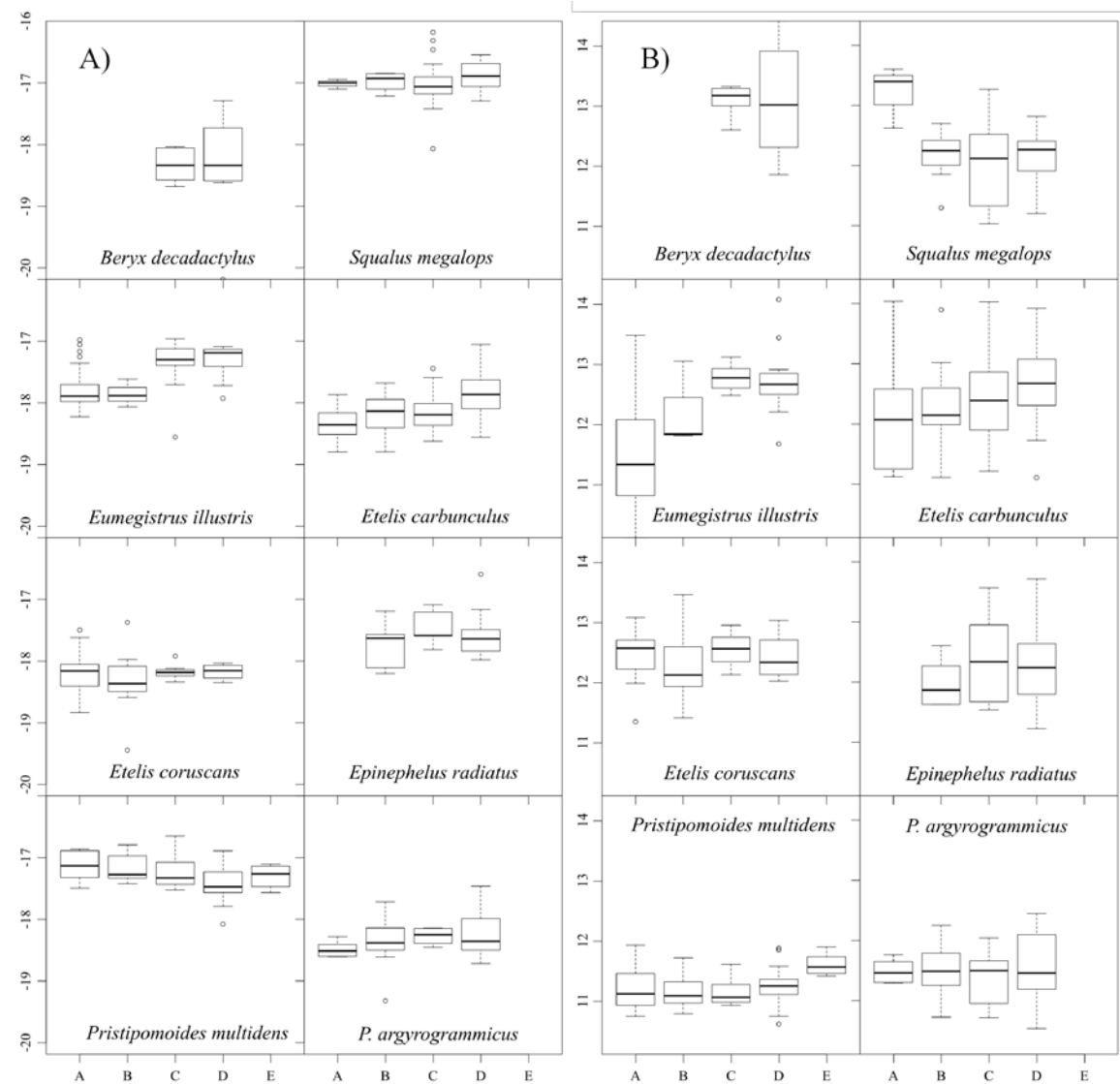


Figure VII.4: Variations of A) $\delta^{13}\text{C}$ and B) $\delta^{15}\text{N}$ with fishing zone (see Figure 1) of eight deep-water fish species

4. Discussion

In a context of a global raising concern about the sustainability of the fishing activity and the need to adopt an ecosystem-based management of the fisheries, improving our understanding of the factors driving variations in fish feeding habits is a crucial prerequisite. The novelty of the present study is to combine both stable isotopes and stomach contents to identify the factors that structure two fish communities in the same location. Our results demonstrated first an independence of both communities with very few common prey although the distribution of their catches are very close, and second a very different pattern of resources partitioning among each community, with the species feeding habits as a main drivers for the epipelagic fishes and the habitats for the deep-water fishes. Overall these results support our hypothesis that different factors structure the two communities, though they are spatially close.

One has to keep in mind that epipelagic fishes were sampled over a two-year period whereas deep-water fishes were sampled during nine months only, potentially affecting interpretations.

4.1. Trophic independence of epipelagic and deep-water fish communities

According to the analyses of the major functional groups of prey consumed by the studied species, the epipelagic and deep-water fish communities rely on different resources. Considering the geomorphology of the island, which leads to a strong proximity between coastal and oceanic ecosystems, one could expect a greater trophic similarity between these two communities. It seems that even at close distant from each other, they remain independent in their functioning. Interestingly, for both communities, the analyses of the isotopic niche suggested that they exploit a limited number of carbon sources, probably because these sources are limited in surface and in depth around Reunion Island.

The main preys found in surface predators were larval stage of Stomatopoda, juveniles of reef-associated species and coastal shallow benthic species, typical of surface waters, whereas the main prey found in deep-water predators were mesopelagic preys such as Myctophids and large shrimps. Some studies reported already a significant proportion of Myctophids consumed by surface predators such as *C. hippurus* (Cagriota *et al.* 2007), *A. solandri* (Iversen & Yoshida 1957), *T. albacares* and *K. pelamis* (Jaquemet, Potier & Ménard 2011) in different locations, including Reunion Island. Most Myctophids species belong to the sound-scattering layer community that engages vertical migrations to access at night the biomass produced in surface waters during the day. Close to seamounts or oceanic islands, this migrant layer can move horizontally in addition to the vertical movements, becoming available for surface coastal predators during the night (Benoit-Bird & Au 2006). In the present study, the high abundance of Myctophids in deep-water fishes and their absence in the stomach of surface predators could both reflect local particularities such as a deep thermocline (Manola *et al.* 2015), which could limits the vertical movements of mesopelagic preys, or be consequent of sampling bias (low sample size, sampling heterogeneous through time for some species). The timing in the foraging activity of the surface predators might also prevent the species to access to the vertically migrant Myctophids. Further investigations on the mesopelagic organisms' distribution, abundance and movement in relation with the structure of the water masses are required to understand the local availability of such prey to surface predators.

The observed difference between the two studied fish communities based on the diet composition was completed by a difference in the resources use among species. The surface community gathered in 3 dietary homogeneous groups based on predator species identity only, while within the deep-water community, the depth and the geographical location were also important factors explaining the trophic variability. In other words, for the epipelagic community, all individuals of a given species seem to present the same diet wherever and whenever they are caught and independently of their size. On the contrary, all deep-water predators caught in a given area (including depth) seem to consume the same prey independently of the species. The fact that such morphologically different species fed on the same prey in a given area likely reflect a low prey availability that would force fishes to exploit the same resources. This similarity in the diet is also observed in the isotopic space, where the distribution of the deep-water fishes is more packed than for the epipelagic species. Such an observation is in accordance with the fact that deep-water ecosystems are considered as highly food-limited (Iken *et al.* 2001). This segregation of the two communities can be related to the structure of the water masses. Indeed, in tropical areas, surface waters are usually well stratified, exhibiting a deep thermocline (Manola *et al.* 2015), as observed around Reunion Island, where the temperature is homogeneous in the first 100 meters before decreasing gradually from 24°C to 12°C at 500 meter depth (Leroy & Barbaroux 1980).

4.2. Factors structuring the surface and the deep-water fish communities

To explore the diet and stable isotopes variability between species within the epipelagic community, five exploratory variables were considered: predator species, total length, month, fishing zone and distance from shore. Among these variables, only the species was identified to have a statistically significant effect. The absence of effect from the other exploratory variables is quite surprising given the existing literature on their feeding ecology. Actually, both size and distance from shore were demonstrated as important factor for tuna's diet (Allain *et al.* 2012; Ménard *et al.* 2013), even in the Western Indian Ocean (Jaquemet, Potier & Ménard 2011). The studied species are highly mobile predators, meaning that the distance from the shore should not be a limiting factor for all of them in the context of the present study (most distant catch ~15km offshore). In addition, some of the species caught at the same place during the same periods exhibited differences in their diet composition and stable isotope ratios. This suggests that the trophic segregation among species is mostly driven by intrinsic factors rather

than environmental ones. The swimming characteristics, the diving capability, the prey detection and catching ability are likely major structuring factors for this community of epipelagic predators. In this community, the species seem rather specialized in their feeding habits, which could be a mechanism to reduce the competition for the resources, which are often considered as few abundant and patchy in tropical surface waters (Weimerskirch 2007). The presence of the coastal ecosystems of the island has also to be considered in the foraging behaviour of the large pelagic fish. Indeed Jaquemet, Potier & Ménard (2011), in a comparison of the diet of tuna caught in the vicinity of the island and far offshore, showed clear differences in the diet composition, with offshore tuna feeding more on deep prey species whereas tuna in the vicinity of the island feed mostly on coastal species, like in the present study. It seems that inshore-offshore transfers of organic matter is a key factor to fuel the epipelagic fish around Reunion Island.

The demersal fish diet variability was explored in the light of seven exploratory variables. For this community, fishing zone and depth had significant effect on individual stomach contents in addition to the species identity. Moreover, both intrinsic (predator species, total length, sex and maturity) and environmental (fishing zone and depth) factors affected the deep-water fish isotopic ratio. Both carbon and nitrogen isotopic ratios increased with individual length for all deep-water demersal fish species (chapter VI). These results are in accordance with previous studies on the diet and distribution of deep-water fishes around oceanic islands and seamounts, which reported a high habitat-dependence and trophic shifts associated with the length of the individuals (Fock *et al.* 2002; Misa *et al.* 2013). The feeding of these species is highly constraint by the abiotic conditions, which limit the prey availability. In these conditions, it is not surprising that variables characterising the habitat shape the structure of the community of deep-water fishes. Their main feeding opportunity seems the interception of mesopelagic organisms that undertake diel migration to feed in the upper layers of the water column. These results supported the sound scattering layer interception hypothesis for the deep-water fish diet (Fock *et al.* 2002; chapter VI). The depth and other abiotic conditions act on these migrating organisms, render them more or less available for the fish. The effects of sex and length on the stable isotope ratios suggest ontogenetic changes in the trophic ecology and differences related to the reproduction. All these mechanisms could reveal adaptations of the species to the limited resources, with an overall strategy toward a reduction of the overlap between the diet of the different species and stages of development.

The difference observed in the stomach contents according to the depth of fishing and between the West and East coasts could reflect differences in the distribution of mesopelagic organisms. Carid shrimps would be more abundant in the upper layer compared to Myctophids (see Figure VII.2 A). At first, this result seems surprising as it is in opposition with observations made in Hawaii, where Myctophids were more abundant in the upper layer. This difference can be explained by the fact that in this study fishes were caught mostly below 150m, a depth at which Myctophids are still abundant in Hawaii, but smaller than in upper layers (Benoit-Bird & Au 2006). In these conditions, feeding on large shrimps could be advantageous for the fish, as they could be easier to catch and could provide more energy. The difference between the West and East coasts follows the same pattern than with depth, suggesting that shrimps are more abundant on the West coast. This observation could be consequent of an island effect. Indeed Reunion Island lies in the path of the south-equatorial current (Pous *et al.* 2014). The obstruction of the island could create a sheltered zone behind the island, such as the situation described for Tome Island, where a complex flow pattern forms downstream the island (Bakun 2006). Upstream the island a local high in the sea surface topography is created, which would tend to accelerate the down-gradient flow skirting either side of the island obstruction, creating bands of swift flow downstream north and south of the island; these last features providing lateral torques that drive counter-rotating eddies behind the island, with upwelled waters in their core. As a consequence, on the West coast, the upwelled waters could raise deep waters and favour the presence of mesopelagic shrimps close to the surface, whereas the accumulation of water on the East coast would favour downwelling, which would lead to an increase of the upper layer the water column, which would render the Myctophids that migrate to the upper layers more accessible for the fishes (Benoit-Bird & Au 2006).

5. Conclusion

In this study, we propose that the factors underlying the trophic structure of two spatially closely-related communities of fish exploited by artisanal fishermen in Reunion Island are different. The community of surface predatory fishes exploits different functional groups of prey and this seems to be mostly related to intrinsic factors rather than being controlled by the environment. This specialization of the different species might be a response to both a low biomass and a high diversity of resources that the predators can exploit. On the other hand, the community of deep-water fishes seems to be mostly structured by environmental factors, which control the distribution of the prey in the water column, though it seems to have within-species

mechanisms to reduce the competition between sex and age classes. As a consequence, all species at a given depth exploit the same resources, while individuals of the same species do not necessary feed on the same prey in different habitats (*i.e.* depth). This situation is related to the fact that resources are rare below the euphotic zone and that the main feeding opportunity seems to be on the deep scattering layer, composed of mesopelagic prey that undergo diel vertical migrations. Interestingly, the two communities seem to function independently from each other, although both evolve in the vicinity of Reunion Island. This suggests that surface species do not dive deep to forage or deep-water species do not forage in the epipelagic zone, or the species in each community do not forage at the same time. This apparent independence of each community is counterbalanced however by the fact that all species rely mostly on the pelagic primary production of the euphotic zone. More precisely, the epipelagic community could primarily depend on inshore-offshore transfers of biomass, with exportation of coastal material in the oceanic realm and the deep-water community of exportation of surface material down the deep; all these transfers being effective through the movements of prey (passive drifting of fish larvae or active movement of mesopelagic micronektonic animals). Further investigations should be conducted to better understand the patterns of predators and prey distributions in space and time and the role of each species in the transfer of biomass and energy between ecosystems. The results presented in this study suggest that fisheries management should be very different for epipelagic and deep-water fishes. Epipelagic fisheries should be more species-centred (restriction by size or season for example for one particular species all around the island) whereas deep-water fisheries should be more habitat-centred (with restricted zone, deep marine protected area for example).

6. Les points à retenir

6.1. Dépendance des espèces profondes et épipélagiques à différentes ressources

La comparaison des proies consommées par les espèces épipélagiques et démersales profondes, décrites dans les Chapitres V et VI, montre une claire distinction des ressources exploitées par ces deux communautés. Les prédateurs de niveau trophique élevé de surface se nourrissent majoritairement de Crustacés (stade larvaire de Stomatopoda et Brachyura), de juvéniles d'espèces de poissons récifaux et de poissons côtiers. Les démersaux profonds, quant à eux, dépendent principalement des organismes formant la couche mésopélagique : poissons lanternes (famille des Myctophidae) et crevettes pélagiques (de grande taille relativement aux Crustacés retrouvés chez les espèces épipélagiques).

Cette dépendance à des ressources si différentes suggère l'existence d'une discontinuité écologique à petite échelle compte tenu de la proximité géographique entre ces communautés autour de La Réunion. En effet, les pentes abruptes de l'île favorisent le rapprochement d'espèces océaniques proche des côtes. En outre, la migration verticale de la couche mésopélagique la rend disponible aux prédateurs de surface, notamment à l'aube. Des Myctophidae ont ainsi régulièrement été retrouvés dans des estomacs de dorades coryphènes *Coryphaena hippurus* (Castriota *et al.* 2007), de thons bananes *Acanthocybium solandri* (Iversen & Yoshida 1957), de bonites *Katsuwonus pelamis* et de thons jaunes *Thunnus albacares* (Jaquemet, Potier & Ménard 2011). Le faible nombre d'observations de ces proies dans les estomacs des prédateurs de niveau trophique élevé épipélagiques étudiés ici peut s'expliquer par des caractéristiques hydrologiques particulières autour de La Réunion, avec une thermocline profonde, résultant d'une forte stratification de la colonne d'eau limitant les échanges entre des couches aux caractéristiques physico-chimiques différentes (Leroy & Barbaroux 1980; Manola *et al.* 2015) ; ou par un biais d'échantillonnage et d'analyse. En effet les périodes d'échantillonnage des espèces épipélagiques et profondes, bien que chevauchantes, ne sont pas exactement identiques et l'influence de l'heure de capture n'a pas été explorée.

6.2. Niche trophique de la communauté de surface séparée par espèces

Parmi les cinq variables exploratoires utilisées pour déterminer la répartition des ressources au sein de la communauté de poissons épipélagiques (l'espèce, la taille, le mois, la zone de pêche et la distance à la côte), seule l'espèce de prédateur a une influence statistiquement significative à la fois sur les valeurs isotopiques et l'identité des proies retrouvées dans leurs estomacs. L'analyse d'arbre de classification effectuée ici confirme l'analyse discriminante du Chapitre V sur le regroupement des huit espèces épipélagiques en trois guildes trophiques.

Les méthodes d'analyses utilisées dans ce chapitre ne montrent pas d'effets significatifs de la distance à la côte et de la taille des individus sur l'alimentation des thons jaune et bonites. Des analyses univariées ont cependant permis de détecter une diminution de la proportion de stades larvaires de *Brachyura* dans le régime alimentaire des thons jaune selon leur état de maturité sexuelle (juvéniles *versus* mature, voir chapitre V). De plus, ces deux paramètres ont été documentés comme ayant des effets importants sur l'alimentation de ces espèces, probablement en lien avec la composition de la communauté de proie (pour la distance à la côte) (Allain *et al.* 2012) et avec la taille d'ouverture de leur bouche (liée à la longueur des individus) (Ménard *et al.* 2006; Jaquemet, Potier & Ménard 2011). Cependant, la gamme de taille des thons jaunes étudiés au cours de cette thèse est plus restreinte que celles qui ont permis de mettre en évidence des modifications ontogénétiques chez cette espèce (Ménard *et al.* 2006; Jaquemet, Potier & Ménard 2011). De plus, l'échantillonnage issu de l'activité de petite pêche s'étend au maximum jusqu'à 15 km des côtes tandis que les modifications alimentaires dues à ce paramètre semble avoir lieu à de plus grandes échelles, autour de la centaine de kilomètres (Allain *et al.* 2012). Ainsi, l'apparente absence d'effets de la taille des individus ainsi que de la distance à la côte reflèterait des différences dans les stratégies d'échantillonnage.

6.3. Niche trophique de la communauté profonde séparée par habitats

Parmi les sept variables exploratoires utilisées pour décrire le régime alimentaire des démersaux profonds (l'espèce, la taille individuelle, le sexe, le stade de maturité, la profondeur de capture, la zone et le mois), seul le mois de capture n'influence pas significativement leurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. De plus les six variables restantes expliquent une grande part de la variabilité des

ratios isotopiques (74 % pour le $\delta^{13}\text{C}$ et 70 % pour le $\delta^{15}\text{N}$), indiquant que leurs compositions isotopiques dépendent à la fois de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Ces résultats concordent avec l'idée que les communautés profondes soient très structurées par l'habitat et par des variations ontogénétiques (Fitzpatrick *et al.* 2012; Misa *et al.* 2013). Il en va de même concernant leurs contenus stomacaux, bien que seules l'espèce de prédateur, la profondeur et la zone de capture montrent une influence importante par une analyse d'arbre de classification. En effet, contrairement aux isotopes stables, l'échantillonnage des contenus stomacaux est limité par leur dévagination au moment de la remontée, causée par l'expansion de la vessie natatoire. Pour certaines espèces, le nombre d'estomacs contenant des restes de nourriture est donc trop faible pour tester l'influence de l'ensemble des variables exploratoires utilisées (notamment le stade de maturité sexuelle, nécessitant un nombre suffisant d'observation à chaque stade).

Les résultats de l'arbre de classification montrent une distinction entre un groupe de deux espèces (le béryx *Beryx decadactylus* et le cabot de creux *Epinephelus radiatus*) et l'ensemble des six autres espèces (dont le requin zépine *Squalus megalops* et le vivaneau cerf-volant *Pristipomoides argyrogrammicus*). Pour ces six espèces, l'identité de leurs proies est prédite par la profondeur (sous ou au-dessus de 345 m) et la zone de capture (côte ouest *versus* côte sud et est). Ainsi, sans considérer le béryx et le cabot, l'ensemble des prédateurs de niveau trophique élevé pêchés dans une zone donnée se nourriraient-ils des mêmes proies, indépendamment de l'espèce. Le fait que des espèces aussi différentes morphologiquement que le requin zépine et le vivaneau cerf-volant puissent se nourrir des mêmes proies reflète probablement une faible équitabilité dans la disponibilité des ressources. La communauté de proies serait probablement composée de quelques espèces très abondantes ciblées par l'ensemble des prédateurs. De plus, il semblerait que la composition taxonomique de la communauté de proies soit hétérogène autour de l'île. Cette hétérogénéité (notamment entre l'est et l'ouest de l'île) pourrait être liée à des conditions courantologiques différentes. Cette hypothèse spéculative nécessiterait d'être approfondie par une étude sur la composition de la couche mésopélagique autour de La Réunion à l'aide de caméras immergées par exemple (Benoit-Bird & Au 2006).

6.4. Conclusion

Les résultats semblent indiquer que les espèces de surface et profondes devraient être gérées

de manière très différente dans le cadre de l'exploitation durable de leurs stocks. Une approche espèce-spécifique apparaîtrait plus adaptée à la gestion des espèces océaniques migratrices exploitées, telle que des restrictions sur certaines espèces (méthode de pêche, taille des captures) et/ou à certaines périodes par exemple. D'autre part, une approche habitat-spécifique serait plus adaptée à la conservation des espèces profondes exploitées, telle que la mise en place d'aires marines profondes qui ont montré leur efficacité à Hawaï, permettant un débordement de la ressource en dehors des zones protégées (Sackett *et al.* 2014).

PARTIE 3



DISCUSSION GENERALE : SYNTHÈSE, CONTRIBUTION ET PERSPECTIVES

Chapitre VIII Synthèse générale

Fermant les yeux, je cherchais à voir et à sentir ce qui transpirait de ces flèches rectilignes, de ces phrases sans saveur, de toute cette austère technicité scientifique pleine de choses cachées qui voulaient se faire jour en moi.

B. Moitessier

1. Introduction

Dans un contexte mondial de préoccupation sur la durabilité des pêches et dans un contexte local de raréfaction des ressources marines, la mise en place d'un système de gestion intégratif tenant compte de l'ensemble des compartiments écologiques, ou à défaut d'un maximum de compartiments, semble être la piste la plus prometteuse pour une exploitation durable des stocks halieutiques. Cette approche, dite écosystémique, devra permettre la pérennité du renouvellement des ressources marines et des activités humaines qui y sont associées. Cependant celle-ci nécessite une compréhension accrue des mécanismes qui structurent les communautés écologiques, mais qui fait encore souvent défaut. Compte tenu des incertitudes concernant le rôle des prédateurs de niveau trophique élevé dans leur environnement ainsi que l'importance de ces connaissances dans le contexte local, l'objectif général de cette thèse était de comprendre les relations alimentaires entre les prédateurs de niveau trophique élevé appartenant à différents compartiments écologiques. Les relations alimentaires de seize espèces appartenant à deux environnements distincts (épipélagique et démersal profond) ont ainsi été explorées grâce à l'identification de leur contenus stomacaux, ainsi qu'à la mesure de leur composition isotopique en carbone et en azote. Ces outils ont permis d'apporter des éléments de réponse aux trois problématiques étudiées : De quelles sources de matière organique dépendent les espèces étudiées ? Quels types d'interactions définissent les relations alimentaires entre ces espèces ? Quels sont les facteurs influençant l'écologie trophique des espèces étudiées ?

2. Dépendance importante à la production phytoplanctonique

La détermination des sources de nourriture d'un prédateur peut permettre de mieux identifier ses zones d'alimentation, et ainsi d'avancer dans la compréhension de son utilisation de l'habitat. Il convient de garder en mémoire que cette dépendance peut être indirecte en raison de la mobilité à la fois des proies et des prédateurs. Les éléments apportés par l'étude de l'écologie trophique des prédateurs doivent donc être complétés par d'autres approches (marquages, observations directes, etc.).

La dépendance indirecte des poissons prédateurs de niveau trophique élevé étudiés aux différentes sources de production primaire a été déduite de la nature des proies retrouvées dans leurs estomacs ainsi que des ratios isotopiques du carbone. Effectivement, ces ratios, notés $\delta^{13}\text{C}$,

sont variables selon les sources potentielles de matière organique échantillonnées autour de La Réunion. Mesuré dans les muscles, le $\delta^{13}\text{C}$ renseigne sur une dépendance moyenne à long terme (puisque mesuré dans la chair) des espèces étudiées aux différentes sources évoquées. Les résultats issus de ces analyses montrent des tendances nettement différentes entre les espèces épipélagiques et profondes : les premières s'échelonnent sur un gradient côte-large tandis que les deuxièmes dépendent quasi exclusivement de la production phytoplanctonique.

2.1. Echelonnage des espèces épipélagique sur un gradient côte-large

Les côtes accores de la jeune île volcanique qu'est La Réunion favorisent le rapprochement d'espèces océaniques proche de ses côtes. Il n'est d'ailleurs pas rare de capturer des bonites et thons jaune à quelques dizaines de mètres de la terre ferme. A partir de ce genre d'observation, et connaissant la grande mobilité des espèces épipélagiques étudiées, nous pourrions nous attendre à ce que l'énergie de l'ensemble de ces espèces provienne des mêmes sources de production primaire. En effet, l'environnement marin autour d'une île océanique isolée offre une faible diversité de sources de matière organique comparativement aux zones côtières continentales. De plus, les espèces étudiées sont considérées comme opportunistes, se nourrissant de l'ensemble des proies qu'elles sont capables d'ingérer et qui sont disponibles dans leur environnement (Castriota *et al.* 2007; Franks *et al.* 2007; Ménard *et al.* 2007; Werry 2010; Malone *et al.* 2011; Varghese, Somvanshi & Dalvi 2014).

Contrairement à l'hypothèse précédemment évoquée, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des huit espèces épipélagiques étudiées forment un spectre régulier suggérant que les sources alimentant ces espèces s'échelonnent sur un gradient côte-large. Le requin bouledogue (*C. leucas*) et la carangue grosse tête (*C. ignobilis*) s'alimenteraient des ressources les plus côtières tandis que la dorade coryphène (*C. hippurus*), le thon banane (*A. solandri*), le thon jaune (*T. albacares*) et la bonite (*K. pelamis*) s'alimenteraient des ressources les plus pélagiques. Le requin tigre (*G. cuvier*) et le barracuda (*S. barracuda*) présentent des positions intermédiaires entre les deux groupes précédents. Des études fondées sur le marquage acoustique de certaines de ces espèces ont montré un caractère très mobile des dorades coryphène et thons jaune autour de La Réunion (Conand 1995; Taquet 2004). L'observation de thons à proximité des côtes pourrait alors correspondre à des comportements non représentatifs ou exceptionnels à l'échelle individuelle. Une hypothèse alternative est le fait que les isotopes, de part leur pouvoir intégrateur, nous

révèlent les relations fonctionnelles qui existent entre les différentes espèces prédatrices et la faune qu'elles exploitent. Les thons jaunes peuvent ainsi s'alimenter à proximité des côtes ou plus au large, mais leur énergie dérive majoritairement de la production primaire océanique du large, au travers des Crustacés dont ils se nourrissent principalement. Les proies, de part leurs mouvements dans la colonne d'eau, peuvent se retrouver à proximité des côtes dans le contexte insulaire océanique de La Réunion. De même les requins tigre ont la possibilité de faire des incursions à la côte ou au large, mais leurs sources d'alimentation principales diffèrent de celles des thons, car la production primaire qui les soutient est vraisemblablement issue d'un mélange de carbone d'origine océanique et côtière. Le gradient de valeurs isotopiques du carbone observé parmi les poissons prédateurs de haut niveau trophique épipélagiques exprimerait des sources d'alimentation différentes, donc indirectement des habitats d'alimentation différents entre prédateurs, bien que les limites de ces habitats soient dynamiques dans le temps et l'espace et largement perméables aux espèces et aux éléments biogéochimiques.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des requins bouledogue, indiquant un habitat d'alimentation plus côtier que celui des autres espèces, correspond à la nature des proies retrouvées dans leurs estomacs, aux résultats issus de leur marquage à La Réunion (Blaison *et al.* 2015), ainsi qu'à leur écologie générale dans d'autres endroits du globe comme en Australie (Werry 2010). Les proies ayant pu être identifiées appartiennent à des espèces de Téléostéens pélagiques (appartenant à la famille des Canidae), ubiquistes (appartenant à la famille des Acanthuridae), ou associées à des zones sableuses (appartenant à la famille des Mullidae) (Pinault *et al.* 2013). L'absence d'espèces caractéristiques des zones récifales (appartenant entre autres aux familles des Labridae, Pomacentridae et Chaetodontidae ; Pinault *et al.* 2013) semble indiquer que les pentes externes récifales ne constituent pas des zones d'alimentation préférentielles pour le requin bouledogue.

La position isotopique intermédiaire des requins tigre pourrait être expliquée par **i**) une zone d'alimentation centrée sur le bord du plateau insulaire ou par **ii**) une alimentation à la fois sur des proies océaniques et côtières. Les données de marquages acoustiques reportent une faible présence des requins tigre en zone côtière (Blaison *et al.* 2015), suggérant une zone d'alimentation circonscrite au bord du plateau insulaire. Les poulets fréquemment retrouvés dans les estomacs de cette espèce suggèrent que les requins tigre effectuent des incursions relativement près de la côte. L'origine de ces poulets reste à l'heure actuelle inconnue, mais soulève des questions quant à l'existence d'importants rejets organiques terrestres qui

pourraient être un facteur favorisant la fixation de requins proche des côtes. Les indications de la présence d'organismes terrestres dans les estomacs de requins tigre ne sont pas rare dans la littérature scientifique, et confirment un comportement opportuniste, parfois charognard (Rancurel & Intes 1982; Lowe *et al.* 1996; Simpfendorfer, Goodreid & Mcauley 2001).

En plus des proies évoquées dans les deux paragraphes précédents, des Céphalopodes ont été retrouvés dans 47 % des estomacs de requins tigre et dans 31 % des estomacs de requins bouledogue. Bien que minoritaires numériquement ou en masse, leur proportion dans l'alimentation de *C. leucas* est la plus importante jamais reportée, tandis qu'une seule étude, menée en Afrique du Sud, indique une proportion comparable de calmars dans le régime alimentaire de *G. cuvier* (Smale & Cliff 1998). La présence de calmars dans les estomacs de ces deux espèces de requin, ainsi que la présence de stades juvéniles d'espèces de poissons côtiers dans les estomacs de dorades coryphène et de thons banane, suggère l'existence d'une forte interdépendance entre les zones côtières et océaniques autour de La Réunion.

2.2. Alimentation des espèces profondes sur la couche de diffusion mésopélagique

Les résultats issus des analyses isotopiques et des contenus stomacaux des espèces démersales capturées entre 100 m et 600 m de fond autour de La Réunion indiquent une forte dépendance de cette communauté à la production primaire de surface (voir chapitre VI). En effet, la forte corrélation observée entre les deux traceurs isotopiques utilisés (le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$) suggère qu'une faible diversité de sources de matière organique alimente les espèces vivant dans une zone où l'intensité lumineuse réduite empêche le développement d'organismes photosynthétiques. Cette observation correspond à celles effectuées en mer Méditerranée (Polunin *et al.* 2001; Fanelli *et al.* 2009; Papiol *et al.* 2013) et autour de l'archipel d'Hawaï (Choy *et al.* 2015). De plus, les proies consommées par les huit espèces démersales étudiées correspondent à des organismes micronectoniques mésopélagiques composant la couche de diffusion à migrations nyctémérales. Il s'agit principalement de poissons lanterne (famille des Myctophidae), de Crustacés pélagiques ainsi que de Céphalopodes. Les espèces prédatrices très associées au substrat profiteraient des mouvements de ces organismes le long des pentes de l'île pour s'en nourrir, comme cela a été démontré à Hawaï (Benoit-Bird & Au 2004), phénomène nommé en anglais « *sound scattering layer interception hypothesis* ». Plusieurs auteurs suspectent que ce comportement alimentaire de prédateurs peu mobiles sur la couche de

diffusion mésopélagique est à l'origine des fortes biomasses observées autour des monts sous-marins et au niveau des ruptures de pente des talus continentaux et insulaires (Parin, Mironov & Nesis 1997; Fock *et al.* 2002; Cartes *et al.* 2009). De plus, l'importance de cette communauté d'organismes semble s'étendre au-delà des monts sous-marins. En effet, sa composition déterminerait l'abondance des prédateurs de surface dans une zone très océanique : le centre Pacifique (Choy *et al.* 2016).

Ainsi l'ensemble des espèces démersales profondes ainsi que les thons jaune, bonites, dorades coryphène et thons banane dérivent leur énergie de la production phytoplanctonique. De plus, les espèces déterminées comme plus côtières présentent une forte proportion de calmar dans leur alimentation, indiquant une dépendance importante, bien qu'indirecte, aux ressources océaniques.

2.3. Effet d'île

Compte tenu de la taille réduite de la zone d'échantillonnage, concentrée autour d'une île permettant une production primaire benthique, l'importance du phytoplancton comme source de matière organique peut paraître paradoxale. En effet, contrairement aux milieux continentaux, l'environnement océanique tropical, qualifié d'oligotrophe, présenterait une faible production primaire (Longhurst *et al.* 1995; Field *et al.* 1998). A la même latitude que les forêts équatoriales très denses, certaines zones océaniques sont décrites comme des « déserts bleus » où la nourriture est rare et limitante pour les organismes qui y vivent. De plus, les proies des prédateurs de surface sont souvent distribuées en agrégats (patches) denses, mais éphémères (Weimerskirch 2007). Cette description du milieu océanique tropical peu productif provient de l'analyse des spectres infrarouges d'images satellites indiquant la répartition de la chlorophylle A (indicatrice de l'activité phototrophe et donc de la production primaire associée) (Longhurst *et al.* 1995; Field *et al.* 1998). La répartition de cette production primaire dans l'océan tropical présente de fortes variations spatiales (Figure VIII.1 A), avec des pics de forte intensité au niveau des *upwelling* situés dans les parties orientales des bassins Atlantique et Pacifique ainsi que dans le nord de l'océan Indien (Field *et al.* 1998; Pennington *et al.* 2006). La Réunion étant située dans l'une des zones de plus faible production (Figure VIII.1 A), et l'échantillonnage ayant eu lieu proche des côtes, nous pourrions nous attendre à ce que la production primaire benthique (coraux, macroalgues, microphytobenthos, herbiers) y soit prépondérante sur la production primaire océanique.

Raisonné à l'échelle du bassin océanique masque cependant des phénomènes plus localisés tels que les tourbillons mésoéchelles et l'effet d'île. Ce dernier est défini par une relation décroissante entre la concentration en chlorophylle A et la distance aux côtes (Dandonneau & Charpy 1985). Les mouvements d'eau à l'échelle océanique créent des courants formant des sillages en rencontrant des discontinuités topographiques, induisant des remontées locales d'eau profonde dans la zone avale proche des îles (Arístegui *et al.* 1997; Bakun 2006) (Figure VIII.1 B), appelée zone d'ombre. Les remontées d'eau profonde favorisent une forte production phytoplanctonique très localisée et documentée dans l'ensemble du Pacifique tropical (Gilmartin & Revelante 1974; Dandonneau & Charpy 1985; Arístegui *et al.* 1997). De plus, les structures tourbillonnaires qui se forment en aval de l'île par rapport au flux dominant favorisent la rétention d'organismes peu mobiles, comme des stades pélagiques d'espèces côtières ou des calmars (Boehlert, Sun & Watson 1992; Haimovici, Piatkowski & Aguiar Dos Santos 2002). Le micronecton présente ainsi d'importantes variations spatiales autour de l'atoll Johnson dans le centre du Pacifique, avec des stades larvaires d'espèces côtières de Téléostéens en très forte abondance dans la zone d'ombre de l'atoll (200 individus pour 1000 mètres cubes) tandis que leur abondance est dix fois plus faible (20 individus pour 1000 mètres cubes) en amont et plus loin en aval de l'atoll (Boehlert, Sun & Watson 1992). L'effet d'île créerait ainsi une zone de rétention pour les stades de vie pélagiques des espèces côtières, facilitant l'autorecrutement. Ces zones d'ombre en aval des îles constituent alors des environnements attractifs pour les prédateurs océaniques très mobiles comme les thons (Bakun 2006). La forte biomasse retrouvée autour des îles et monts sous-marins, parfois comparées aux oasis dans les déserts, ne serait donc pas uniquement due à la présence d'un substrat permettant le développement d'organismes benthiques, mais également à des phénomènes hydrodynamiques favorisant localement la production primaire pélagique. Ce phénomène n'a pas encore été formellement mis en évidence autour de La Réunion mais les résultats de cette thèse semblent suggérer son existence.

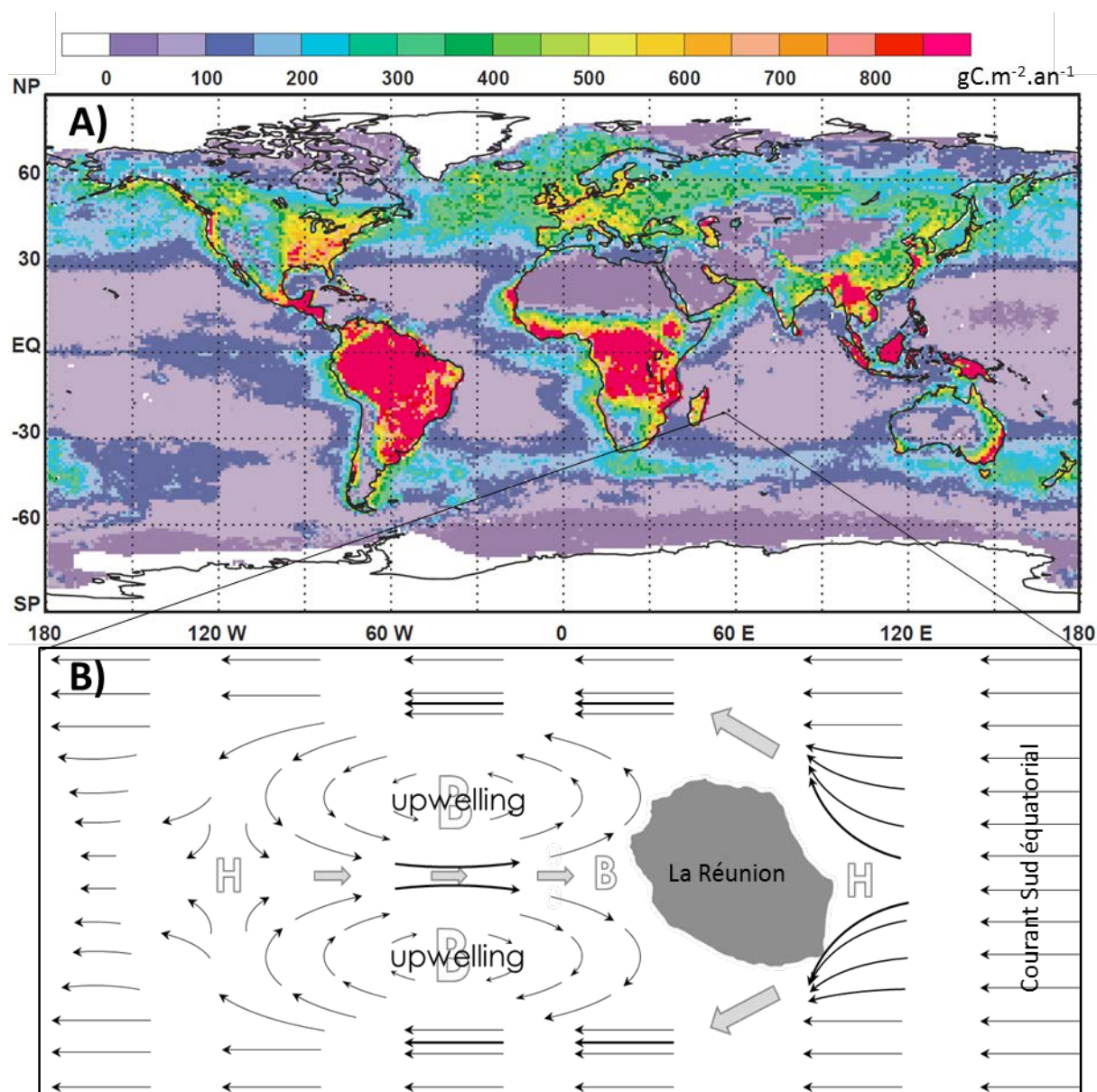


Figure VIII.1 : A) Répartition mondiale de la production primaire (exprimée en gramme de carbone par mètre carré et par an) (Field *et al.* 1998). B) Hypothèse schématique des directions et forces des courants marins autour de La Réunion, adapté de Bakun (2006). Les grandes lettres correspondent aux hauteurs d'eau (H : haute ; B : basse) créant des mouvements d'eau liés à des différences de niveaux (flèches épaisses grises).

3. Interactions alimentaires interspécifiques contrastées

Dans le contexte social de la crise requin, beaucoup d'hypothèses circulent quant aux relations alimentaires entre les espèces marines, impliquant notamment les requins tigre (*G. cuvier*) et bouledogue (*C. leucas*), mais aussi d'autres prédateurs de haut niveau trophique côtiers comme les carangues grosse tête (*C. ignobilis*) et des espèces faisant l'objet de pêches importantes, telles que les thons jaune (*T. albacares*) et bonites (*K. pelamis*) par exemple. Les évidences empiriques font cependant souvent défaut et les résultats produits au cours de cette

thèse permettent d'en éclaircir certaines.

La définition précise des relations alimentaires interspécifiques est primordiale pour mieux cerner les facteurs de structuration biologique des populations, et ainsi effectuer des prédictions sur les variations de ces liens. En effet les variations démographiques d'une espèce peuvent par exemple être compensées par le développement d'espèces aux écologies trophiques similaires (Kitchell *et al.* 2002), ou induire un développement incontrôlé de ses proies (appelé cascade trophique) (Estes *et al.* 2011). De plus, lorsque les ressources alimentaires sont limitantes, la compétition entre deux espèces aux niches trophiques chevauchantes peut impacter leurs distributions géographiques. Ce phénomène est appelé exclusion compétitive (Papastamatiou *et al.* 2006).

3.1. Pas de lien de prédation au sein du cortège d'espèces étudiées

L'échantillonnage des contenus stomacaux ne permettant pas de décrire de manière exhaustive l'ensemble de la diversité taxonomique consommée par les espèces étudiées, il convient de rester prudent quant à l'interprétation de l'absence d'une proie dans les contenus stomacaux de celles-ci. En l'état actuel des connaissances, hormis un barracuda juvénile retrouvé dans l'estomac d'une dorade coryphène et la présence de morceaux de dorades coryphène et de thons (probablement issus d'interactions avec les pêcheries) retrouvés dans des estomacs de requins tigre, aucun lien de prédation intraspécifique (cannibalisme) ou interspécifique intense n'a été mis en évidence parmi les espèces étudiées.

La dorade coryphène (*C. hippurus*), le thon banane (*A. solandri*), la bonite (*K. pelamis*) et le thon jaune (*T. albacares*) pouvant se nourrir en partie de stades larvaires et juvéniles de Téléostéens, il n'est pas rare d'observer des consommations inter- et intra-spécifiques au sein de ce groupe d'espèces (Smale 1986; Franks *et al.* 2007; Rudershausen *et al.* 2010; Varghese *et al.* 2013; Pimenta *et al.* 2014). En outre, des interactions de prédation intraspécifiques ont été mises en évidence parmi la population de requins bouledogue de Floride (Snelson, Mulligan & Williams 1984). De plus, d'autres études ont documenté la consommation de requins de la famille des Carcharhinidae, sans en préciser l'espèce, par les requins tigre (Bornatowski *et al.* 2014a) et bouledogue (Cliff & Dudley 1991). En Afrique du Sud, des individus juvéniles de requins bouledogue ont été observés dans des estomacs de requins tigre (G. Cliff, com. pers.). Bien qu'aucune prédation inter- ou intra-spécifique n'ait été formellement identifiée entre les

C. leucas et *G. cuvier* disséqués autour de La Réunion, l'observation de restes de grandes espèces d'Elasmobranches (raies de la famille des Torpedinidae, requins de la famille des Sphyrnidae) confirme la capacité de ces espèces à se nourrir d'individus de taille importante. De même, dans le cadre de la pêche ciblée des requins à La Réunion, l'opérateur a déjà constaté de façon exceptionnelle la capture de requins bouledogue s'attaquant à une autre espèce de requins plus petite déjà prise sur la ligne, comme le requin gris d'estuaire (*Carcharhinus plumbeus*). Ces différentes observations suggèrent que les stades adultes de ces différentes espèces pourraient avoir un rôle régulateur sur leur propre population. Cependant, l'intensité de ces prédateurs comparativement à la dynamique démographique de ces espèces n'a jamais fait l'objet d'une quantification approfondie à notre connaissance.

3.2. Partitionnement des niches trophiques des espèces épipélagiques

Les contenus stomacaux des huit espèces épipélagiques étudiées permettent d'identifier trois groupes trophiques aux alimentations distinctement différentes. Ainsi le thon jaune (*Thunnus albacares*) et la bonite (*Katsuwonus pelamis*) forment-ils un groupe trophique homogène s'alimentant majoritairement de stades larvaires de Crustacés épipélagiques, tandis que la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) et le thon banane (*Acanthocybium solandri*) forment un groupe trophique hétérogène se nourrissant de stades larvaires et post-larvaires pélagiques d'espèces de Téléostéens, dont les stades adultes sont inféodés aux récifs coralliens. Enfin le requin tigre, le requin bouledogue et la carangue grosse tête forment une guildes hétérogène de prédateurs de haut niveau trophique côtiers aux régimes alimentaires diversifiés partageant la consommation de Téléostéens côtiers. Les barracudas étudiés présentent une alimentation diversifiée ne permettant pas leur classement dans l'un des trois groupes précédemment évoqués.

La faible diversité alimentaire des bonites et thons jaunes (se nourrissant majoritairement de Crustacés), des dorades coryphène et thons banane (s'alimentant majoritairement de juvéniles de Téléostéens) est à première vue surprenante compte tenu des données existantes sur ces espèces. Effectivement, de fortes proportions de poissons juvéniles ont été identifiées dans l'alimentation de *T. albacares* et de *K. pelamis* capturés dans l'ouest de l'océan Pacifique (Barut 1988; Buckley & Miller 1994; Allain *et al.* 2012). Par ailleurs, la dorade coryphène présente une forte consommation de Crustacés épipélagiques dans le Golf de Californie (Tripp-

Valdez, Galván-Magaña & Ortega-García 2010) ainsi qu'aux Seychelles (Malone *et al.* 2011). Les espèces étudiées ici ayant été échantillonnées aux mêmes périodes et dans la même zone géographique, l'ensemble des proies retrouvées dans leurs estomacs étaient présentes dans le milieu. La faible diversité retrouvée dans les estomacs d'espèces capables de consommer des proies présentes dans leur environnement semble indiquer une certaine sélectivité de ces prédateurs de haut niveau trophique. Concernant les deux espèces de thonidés évoquées, il pourrait s'agir d'un biais lié à la gamme de taille restreinte échantillonnée, centrée sur des individus de petites tailles. Effectivement, ces espèces sont connues pour diversifier leur alimentation au cours de leur croissance avec une augmentation progressive de la proportion de poissons dans leur régime alimentaire (probablement en lien avec l'augmentation de leur ouverture buccale) (Ménard *et al.* 2006; Jaquemet, Potier & Ménard 2011).

La séparation des niches trophiques de *T. albacares* et *C. hippurus* autour de La Réunion diffère par rapport aux résultats issus d'autres localités, documentant un fort chevauchement alimentaire entre la dorade coryphène et le thon jaune. Ces deux espèces s'alimentent ainsi principalement de poissons épipélagiques dans l'est de l'Australie (Young *et al.* 2010), et de Crustacés autour des Seychelles (Malone *et al.* 2011). Cependant cette séparation semble correspondre à celle observée dans le nord de l'océan Indien au large des côtes indiennes, bien que les proies impliquées soient différentes (*T. albacares* y consommant une grande proportion de calmars) (Varghese, Somvanshi & Dalvi 2014). Les relations interspécifiques entre prédateurs océaniques de haut niveau trophique apparaissent donc comme étant très flexibles et inconstantes d'une zone à l'autre ou d'une période à l'autre. La récolte d'autres variables telles que la disponibilité en proies et les conditions environnementales associées serait nécessaire pour élucider les causes de ces variations.

Le groupe composé des requins tigre et bouledogue et de la carangue grosse tête, qui ont pour point commun la consommation de Téléostéens côtiers, est cependant hétérogène. En effet, le requin tigre, présentant le régime alimentaire le plus diversifié, consomme une forte proportion d'organismes dépendant de sources pélagiques (calmars), induisant un léger chevauchement isotopique avec des espèces océaniques et une nette séparation avec les requins bouledogue et carangues grosse tête. Ces deux dernières espèces présentent un fort chevauchement isotopique suggérant un régime alimentaire très similaire. Les résultats issus de marquages acoustiques ont montré une séparation spatiale entre les requins tigre fréquentant les bords du plateau insulaire et les requins bouledogue détectés plus proche de la côte (Soria 2014;

Blaison *et al.* 2015). Ces observations correspondent avec les différences de valeurs isotopiques entre ces deux espèces. Cette ségrégation spatiale pourrait être issue d'une exclusion compétitive de ces deux espèces, comme cela a été montré à plus large échelle à Hawaï entre quatre espèces de requin, dont le requin tigre (Papastamatiou *et al.* 2006).

3.3. Chevauchement alimentaire des espèces profondes

Contrairement aux espèces épipélagiques, les espèces profondes présentent un fort chevauchement alimentaire global, en lien avec leur dépendance aux mêmes ressources. Quelques distinctions sont tout de même observables entre des espèces se nourrissant majoritairement de Crustacés (le cabot de fond *Epinephelus radiatus* et le béryx *Beryx decadactylus*) et celles s'alimentant majoritairement de Téléostéens (le vivaneau rouge *Etelis carbunculus*, le vivaneau la flamme *E. coruscans* et le requin zépine *Squalus megalops*). Entre ces deux groupes présentant une catégorie de proies majoritaire, le zambas *Eumegistus illustris*, le vivaneau gros-écaille *Pristipomoides multidens* et le vivaneau cerf-volant *P. argyrogrammicus* présentent des régimes alimentaires très diversifiés et équilibrés entre respectivement deux, trois ou quatre catégories de proies. Le chevauchement alimentaire apparent entre les espèces composant chacun de ces trois groupes est cependant atténué par l'occupation de gamme de profondeurs différentes (hormis entre *E. carbunculus* et *E. coruscans*). Schématiquement, les espèces partageant les mêmes gammes de profondeurs ne partagent pas les mêmes ressources, et vice versa ; à l'exception d'*E. carbunculus* et d'*E. coruscans* qui partagent les mêmes ressources et les mêmes habitats. Cette partition des ressources par espèce et la séparation des espèces sur des gammes de profondeurs différentes pourraient limiter la compétition alimentaire dans un environnement où la nourriture est considérée comme limitante. Le même genre de répartition des ressources a été observé entre les espèces profondes pêchées autour des Baléares en mer Méditerranée (Fanelli & Cartes 2010; Papiol *et al.* 2013; Valls *et al.* 2014).

Le chevauchement alimentaire général observé ici contraste avec une étude menée sur les mêmes espèces dans l'archipel d'Hawaï reportant une séparation très marquée des niches trophiques des *Etelis* spp presque exclusivement piscivores et des *Pristipomoides* spp zooplanctonivores (Haight 1993). Cette différence pourrait être due à une composition différente de la couche de diffusion mésopélagique entre l'archipel d'Hawaï et La Réunion et/ou à une plus grande disponibilité en proies pour les espèces démersales profondes à La

Réunion. En effet, des aires marines profondes restreignant la pêche de ces espèces a permis l'augmentation de leur abondance à Hawaï (Sackett *et al.* 2014) tandis que leur abondance a diminué de 90 % à La Réunion entre 2000 et 2011 (Fleury, Aureche & Le Ru 2011). En supposant une abondance constante en proies sur la même période, une réduction de l'abondance de ces espèces prédatrices diminuerait la compétition interspécifique. L'étude de l'abondance et de la composition de la couche de diffusion mésopélagique est cependant nécessaire afin de tester cette hypothèse. La faible résolution taxonomique des proies retrouvées dans les estomacs doit néanmoins faire relativiser les résultats. En effet, les différents prédateurs s'alimentent sur des proies fonctionnellement proches, mais taxonomiquement distinctes.

4. Différents facteurs de structuration entre les espèces profondes et épipélagiques

4.1. Niches trophiques des prédateurs épipélagiques structurées par des facteurs intrinsèques

Une analyse menée sur l'ensemble de la communauté épipélagique indique que l'identité de l'espèce de prédateur est la variable la plus discriminante permettant d'en décrire l'écologie trophique. La variance alimentaire intraspécifique est donc moins importante que la variance alimentaire interspécifique pour cette communauté. En d'autres termes, les différences de régime alimentaire entre l'été et l'hiver et/ou entre les juvéniles et les adultes de la même espèce sont moins marquées que les différences alimentaires entre deux espèces distinctes. Ces différences interspécifiques permettent de définir les relations décrites au paragraphe précédent.

Dans une moindre mesure, la taille des individus affecte l'alimentation des thons jaune et des requins bouledogue. En effet, les variations des ratios isotopiques du carbone semblent indiquer que l'énergie des requins bouledogue de petite taille provient de ressources plus côtières que celles dont dépendent les individus de plus grandes tailles. Cette observation est en accord avec la littérature existante sur cette espèce, dont les juvéniles exploitent des zones de faibles salinités (fleuves et estuaires) tandis que les adultes fréquentent l'ensemble des zones côtières (Heithaus *et al.* 2009; Werry 2010), voire même océaniques (Lea *et al.* 2015a). De plus, la corrélation positive entre la taille des requins bouledogue et les différences de compositions isotopiques mesurées dans le muscle et dans le sang confirmeraient une plus grande mobilité des individus de grande taille, tel que cela a pu être mis en évidence en Floride (Matich,

Heithaus & Layman 2010). Enfin, la décroissance de la contribution relative des stades larvaires mégalopes de crabes dans le régime alimentaire des thons jaunes correspond aux connaissances sur l'écologie de cette espèce. En effet, les juvéniles de cette espèce se nourrissent principalement de Crustacés, puis diversifient leur régime alimentaire au cours de leur croissance avec une augmentation de la consommation de petits poissons pélagiques (Ménard *et al.* 2006; Graham *et al.* 2007; Jaquemet, Potier & Ménard 2011).

Des indices issus à la fois des contenus stomacaux et des compositions isotopiques des requins tigre et bouledogue semblent indiquer une plus grande similitude entre les individus de la première espèce qu'entre ceux de la deuxième. Effectivement, l'étude des ratios isotopiques dans deux tissus pour chaque individu permet de comparer la variance intra-individuelle (moyenne des différences entre le muscle et le sang de chaque individu) et la variance inter-individuelle (différence entre les moyennes individuelles). Ces résultats ont été associés à des indices issus des contenus stomacaux : chevauchement trophique entre chaque individu et la moyenne populationnelle, richesse taxonomique par estomac, équitalibité de la répartition des proies dans les estomacs. L'ensemble de ces indicateurs montre que la population de requins tigre est plutôt composée d'individus généralistes similaires entre eux tandis que la population de requins bouledogue est plutôt hétérogène, composée d'individus spécialisés sur des ressources différentes. En se basant uniquement sur des marqueurs isotopiques, la même différence a été observée entre une population de requins bouledogue échantillonnée en Floride et une population de requins tigre échantillonnée en Australie (Matich, Heithaus & Layman 2011). Il en a été conclu que la différence de répartition des ressources entre les requins tigre et bouledogue était attribuable aux zones d'étude distinctes, donc que les similitudes entre individus d'une même espèce dépendent de son habitat (Matich, Heithaus & Layman 2011). La présente étude étant centrée sur une zone géographique restreinte, ces résultats indiqueraient que le degré de similitude inter-individuelle ne dépende pas que du contexte environnemental mais aussi de l'espèce considérée.

En plus des facteurs intrinsèques évoqués ci-dessus, des variations saisonnières ont été observées dans le régime alimentaire des dorades coryphène, des thons jaunes ainsi que des requins bouledogue. Les dorades coryphène étudiées autour de La Réunion consomment significativement plus de Balistidae et moins de Dactylopteridae durant l'été austral (de novembre à mai) que durant l'hiver austral (d'avril à octobre). De même, la proportion de larves de Stomatopodes consommée par le thon jaune est plus importante en hiver qu'en été, tout en

restant majoritaire. Concernant les requins bouledogue, une variation saisonnière des ratios isotopiques du carbone mesurés dans le sang a été observée, allant dans le sens d'une présence plus proche de la côte en début d'hiver (Blaison *et al.* 2015).

4.2. Niches trophiques des espèces profondes structurées par des facteurs extrinsèques

Une analyse basée uniquement sur les contenus stomacaux des espèces pêchées entre 100 m et 600 m le long des pentes de l'île indique une forte dépendance de la nature de leurs proies à leur zone de capture. Ainsi pour l'ensemble de ces espèces, excepté le cabot de fond *E. radiatus* et le béryx *B. decadactylus*, l'identité de leurs proies est prédite par la profondeur (sous ou au-dessus de 345 m) et la zone de capture (côte ouest *versus* côte sud et est). La profondeur est largement reconnue comme l'une des variables les plus importantes structurant les écosystèmes à diverses échelles (Polunin *et al.* 2001; Mintenbeck *et al.* 2007; Sutton 2013). Les différences d'alimentation des espèces profondes entre l'est et l'ouest de l'île pourraient correspondre à des conditions hydrodynamiques distinctes entre ces deux zones, dans le cadre de l'effet d'île illustré en Figure VIII.1 B. Schématiquement, l'ensemble des prédateurs de haut niveau trophique pêchés dans une zone donnée se nourriraient des mêmes proies, indépendamment de l'espèce. L'habitat, en termes de profondeurs et d'exposition aux courants, serait donc le principal facteur structurant les poissons profonds autour de La Réunion, comme cela a été montré entre autres en Australie (Fitzpatrick *et al.* 2012), à Hawaï (Misa *et al.* 2013) ou encore autour d'un mont sous-marin au sud des Açores (Fock *et al.* 2002).

Ce schéma général basé sur les contenus stomacaux est complété par les résultats issus des isotopes stables, qui sont fortement influencés à la fois par des facteurs extrinsèques (la profondeur, la zone de pêche), confirmant les observations précédentes, et par des facteurs intrinsèques (l'espèce de prédateur, la taille de l'individu, son genre ainsi que son état reproducteur). L'effet de facteurs intrinsèques suggère l'existence de variations alimentaires liées au développement des organismes ainsi qu'à leur cycle reproducteur. L'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ avec la taille des individus de toutes les espèces pourrait ainsi correspondre à l'augmentation de leur niveau trophique au cours de leur croissance (Valls *et al.* 2014; Choy *et al.* 2015). Dans la plupart des cas cela correspond à la diminution de leur consommation de Crustacés au profit d'une plus forte consommation de Téléostéens mésopélagiques (tels que des poissons lanternes de la famille des Myctophidae) (Crabtree, Cartert & Musick 1991; Cartes *et*

al. 2009; Bernal *et al.* 2015).

Chapitre IX Contribution à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins autour de La Réunion

*Les données en écologie ont ceci de fascinant que nous
ne savons généralement quoi en faire.*

Source inconnue

1. Panorama général de la structure isotopique des écosystèmes

Depuis quelques années, l'amélioration des techniques de mesures isotopiques, accompagnée de la diminution de leur coût d'analyse (temps, logistique, financier), a permis la démocratisation de l'utilisation des isotopes stables dans les études du fonctionnement des écosystèmes naturels. A La Réunion, plusieurs études ont utilisé les rapports des isotopes stables du carbone et de l'azote pour étudier les relations alimentaires de diverses espèces appartenant à des compartiments écologiques distincts (Kojadinovic 2006, Kolasinski 2009, Mablouké 2013, Courtial 2014). Ce travail de thèse ayant aussi permis la récolte d'informations sur une grande diversité d'organismes, cette section est l'occasion d'en commencer une synthèse afin d'obtenir un « paysage » isotopique général des écosystèmes marins autour de La Réunion.

1.1. Données considérées

Dans des études préalables à ce travail, les isotopes stables du carbone et de l'azote ont été utilisés afin d'établir les relations alimentaires entre les oiseaux marins et des poissons océaniques croisant dans les eaux territoriales de La Réunion (Kojadinovic 2006) ; afin d'explorer les flux de matières au sein du réseau trophique du platier récifal (Kolasinski 2009) ; ainsi qu'établir l'influence de récifs artificiels côtiers sur l'alimentation des espèces d'intérêt commercial qui s'y agrègent (Mablouké 2013). Ces trois thèses ont mis en évidence une forte variabilité saisonnière des rapports isotopiques de la matière organique qui se propage dans les réseaux trophique, à des taux variables en fonction des compartiments considérés, se traduisant par des variations interannuelles des signatures isotopiques des consommateurs. Afin de réduire ce biais, sans toutefois l'éliminer, la synthèse présentée ici ne concerne que des mesures effectuées durant cette thèse (entre 2013 et 2016).

Outre les 16 espèces faisant l'objet de la Partie 2, des échantillons provenant d'une grande diversité d'organismes ont pu être analysés au cours de cette thèse, fournissant des informations préliminaires sur la caractérisation isotopique de proies ou d'espèces associées, complétées par d'autres travaux des équipes du laboratoire Entropie (Tableau VIII.1). Les travaux d'Alexis Cuvillier sur la dynamique des herbiers marins du lagon de la Saline ont apporté des informations sur les valeurs isotopiques des sources récifales de matière organique, les herbiers

à *Syringodium isoetifolium*, ainsi que sur quelques espèces récifales qui y sont associées (holothurie, Scaridae et Acanthuridae). Les signatures isotopiques des différents genres de coraux présentés dans le Tableau VIII.1 et la Figure VIII.1 sont tirées du travail de Lucile Courtial sur la balance autotrophie/hétérotrophie encadré par Pascale Cuet et Patrick Frouin dans le cadre d'un stage de master 2. Le reste des échantillons ont été récoltés directement par notre équipe et nos partenaires (CRPMEM, Ifremer, IRD, Kélonia, RNMR, ARDA), dans le cadre de différents programmes ainsi que de manière opportuniste.

L'ensemble des résultats ainsi récoltés a été groupé selon des présupposés écologiques, compilés dans le Tableau VIII.1 et projetés sur la Figure VIII.1. L'adjectif « récifal » est ici utilisé pour qualifier les individus prélevés uniquement sur le récif frangeant (entre la côte et la crête), tandis que le terme « côtier » désigne des individus échantillonnés dans la zone côtière au-delà de la crête (dont la pente externe du récif). Quelques points généraux peuvent cependant être constatés, tels que **(i)** la diminution de la diversité de sources de matière organique avec l'augmentation de la distance à la côte, **(ii)** la séparation des écosystèmes récifaux et côtiers et **(iii)** la large gamme de $\delta^{15}\text{N}$ occupée par les proies des espèces océaniques.

Tableau IX.1 : Détails des organismes ou groupes d'organismes dont les compositions isotopiques ont été mesurées entre 2013 et 2016 dans le cadre de différents programmes de recherche (dont cette thèse mais pas uniquement, voir texte). Pour chaque taxon, l'association à un groupe fonctionnel et à un compartiment écologique a été effectuée sur la base de présupposés relatifs aux zones et méthodes d'échantillonnage ainsi qu'à des données existantes sur leur écologie. Pour chaque taxon est indiqué le nombre d'échantillons analysés (N), sa composition isotopique au carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et à l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) exprimée en pour mille (‰) ainsi que la longueur à la fourche (LF) lorsqu'elle est disponible. Les valeurs sont indiquées en moyenne \pm écart-type.

Compartiment	Groupe fonctionnel	Taxon	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	LF	
Cotier	Crustacé benthique	<i>Ranina ranina</i>	6	-15,8 \pm 0,3	9,6 \pm 0,4		
		Herbivore	<i>Acanthurus dussumeiri</i>	1	-18,0	8,2	33,0
	Mangeur d'invertébrés	Lethrinidae		6	-16,6 \pm 0,6	10,3 \pm 0,4	18,4 \pm 2
		<i>Lutjanus bengalensis</i>		9	-18,2 \pm 0,3	11,4 \pm 0,2	13,4 \pm 1
		<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>		51	-17,3 \pm 1,5	7,7 \pm 1,7	
		<i>Parupeneus</i> spp		19	-17,3 \pm 1,1	9,6 \pm 1	13,2 \pm 4,6
		<i>Sargocentron</i> spp		8	-17,7 \pm 0,4	10,3 \pm 0,3	12,9 \pm 1,3
		Tetraodontoidei		11	-17,3 \pm 0,4	9,4 \pm 1,3	29,1 \pm 43,3
		Autre mangeur d'invertébrés		13	-17,8 \pm 0,9	10,7 \pm 0,5	65 \pm 77,8
		Poisson prédateur	<i>Aprion virescens</i>		5	-16,8 \pm 0,4	11,3 \pm 0,4
	<i>Carangoides coeruleopinnatus</i>			2	-17,4 \pm 1	10,8 \pm 0,9	22 \pm 6,4
	<i>Caranx</i> spp			16	-16 \pm 0,5	12 \pm 0,3	102,5 \pm 14,5
	Carcharhinidae			3	-16,8 \pm 0,2	10,7 \pm 0,2	72,5 \pm 2,1
	<i>Lethrinus rubrioperculatus</i>			1	-17,0	10,7	19,1
	Serranidae			9	-17,3 \pm 0,8	10,3 \pm 0,7	38,8 \pm 17,2
	<i>Sphyrnaena barracuda</i>			10	-16,6 \pm 0,4	11,6 \pm 0,8	110,6 \pm 21,9
	Planctonophage		<i>Decapterus</i> spp		2	-17,6 \pm 0,2	10,9 \pm 0,7
		<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>		14	-18 \pm 0,4	7,7 \pm 0,2	13,8 \pm 1,1
		<i>Myripristis</i> spp		7	-17,7 \pm 0,2	9,9 \pm 0,3	14,9 \pm 3,9
		<i>Selar crumenophthalmus</i> +20		23	-17,4 \pm 0,5	9,9 \pm 0,9	23,5 \pm 4,3
		<i>Selar crumenophthalmus</i> -15		22	-16,9 \pm 0,1	7,3 \pm 0,2	13 \pm 0,6
		Autre planctonophage		7	-17,7 \pm 0,7	10,9 \pm 1	23 \pm 14
	Raie	Batoidea		7	-16,3 \pm 1,2	10,3 \pm 0,7	
Prédateur apical		<i>Carcharhinus leucas</i>	32	-15,7 \pm 0,6	12,6 \pm 0,6	225 \pm 31,2	
		<i>Galeocerdo cuvier</i>	62	-16,7 \pm 0,8	12,1 \pm 0,8	260,8 \pm 63,5	
Oceanique	Crustacé pélagique	Brachyura stade megalope	6	-21,7 \pm 1,4	5,4 \pm 2		
		Palinuroidea	4	-20,6 \pm 1,3	10,2 \pm 0,6		
	Juvénile de poisson récifal	Balistidae		7	-18,8 \pm 0,5	7,5 \pm 0,6	
		Carapidae		1	-20,4	10,2	
		<i>Dactylo orientalis</i>		9	-19,2 \pm 1,1	7,2 \pm 0,8	
		Holocentridae		6	-19,4 \pm 1	8,9 \pm 2,1	
		Pomacentridae		8	-19,9 \pm 0,4	10,3 \pm 0,5	
	Octopode	Octopoda		7	-19,8 \pm 0,2	11,5 \pm 0,5	
	Planctonophage	<i>Exocoetus volitans</i>		2	-17,6 \pm 0,5	10,8 \pm 0,6	
		<i>Odonus niger</i>		2	-18,2 \pm 0,2	10,7 \pm 0,3	19,8 \pm 0,4
	Poisson prédateur	<i>Acanthocybium solandri</i>		21	-17,8 \pm 1,7	12 \pm 0,8	108,6 \pm 9,5
<i>Coryphaena hippurus</i>			34	-17,7 \pm 0,9	11,4 \pm 1,5	96,2 \pm 13,5	

		<i>Katsuwonus pelamis</i>	19	-17,7 ± 0,4	10,7 ± 0,5	60,2 ± 13,5	
		<i>Thunnus alalunga</i>	5	-17,2 ± 0,4	11,5 ± 0,9	99,5 ± 3,9	
		<i>Thunnus albacares</i>	33	-17,4 ± 0,5	11 ± 1	77,8 ± 23,7	
	Calmar	Teuthida	8	-19,9 ± 0,3	11,1 ± 0,5		
Recifal	Crustacé benthique	Palinuridae	1	-21,4	10,0		
		Scyllaridae	1	-19,8	10,4		
	Herbivore	Acanthuridae	11	-13,9 ± 2,5	8 ± 1,1	27,7 ± 5,8	
		Scaridae	24	-9 ± 2,2	6,6 ± 1,8	27,5 ± 1,6	
	Holothurie Mangeur d'invertébrés	<i>Holothuria leucospilota</i>	126	-9,9 ± 1,3	6,8 ± 1,3		
		Diodontidae	1	-14,5	10,0		
		<i>Parupeneus</i> spp	4	-12,6 ± 1,2	9,2 ± 0,2	17,9 ± 1,7	
	Octopode	Octopoda	10	-12,2 ± 0,7	10 ± 4	9,8 ± 2,4	
	Poisson prédateur	<i>Epinephelus</i> spp	8	-14,5 ± 1,6	11,8 ± 2,3	17,3 ± 4,2	
		Autre poisson prédateur	2	-12,7 ± 0,1	9,4 ± 1,1	45,3 ± 43,1	
Tortue verte	<i>Chelonia mydas</i>	10	-13,3 ± 4,3	7,7 ± 1,8	49 ± 6,3		
Source	Algue verte	Chlorophyta	30	-14,5 ± 3,2	5,9 ± 4		
	Herbier	<i>Syringodium isoetifolium</i>	130	-5,6 ± 1,2	2,5 ± 1,4		
	Matière organique particulaire	50 m		12	-24,7 ± 0,8	6 ± 1,5	
		100 m		12	-24,6 ± 1,4	5,1 ± 2,1	
		250 m		12	-25,2 ± 0,8	6,1 ± 2,3	
		500 m		12	-24,8 ± 0,8	6,7 ± 1	
		Récifale		70	-21,4 ± 1,4	6,1 ± 3,4	
	Matière organique sédimentaire	Surface		128	-24,3 ± 4,8	5,7 ± 3,5	
		Côtière (100 m)		78	-20,6 ± 3,6	6,3 ± 1,4	
		Récifale		81	-15,1 ± 1,4	4,1 ± 1,4	
	Corail	<i>Acropora</i> spp		27	-13,5 ± 1,0	5,0 ± 0,5	
		<i>Pocillopora</i> spp		27	-16,5 ± 2,0	6,0 ± 1,0	
		<i>Porites</i> spp		27	-15,0 ± 1,5	5,0 ± 1,5	

1.2. Diversité isotopique des sources de matière organique récifale

La matière organique particulaire en suspension (formée de phytoplancton, de petit zooplancton et de toutes sortes de débris : fèces, tégument de crustacés, etc.) échantillonnée entre la surface et 500 m de fond (au-dessus d'un fond ≥ 1000 m) présente des valeurs isotopiques homogènes ($\delta^{13}\text{C}$ autour de -25 ‰ et $\delta^{15}\text{N}$ entre 5 et 6 ‰). A contrario, les sources côtières (coraux, herbiers, algues, matière particulaire, etc.) s'échelonnent sur un plus large spectre de valeur de $\delta^{13}\text{C}$ (de $-21,4 \pm 1,4$ ‰ pour la matière particulaire en suspension à $-5,6 \pm 1,2$ ‰ pour les herbiers à *Syringodium isoetifolium*). Cette différence d'intervalles de valeur de $\delta^{13}\text{C}$ des sources de matières se propageant dans les réseaux trophiques, les espèces récifales

(échantillonnées sur le petit récif de la Saline de 1,5 m de profondeur maximale) présentent une gamme de $\delta^{13}\text{C}$ équivalente à celle occupée par l'ensemble des espèces côtières non-récifales (pente externe, pleine sableuse, côte rocheuse) et océaniques couplées. L'étroitesse de la gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ occupée par ces espèces paraît paradoxale. Effectivement, étant à l'interface entre le milieu océanique et terrestre, il devrait être le compartiment alimenté par le maximum de sources. La forte influence des eaux océaniques sur la côte réunionnaise induite par ses pentes abruptes pourrait homogénéiser rapidement les masses d'eau côtière et limiter les effets des apports terrigènes (par les rivières ou les résurgences). Dans le lagon, où la profondeur n'excède pas 1,5 m, ces apports seraient plus prévalents, créant une plus grande hétérogénéité spatiale des caractéristiques des sources de matières organiques qu'en dehors de la crête récifale. Les variations spatiales des ratios isotopiques du carbone et de l'azote mesurés dans la matière organique particulaire (en suspension et sédimentaire) au sein du complexe récifale (A. Cuvillier, thèse en préparation) contrastent d'ailleurs avec l'homogénéité de ceux mesurés tout autour de La Réunion sur des fonds allant de 100 m à 1000 m, étayant l'hypothèse exposée précédemment.

1.3. Différences isotopiques entre les écosystèmes du platier récifal et de la pente externe

La plus grande proximité entre les espèces océaniques et côtières qu'entre les espèces côtières et récifales sur le plan isotopique est un autre résultat contre intuitif (Figure VIII.1). Effectivement, les espèces classées ici comme côtières et celles classées comme récifales sont plus proches phylogénétiquement, morphologiquement, et surtout géographiquement et fonctionnellement que les espèces côtières et océaniques. Ces résultats suggèrent que la crête récifale est une barrière géographique plus structurante que la distance à la côte, créant plus de différences entre le platier et la pente externe qu'entre la pente externe et le milieu océanique. Bien qu'abritant une plus grande diversité d'organismes, l'écosystème de la pente externe dépendrait de moins de sources de matières que celui du platier frangeant.

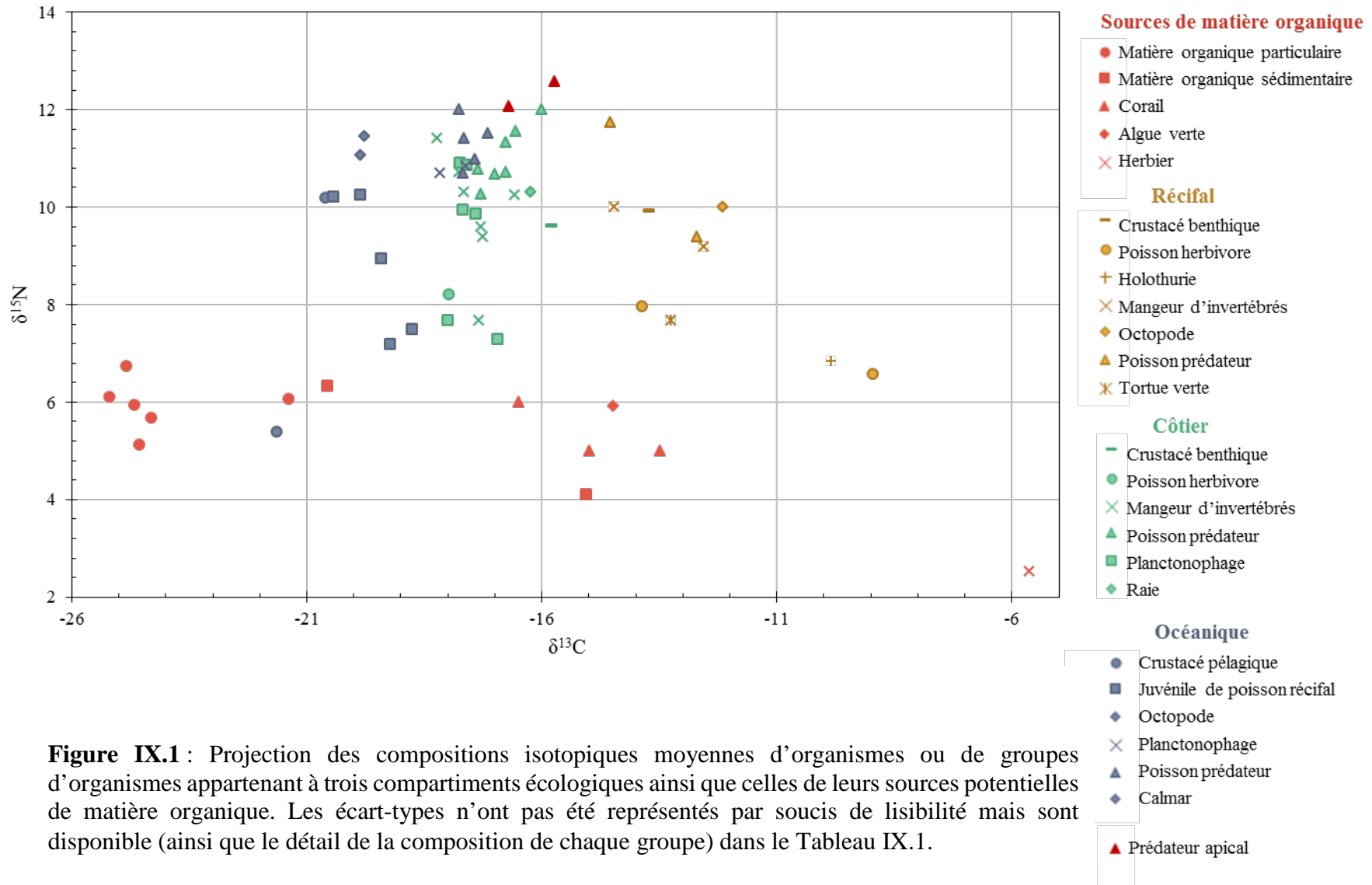


Figure IX.1 : Projection des compositions isotopiques moyennes d'organismes ou de groupes d'organismes appartenant à trois compartiments écologiques ainsi que celles de leurs sources potentielles de matière organique. Les écarts-types n'ont pas été représentés par soucis de lisibilité mais sont disponible (ainsi que le détail de la composition de chaque groupe) dans le Tableau IX.1.

1.4. Large intervalle de $\delta^{15}\text{N}$ des proies des espèces océaniques

Nous avons vu dans le chapitre V que le thon jaune *T. albacares* et la bonite *K. pelamis* se nourrissent principalement de Crustacés pélagiques comme des stades larvaires de squille et crabe, tandis que la dorade coryphène *C. hippurus* et le thon banane *A. solandri* se nourrissent principalement de stades larvaires d'espèces de poissons récifaux. L'étude de leurs contenus stomacaux a permis la mesure des ratios isotopiques dans ces différents organismes ainsi que dans le manteau de leurs proies secondaires : les calmars et octopodes pélagiques.

Le large éventail de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de ces différentes proies (6,1 ‰), contraste avec celui occupé par les prédateurs océaniques (1,3 ‰). En effet, les stades mégalopes de crabes présentent des niveaux de $\delta^{15}\text{N}$ très faibles, correspondant à ceux des sources de matière organique ($5,4 \pm 2$ ‰), tandis que les calmars et octopodes présentent des niveaux de $\delta^{15}\text{N}$ ($11,1 \pm 0,5$ ‰ et $11,5 \pm 0,5$ ‰, respectivement) du même ordre que ceux de leurs prédateurs (entre $10,7 \pm 0,5$ ‰ et $12 \pm 0,8$ ‰) (Figure VIII.1).

Cette deuxième observation, contre-intuitive compte tenu des mécanismes physiologiques de modification des compositions isotopiques lors du transfert de la matière organique d'une proie à un prédateur, suggèrent différents biais méthodologiques. La persistance des becs chitinisés dans les estomacs peut surestimer leur contribution au régime alimentaire de leur prédateur (Santos et al. 2012). De plus le taux d'enrichissement isotopique variant en fonction de la nature des proies (Kim et al. 2012b), il est possible que les modifications de $\delta^{15}\text{N}$ entre les Céphalopodes et leurs prédateurs soient de plus petite amplitude que celles impliquant la consommation de Téléostéens et Crustacés. Des études en milieu contrôlé sont nécessaires pour éclaircir ces deux hypothèses, cependant ce paradoxe n'est pas unique et a déjà été observé dans le Canal du Mozambique (Cherel et al. 2008, Ménard et al. 2013).

Le spectre étendu de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ formé par les proies retrouvées dans les estomacs des prédateurs apicaux étudiés suggère que ces proies se nourrissent à différents niveaux trophiques. En effet, une grande diversité écologique a été documentée chez les Céphalopodes, pouvant occuper trois niveaux trophiques différents autour de Kerguelen (Cherel & Hobson 2005). Ces organismes, plutôt méconnus comparativement aux grandes espèces épipélagiques d'intérêt halieutique, pourraient jouer un grand rôle dans les écosystèmes marins, à la fois en tant que proie mais aussi en tant que prédateur (Gasalla et al. 2010).

1.5. Limites

Au vue de la diversité des méthodes d'échantillonnage employées, selon les problématiques spécifiques de différents programmes, échelonnés sur trois ans, et des limites méthodologiques exposées dans le chapitre III, il convient de rester précautionneux quant à la profondeur de l'interprétation des résultats présentés ici. En effet, les ratios isotopiques ayant été mesurés dans les muscles de ces différents organismes, ils pourraient informer sur une période de temps relativement longue par rapport au temps de résidence des espèces migratrices dans les eaux côtières (Conand 1995, Ohta & Kakuma 2005). Or, les valeurs isotopiques des sources de matières organiques montrent des variations à l'échelle du bassin océanique (McMahon *et al.* 2013). Ainsi, les espèces très mobiles pourraient dépendre de sources différentes de celles étudiées au cours de cette thèse. Dans un tel cas de figure, les compositions isotopiques des espèces océaniques et côtières ne seraient simplement pas comparables. Une analyse plus détaillée des relations alimentaires entre différentes communautés d'organismes nécessite de connaître à la fois les variations spatiales de la composition isotopique des sources de matière organique (appelé *isoscape*) dans l'océan Indien tropical et les vitesses de déplacement de ces espèces migratrices. Un *isoscape* a été établi dans l'océan Indien austral à partir de l'analyse des déplacements et des compositions isotopiques d'albatros (*Diomedea exulans*) (Jaeger *et al.* 2010) mais n'a pas encore été établi pour la partie tropicale de l'océan Indien. Une étude menée dans la partie équatoriale des océan Indien et Pacifique a montré une forte corrélation entre les variations latitudinales de $\delta^{15}\text{N}$ et celle des muscles de thon jaune (*T. albacares*) suggérant que le temps de renouvellement des muscles de cette espèce correspond à son temps de résidence dans une bande latitudinale donnée (Lorrain *et al.* 2015). Cette observation rassure quant à la comparabilité des compositions isotopiques d'espèces mobiles et sédentaires, mais d'autres études seraient nécessaires sur les différentes espèces évoquées (dorade coryphène, thon banane et bonite). La synthèse effectuée dans cette partie correspond donc plus à l'initiation d'une démarche qu'à son aboutissement.

2. Analyse topologique des réseaux trophiques

2.1. Principe général de l'analyse topologique des réseaux

Les résultats récoltés au cours de cette étude apportent des informations ayant des implications importantes dans la gestion des écosystèmes. La première étape vers l'utilisation de ces données dans le cadre de modèles prédictifs est la construction de réseaux trophiques les synthétisant. L'intégration de l'ensemble des connaissances sur les relations alimentaires entre espèces au sein d'un réseau est donc à la fois une perspective d'application des études en écologie trophique et une étape préalable à leur utilisation opérationnelle. Les connaissances récoltées dans la partie 2 ne concernent que les grandes espèces et ne sauraient, à elles seules, suffire à la mise en place d'un protocole statistique robuste. Il est néanmoins possible d'initier cette démarche par une première approche exploratoire. Dans ce but, cette partie présente une première analyse topologique appliquée aux réseaux trophiques auxquels appartiennent les prédateurs de haut niveau trophique profonds, océaniques et côtiers faisant l'objet de la partie 2. Cette démarche a permis d'initier une réflexion sur le choix, la signification et la pertinence des indicateurs mathématiques des réseaux, d'établir les premiers éléments descriptifs de référence des deux réseaux construits et d'y explorer la place relative des différents prédateurs de haut niveau trophique étudiés.

2.1.1. Bases de l'analyse topologique

i) Définition

Une fois les relations alimentaires entre différents compartiments d'un écosystème connues, le réseau trophique ainsi obtenu peut être considéré comme un objet mathématique (graphe) composé de nœuds (les espèces ou groupes d'espèces) reliés par des branches (les liens alimentaires). Cette approche, appelée analyse topologique, permet de dégager les caractéristiques structurales des réseaux à travers l'utilisation d'indices variés (Newman 2004; Jordán, Liu & Davis 2006). Ces indices peuvent servir à décrire globalement le réseau trophique et/ou définir la place d'une espèce en son sein. Les premiers essais se sont révélés encourageants quant à la capacité des indices de structure globale issue de l'analyse topologique du réseau trophique à décrire les modifications induites par la pêche (Lotze, Coll & Dunne 2011; Navia *et al.* 2012).

ii) *Caractéristiques structurales générales des réseaux*

La structure générale des réseaux peut être décrite selon sa position sur un gradient en fonction de la proportion de liens aléatoires qui les composent. Cette structure est caractérisée de régulière lorsque le nombre de liens par nœud est constant tandis qu'elle est caractérisée d'aléatoire lorsque les liens sont tirés au hasard entre paires de nœud (Watts & Strogatz 1998) (Figure IX.2). La structure régulière est très connectée localement tandis que la structure aléatoire est très connectée globalement. A partir d'un réseau régulier, un petit nombre de liens peut être tiré de manière aléatoire, formant ainsi les réseaux dits « petit-monde », possédant des caractéristiques intermédiaires (Watts & Strogatz 1998) (Figure IX.2). Ce nom a pour origine la fameuse exclamation proférée lorsque deux personnes inconnues se rendent compte d'un lien relativement court entre elles : « Que le monde est petit ! ». L'idée est que deux personnes inconnues soient connectées par une courte chaîne de connaissances (forte connectivité globale), alors même que la probabilité que deux connaissances d'une personne se connaissent entre elles est élevée (forte connectivité locale).

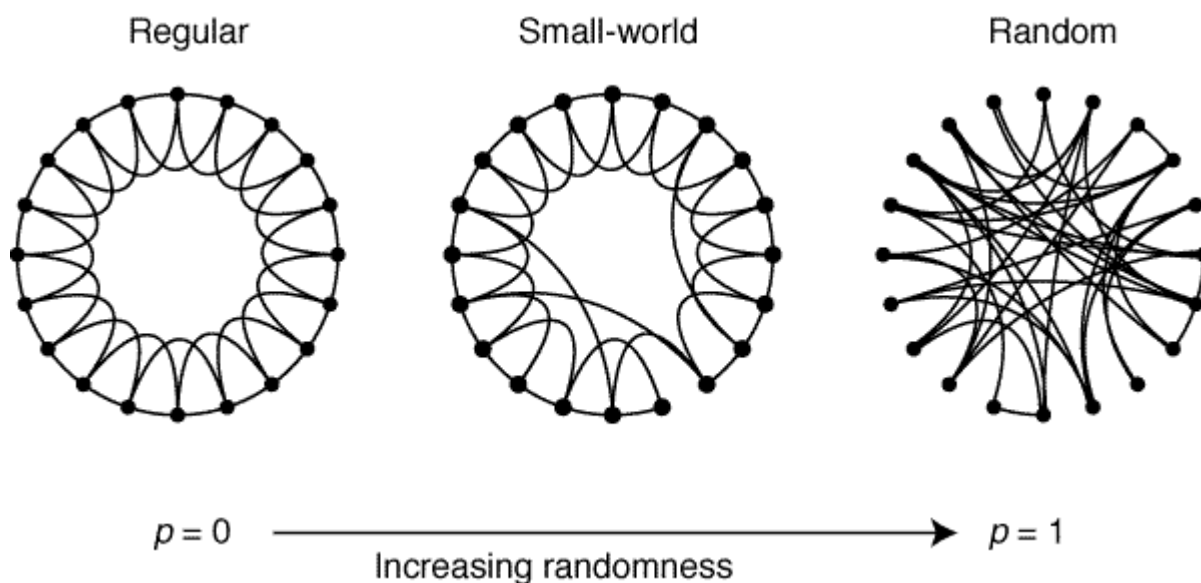


Figure IX.2 : Représentation des trois grands types de structures générales des réseaux. De gauche à droite : régulier, petit-monde et aléatoire (Watts & Strogatz 1998).

iii) *Relation entre complexité et stabilité*

Des travaux théoriques montrent que la relation entre complexité et stabilité des réseaux dépend de leur structure (régulière, petit-monde et aléatoire) ainsi que de leur composition (proportion d'espèces pouvant changer d'alimentation en fonction des circonstances). D'un côté, la stabilité des réseaux construits avec des liens aléatoires entre espèces aux écologies

alimentaires fixes diminuerait avec l'augmentation du nombre d'espèces le composant (May 1972; Chen & Cohen 2001; Kondoh 2003). D'un autre côté, la stabilité d'un réseau du petit-monde composé d'espèces adaptant leurs alimentations aux circonstances augmenterait avec le nombre d'espèces qui le composent (Montoya & Sole 2002; Kondoh 2003).

2.1.2. Objectifs

Pour chacun des deux habitats étudiés au cours de cette thèse (profond et de surface), les objectifs de cette partie sont : **(i)** de construire un modèle de réseau trophique des sources aux prédateurs apicaux, **(ii)** d'en décrire la structure générale et **(iii)** d'en identifier les composants les plus importants. La première étape consistera donc aux regroupements de données sur l'écologie alimentaire de l'ensemble des groupes fonctionnels identifiés dans les estomacs des espèces étudiées précisément dans la partie 2. Puis l'application d'une approche topologique des réseaux permettra d'en établir les premiers descripteurs généraux et d'en identifier les éléments les plus importants.

2.2. Méthodes d'utilisation

2.2.1. Construction des réseaux trophiques

L'écriture matricielle d'un réseau trophique nécessite d'inclure des informations sur les liens alimentaires entre tous les compartiments d'un écosystème, des producteurs primaires jusqu'aux prédateurs apicaux. Classiquement les compartiments considérés correspondent à des regroupements d'espèces aux écologies proches, évitant les redondances fonctionnelles qu'impliquerait la considération de chaque espèce de l'écosystème. La première étape de la construction d'un réseau passe généralement par une analyse de type discriminante permettant de regrouper des espèces au sein de groupes fonctionnels (*e.g.* Navia *et al.* 2010). C'est ce type d'analyse qui a permis par exemple l'identification de trois groupes fonctionnels regroupant les huit espèces épipelagiques exposées en chapitre V. Cette thèse étant cependant centrée sur un nombre limité d'espèces de hauts niveaux trophiques, portant des enjeux sociétaux importants et distincts d'une espèce à l'autre, le choix a été fait d'inclure toutes les espèces étudiées précisément dans la partie 2 sans les regrouper. Le reste du réseau a été construit à partir des proies identifiées dans leurs estomacs. Compte tenu de la faible résolution taxonomique contrainte par l'état de digestion des proies et du manque de connaissances locales sur ces espèces, ces proies ont été regroupées en groupes fonctionnels sur une base bibliographique (Froese & Pauly 2016). Afin de minimiser les *a priori*, les réseaux ainsi construits ne prennent

pas en compte la totalité des espèces présentes autour de La Réunion mais uniquement celles entre lesquelles des liens alimentaires ont pu être établis. Par exemple, les espèces de marlins (famille des Istiophoridae), présentes dans les eaux réunionnaises et appréciées des pêcheurs sportifs ne sont pas représentées ici. De même, certaines proies potentielles non retrouvées dans les estomacs des prédateurs de haut niveau trophique n'ont pas été incluses.

Les réseaux peuvent être exprimés de différentes manières : binaire (chaque lien est codé par 0 ou 1), pondérée (chaque lien est associé à un poids exprimé comme une variable continue) et/ou orientée (les liens ne sont alors pas réciproques). Compte tenu des informations apportées par la partie 2, concernant l'importance relative des catégories de proies dans l'alimentation des prédateurs, les réseaux étudiés ici sont exprimés de manière pondérée par les proportions en abondances numériques de chaque proie dans l'alimentation de ses prédateurs de haut niveau trophique. Les proies retrouvées dans les estomacs des espèces sur lesquelles se concentre cette étude étant hétérotrophes, les liens avec les producteurs primaires ont été complétés par des données bibliographiques (Froese & Pauly 2016).

2.2.2. Indices utilisés

Trois types d'indices ont été utilisés en fonction de leur mode de calcul et de leur utilisation : des indices à petite (centrés sur un nœud) et moyenne (tenant compte des nœuds voisins) échelle apportent des informations sur l'importance relative de chaque espèce ou groupe d'espèces au sein de leur réseau, tandis que des indices dits à large échelle décrivent la structure générale d'un réseau, permettant la comparaison de plusieurs réseaux entre eux.

i) Densité, connectance, longueur du réseau et regroupement

La densité (D) de liens correspond au nombre moyen de liens par nœud :

$$D = \frac{E}{N} \quad (8)$$

Avec E le nombre de liens observés et N le nombre de nœuds.

La connectance (Con), correspond au nombre d'interactions observées, divisé par l'ensemble des connections possibles au sein d'un réseau et se calcule avec la formule suivante :

$$\text{Con} = \frac{2E}{N(N-1)} \quad (9)$$

Dans un réseau pondéré, la distance entre deux nœuds adjacents est exprimée comme l'inverse du poids du lien qui les relie. La distance entre deux nœuds non adjacents sera alors calculée comme le chemin (somme des distances entre nœuds adjacents nécessaires pour les relier) le plus court les séparant :

$$d_{ij} = \min\left(\frac{1}{p_{ih}} + \dots + \frac{1}{p_{hj}}\right) \quad (10)$$

Où h représente les nœuds intermédiaires reliant i et j et p_{ih} la proportion en abondance numérique de i dans l'alimentation de h ou de h dans l'alimentation de i.

La longueur d'un réseau (L), indicatrice de la quantité d'interactions indirectes établies dans un réseau, se calcule alors comme la moyenne des distances reliant l'ensemble des nœuds qui le composent. Cet indice est utilisé pour exprimer la connectivité globale d'un réseau. Il sera donc élevé pour des réseaux de type régulier et faible pour des réseaux de types petit-monde et aléatoire.

$$L = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{i < j} d_{ij} \quad (11)$$

Le dernier coefficient utilisé est appelé regroupement (*clustering*) (CC) et correspond à la probabilité que deux nœuds connectés à un troisième soit connectés entre eux. L'idée générale de son calcul réside dans la détermination du nombre de triangles (trois nœuds connectés entre eux) divisé par le nombre de triplets possibles. Une version adaptée aux réseaux pondérés est proposée par Opsahl & Panzarasa (2009). Le regroupement est une mesure pouvant indiquer le degré de similarité fonctionnelle au sein d'un réseau, et de ce fait pourrait ainsi être considéré comme un proxy de la redondance fonctionnelle. Les réseaux trophiques avec de fortes valeurs de CC sont très interconnectés et une plus grande redondance fonctionnelle y est donc attendue. Cet indice est donc une mesure de la connectivité locale au sein d'un réseau : élevé pour des réseaux de type régulier et petit-monde et faible pour des réseaux aléatoires.

ii) *Degré, indices de proximité (closeness), de centralité (betweenness) et de clef de voûte (keystoness)*

L'importance relative d'une espèce ou groupe d'espèces au sein d'un réseau peut-être exprimée de plusieurs manières, formant un gradient de complexité de calcul. Beaucoup de ces indices portent des noms néologiques anglais difficiles à traduire en français, formés par un nom suivi du suffixe '-ness' exprimant « la capacité à ». Par exemple '*closeness*' exprime la capacité d'être proche, et il est traduit en français par « proximité ». Parmi l'ensemble des indices disponibles (Newman 2004; Estrada 2007; Jordán, Liu & Mike 2009; Bauer, Jordán & Podani 2010), le degré, *closeness*, *betweenness*, *keystoness* et ses dérivés ont été choisis en considérant leur occurrence d'utilisation dans la littérature, leur simplicité, leur colinéarité minimale et leur robustesse aux erreurs de construction du réseau (ajout de liens non importants ou omission de liens importants) (Jordán, Liu & Davis 2006; Fedor & Vasas 2009).

L'indice calculé à la plus petite échelle est aussi le plus intuitif. Il s'agit du degré d'un nœud (D_i) correspondant simplement aux nombres de liens qui y sont connectés.

L'indice de proximité, ou *closeness*, d'un nœud i (C_i) correspond à l'inverse de la distance moyenne entre celui-ci et l'ensemble des autres nœuds composant le réseau. Cet indice mesure la proximité d'un nœud aux autres : faible pour un nœud isolé et important pour un nœud proche de tous les autres.

$$C_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}} \quad (12)$$

L'indice de centralité, ou *betweenness*, d'un nœud i (B_i) est basé sur le calcul du nombre de fois où celui-ci est placé sur le plus court chemin entre paire de nœuds j et k :

$$B_i = \frac{2 \sum_{j \leq k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)} \quad (13)$$

Où $i \neq j$ et k , g_{jk} est le nombre de plus courts chemins entre j et k (pouvant être égal à 1) et $g_{jk}(i)$ est le nombre de ces plus courts chemins passant par i . Le dénominateur est le double du nombre de paires de points sans i (le nombre de combinaisons de deux éléments parmi $N-1$). Cet indice donne des renseignements sur la capacité d'un nœud à connecter les autres entre eux.

Enfin, l'indice de clef de voûte, ou *keystoness*, d'un nœud i (K_i) est défini par :

$$K_i = \underbrace{\sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bu,c})}_{K_{bu,i}} + \underbrace{\sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{td,e})}_{K_{td,i}} \quad (14)$$

$$K_i = K_{bu,i} + K_{td,i}$$

Où n est le nombre de prédateurs consommant l'espèce i , d_c est le nombre de catégories de proies consommées par le prédateur c et $K_{bu,c}$ est l'indice d'influence ascendante du prédateur c . Symétriquement, m est le nombre de proies consommées par l'espèce i , f_e est le nombre de prédateurs consommant la proie e et $K_{td,e}$ est l'indice d'influence descendante de la proie e . Pour le nœud i , la première somme de l'équation 6 quantifie son influence ascendante ($K_{bu,i}$) tandis que la deuxième quantifie son influence descendante ($K_{td,i}$). L'indice général K_i donne une indication sur les extinctions secondaires induites par la suppression de l'espèce ou du groupe d'espèce i et a été calculé à l'aide du logiciel FLKS 2 en considérant que l'influence ascendante d'un prédateur apical et celle descendante d'un producteur primaire sont nulles (Jordán, Takacs-santa & Molnar 1999).

iii) Niveau trophique

En plus des indices développés spécifiquement pour l'analyse de réseau comme objet mathématique, le niveau trophique d'un consommateur i (T_i) a été calculé comme la moyenne des niveaux trophiques de ses proies pondérés par leurs proportions dans son alimentation :

$$T_i = 1 + \sum_{j=1}^N p_j T_j \quad (15)$$

2.3. Application aux réseaux trophiques marins autour de La Réunion

2.3.1. Descriptions générales des deux réseaux

Les caractéristiques générales des deux réseaux trophiques étudiés autour de La Réunion sont synthétisées dans le Tableau XI.2. Les deux réseaux étudiés présentent des densités du même ordre de grandeur ($D = 2,7$ pour le réseau profond et $D = 2,8$ pour le réseau de surface) mais ne possédant pas le même nombre d'éléments (avec 19 compartiments profonds et 32 compartiments de surface). Le réseau trophique profond présente une plus grande connectance

(avec 30 % de l'ensemble des liens possibles) que celui auquel appartiennent les espèces de surface (qui réalise 18 % des liens possibles). De plus, le réseau profond est significativement plus court que le réseau trophique de surface (Student test : $t_{df=1332} = 4,2$, $p < 0,001$) (Tableau XI.2). Enfin, le réseau de surface présente un coefficient de regroupement deux fois supérieur à celui du réseau profond ($CC = 0,24$ et $CC = 0,12$ respectivement).

Tableau IX.2 : Caractéristiques générales des deux réseaux étudiés : nombre de nœuds, N ; nombre de liens observés, E ; densité en liens (D), connectance (Con), longueur moyenne des chaînes trophiques (L) et regroupement (CC).

Réseau	N	E	D	Con	L	CC
Surface	32	90	2,8	0,18	$3,1 \pm 1,7$	0,24
Profond	19	51	2,7	0,30	$2,6 \pm 1,8$	0,12

2.3.2. Réseau trophique profond

Les caractéristiques topologiques des composants du réseau trophique profond sont reportées dans le Tableau IX.3. Le phytoplancton est le compartiment présentant les plus fortes valeurs de centralité, de proximité et de clef de voûte, indiquant qu'il est le plus central (le plus connecté aux autres), celui qui crée le plus de liens et celui dont la suppression entraînerait le plus de disparitions secondaires. Parmi les autres nœuds, les crevettes pélagiques et petits poissons mésopélagiques (de niveaux trophiques intermédiaires) présentent des degrés, des indices de centralité et de proximité élevés, tandis que les prédateurs apicaux ne présentent pas de caractéristiques particulières. Les espèces étudiées dans le chapitre VI présentent des places équivalentes au sein du réseau avec des valeurs de D, B (hormis pour *E. illustris*), C et K du même ordre de grandeur (Tableau IX.3). Bien qu'aucun des quatre indices principaux (D, B, C et K) ne soit significativement corrélé avec le niveau trophique ($p > 0,05$ pour les quatre tests de Kendall), la tendance générale semble indiquer une prédominance de l'importance topologique des niveaux trophiques inférieurs dans le réseau trophique profond (Figure XI.3).

Tableau IX.3 : Caractéristique de chaque nœud du réseau trophique profond (entre 100 m et 600 m de fond) : niveau trophique, T ; degré, D ; centralité (*betweenness*), B ; proximité (*closeness*), C ; clef de voûte (*keystone*) total, K ; ascendant, Kbu et descendant, Ktd.

Nœud	T	D	B	C (x1000)	K	Kbu	Ktd
<i>E. coruscans</i>	3,5	5	0	23	1,6	0,0	1,6
<i>E. illustris</i>	3,5	6	52	25	1,9	0,0	1,9
<i>S. megalops</i>	3,5	6	0	23	2,6	0,0	2,6
<i>E. carbunculus</i>	3,3	6	0	23	1,6	0,0	1,6
<i>P. argyrogrammicus</i>	3,3	6	0	23	2,3	0,0	2,3
<i>P. multidens</i>	3,3	3	0	20	0,6	0,0	0,6
<i>B. decadactylus</i>	3,2	5	0	25	1,3	0,0	1,3
Poissons benthiques	3,0	3	3	12	1,3	0,3	1,0
Octopoda	3,0	4	42	14	1,5	0,5	1,0
Teuthida	2,9	9	0	23	1,8	1,1	0,8
Poissons mésopélagiques	2,5	8	44	30	1,6	1,1	0,5
Juveniles d'espèces récifales	2,5	8	17	24	2,2	1,7	0,5
Brachyura	2,0	6	0	26	1,2	1,0	0,1
Salpes	2,0	4	0	26	0,7	0,5	0,1
Crevettes pélagiques	2,0	8	54	31	1,5	1,4	0,1
Benthos	2,0	3	33	13	3,9	2,9	1,0
Crustacés pélagiques	2,0	4	15	28	3,2	3,1	0,1
Phytoplancton	1,0	7	67	31	13,1	13,1	0,0
Sédiment	1,0	1	0	12	3,9	3,9	0,0

2.3.3. Réseau trophique de surface

Contrairement au réseau profond, l'importance relative de chaque espèce ou groupe d'espèces dans le réseau de surface dépend de l'indice utilisé (Tableau IX.4). Les degrés les plus importants concernent le requin tigre (*G. cuvier*, D = 16), les calmars (Teuthida, D = 11), les autres Elasmobranches (du type requins de récifs et raies, D = 10) et le requin bouledogue (*C. leucas*, D = 9). Les plus hauts niveaux de *betweenness* et *closeness* sont observés chez les carnivores côtiers, les planctonophages côtiers, les crustacés épipélagiques faisant partie du zooplancton et le phytoplancton. Enfin, la *keystone* est maximale pour le requin tigre (*G. cuvier*, K = 19,7) et le phytoplancton (K = 13,4), suivi par le requin bouledogue (*C. leucas*, K = 6,3) et le sédiment (K = 5,8).

De grandes disparités sont observées dans l'importance de la place des espèces étudiées dans le chapitre IV au sein de leur réseau trophique. En effet, les requins tigre et bouledogue

présentent des valeurs d'indices topologiques bien supérieures à celles des autres espèces. Parmi les prédateurs de haut niveau trophique de surface, les thons jaunes (*T. albacares*) et banane (*A. solandri*) présentent les plus faibles valeurs d'indices d'importance topologique (par exemple $K = 1,0$ et $K = 0,7$ respectivement) (Figure IX.4).

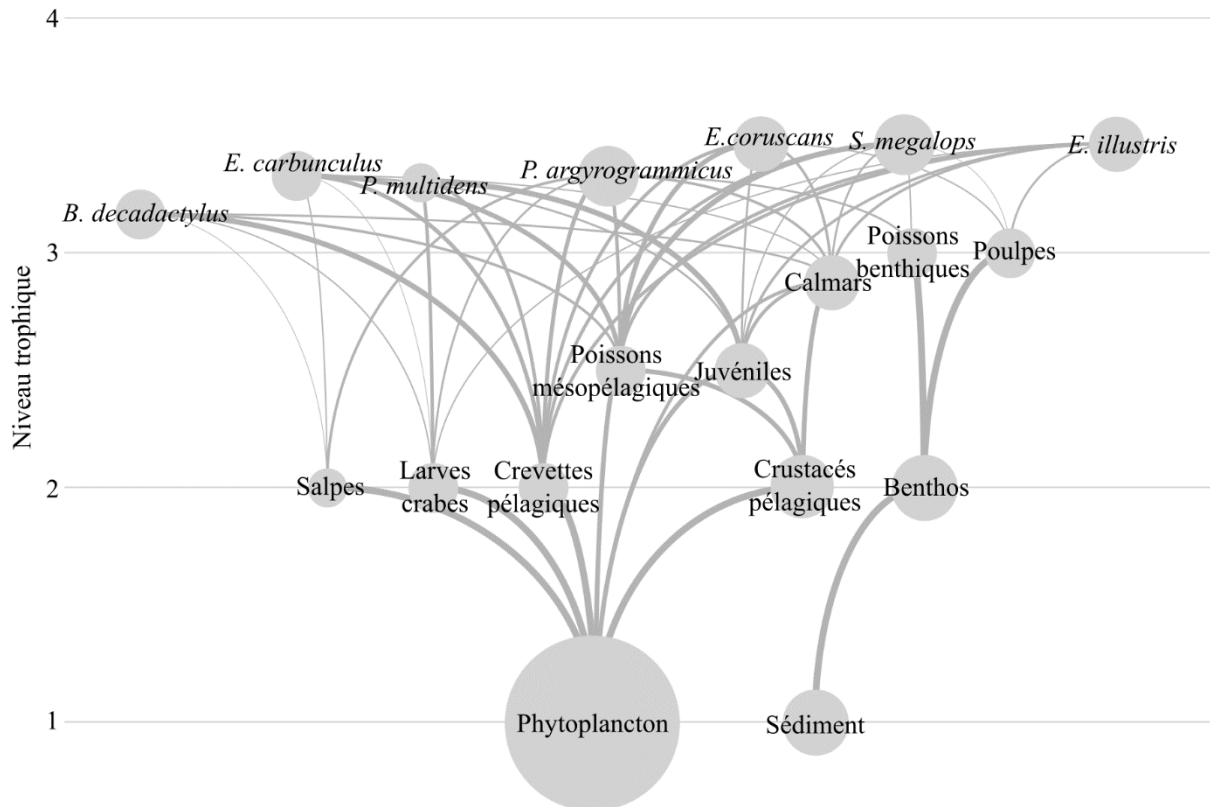


Figure IX.3 : Schéma du réseau trophique auquel appartiennent les espèces profondes pêchées entre 100 et 600 m de fond sur les pentes de l'île de La Réunion. La position verticale de chaque nœud correspond à son niveau trophique et sa taille dépend de son importance topologique (exprimée à l'aide de l'indice clef de voûte *keystone* – voir texte). L'épaisseur de chaque lien indique l'intensité relative des relations alimentaires. Graphique réalisé à l'aide du logiciel Ecopath with Ecosim (EwE 6.5).

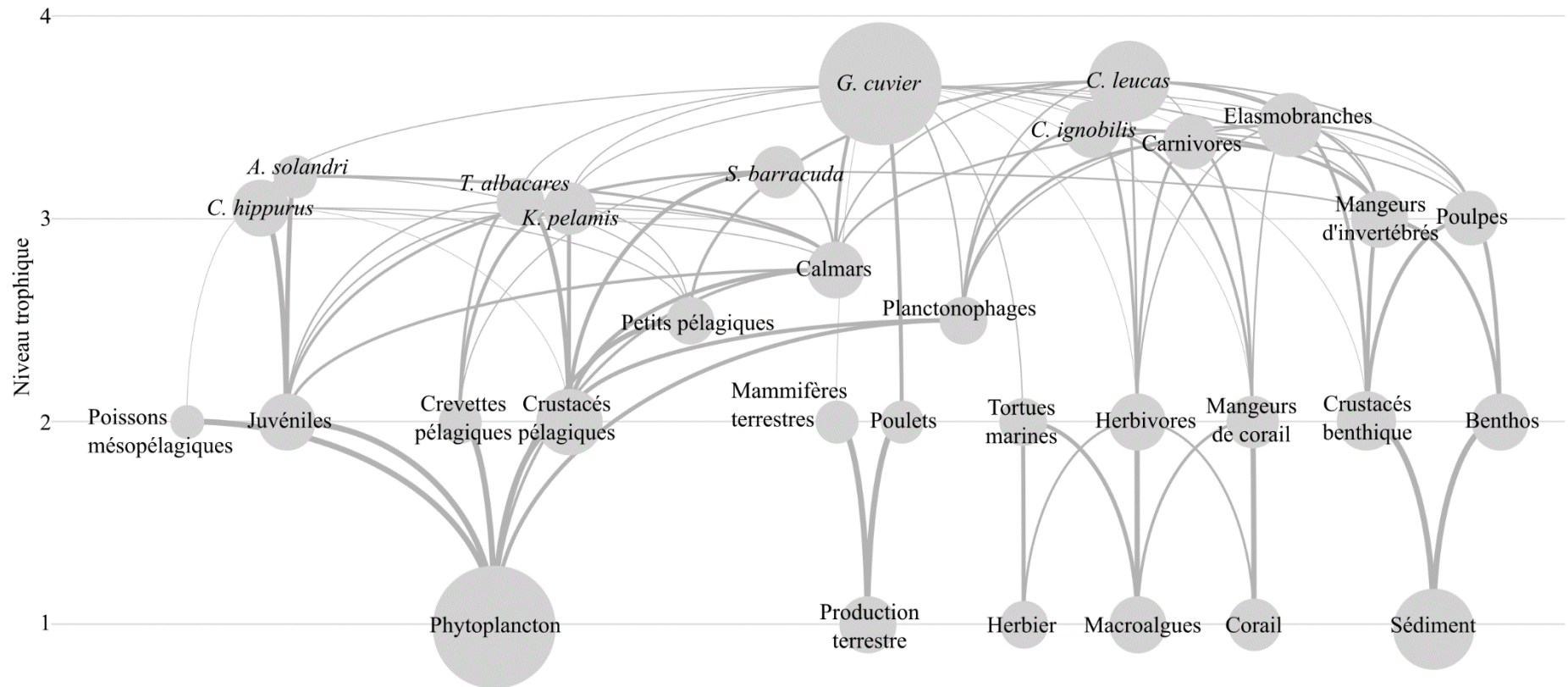


Figure XI.4 : Schéma du réseau trophique auquel appartiennent les espèces de surface (pélagiques et côtière) de l'île de La Réunion. La position verticale de chaque nœud correspond à son niveau trophique et sa taille dépend de son importance topologique (exprimée à l'aide de l'indice clef de voûte *keystone* – voir texte). L'épaisseur de chaque lien indique l'intensité relative des relations alimentaires. Graphique réalisé à l'aide du logiciel Ecopath with Ecosim (EwE 6.5).

Tableau IX.4 : Caractéristique de chaque nœud du réseau trophique de surface : niveau trophique, T ; degré, D ; centralité (*betweenness*), B ; proximité (*closeness*), C ; clef de voûte (*keystoness*) total, K ; ascendant, Kbu et descendant, Ktd.

Noeud	T	D	B	C (x1000)	K	Kbu	Ktd
<i>C. leucas</i>	3,7	9	9	12	6,3	0,0	6,3
<i>G. cuvier</i>	3,7	16	84	11	19,7	0,0	19,7
Elasmobranches	3,5	10	4	10	3,7	0,2	3,5
<i>C. ignobilis</i>	3,4	6	0	13	2,1	0,1	2,1
Carnivores	3,4	7	179	13	1,9	0,3	1,5
<i>S. barracuda</i>	3,2	5	0	12	1,3	0,0	1,3
<i>A. solandri</i>	3,2	3	0	12	0,7	0,0	0,7
<i>T. albacares</i>	3,1	5	0	12	1,0	0,1	0,9
<i>C. hippurus</i>	3,1	6	0	12	2,1	0,1	2,0
<i>K. pelamis</i>	3,1	7	0	12	1,4	0,2	1,2
Poulpe	3,0	6	0	9	1,7	0,5	1,1
Mangeurs d'invertébrés	3,0	8	105	11	2,2	1,1	1,1
Calmars	2,8	11	99	13	2,1	1,6	0,5
Petits poissons pélagiques	2,5	6	16	13	1,2	0,9	0,3
Planctonophages Juvéniles d'espèces récifales	2,5	7	170	15	1,2	0,9	0,3
Mangeurs de coraux	2,0	7	53	13	2,2	2,1	0,1
Herbivores	2,0	6	30	10	1,6	0,8	0,8
Crustacés pélagiques	2,0	8	80	11	2,2	0,9	1,3
Poissons mésopélagiques	2,0	8	165	15	3,8	3,6	0,1
Tortues marines	2,0	2	0	13	0,4	0,2	0,1
Mammifères terrestres	2,0	3	30	8	0,9	0,1	0,8
Poulets	2,0	2	0	6	0,6	0,1	0,5
Crustacés benthiques	2,0	2	58	6	0,6	0,1	0,5
Crevettes pélagiques	2,0	5	37	10	2,5	2,0	0,5
Benthos	2,0	4	0	13	0,8	0,7	0,1
Herbier	2,0	3	27	10	2,3	1,8	0,5
Macroalgues	1,0	2	0	7	1,2	1,2	0,0
Production terrestre	1,0	3	62	10	2,0	2,0	0,0
Sédiment	1,0	2	30	6	2,1	2,1	0,0
Phytoplancton	1,0	2	3	9	5,8	5,8	0,0
Corail	1,0	7	127	15	13,4	13,4	0,0
	1,0	2	0	9	1,5	1,5	0,0

2.4. Interprétation

Les premiers éléments disponibles indiquent que le réseau trophique profond est formé de chaînes trophiques plus courtes et plus denses que celles formant le réseau composé d'espèces de surface. Les éléments les plus centraux du réseau profond correspondent aux niveaux trophiques inférieurs, notamment le phytoplancton qui forme le compartiment clef de voûte de ce réseau. Ce résultat est en accord avec les données isotopiques qui ont mis en évidence la forte dépendance des espèces profondes vis-à-vis de la production primaire phytoplanctonique. Les groupes clefs de voûte du réseau trophique de surface se répartissent aux deux extrêmes des chaînes alimentaires : il s'agit du phytoplancton et du requin tigre *G. cuvier*, suivis secondairement par le sédiment et le requin bouledogue *C. leucas*. Ainsi les espèces profondes étudiées dans le Chapitre VI présentent-elles des places similaires dans leur réseau trophique tandis qu'une grande hétérogénéité a été observée chez les prédateurs de haut niveau trophique de surface étudiés dans le Chapitre V.

2.4.1. Indices structuraux des réseaux trophiques autour de La Réunion

En réduisant les redondances fonctionnelles entre espèces (connectivité locale), les pêches modifieraient la structure des réseaux trophiques, les faisant passer de type petit-monde au type aléatoire (Navia *et al.* 2012). Quelques écosystèmes naturels ont été décrits comme ayant une structure de type petit-monde (Montoya & Sole 2002; Williams *et al.* 2002; Gaichas & Francis 2008), mais leurs évolutions temporelles sont encore peu documentées. Dans la mer Adriatique en Méditerranée, une reconstruction historique des réseaux trophiques marins a montré une forte diminution de la connectance, de la densité de liens et de la longueur des chaînes trophiques avec l'augmentation de l'effort de pêche (Lotze, Coll & Dunne 2011). Des simulations suggèrent une grande robustesse des réseaux écologiques aux suppressions aléatoires d'espèces (représentant des perturbations diffuses, du type pollution) mais sont très sensibles à la suppression d'espèces y ayant des positions structurales prépondérantes (appelée clef de voûte, représentant des perturbations sélectives telle que la pêche) (Solé & Montoya 2001; Navia *et al.* 2012). Ce type de changement structurel affecte les écosystèmes, les rendant plus sensibles à de nouvelles perturbations (invasion par une nouvelle espèce, conséquences importantes de l'extinction d'une espèce présente, etc.), augmentant ainsi la probabilité d'extinctions secondaires, même à des taux limités de réduction du nombre d'espèces (Montoya, Solé & Rodriguez 2001; Dunne, Williams & Martinez 2004). La diminution de la redondance fonctionnelle entre espèces étant diffuse, elle est parfois difficile à percevoir. Son

identification est cependant importante dans la mesure où ses effets ne sont pas linéaires mais présentent plutôt des phénomènes de seuils (*i.e.* ses conséquences sont limitées jusqu'à un certain seuil et très marquées au-delà). Une métaphore possible est celle des « rivets » (représentant les espèces). Sur une aile d'avion, il y a plus de rivets que nécessaire pour en assurer l'intégrité. Il est donc possible d'en retirer un certain nombre sans que l'aile ne casse. Cependant à partir d'un certain seuil, la suppression d'un rivet peut entraîner la dislocation de l'aile. L'enjeu des indices servant à décrire la bonne santé d'un milieu est donc de parvenir à détecter la diminution du nombre de rivets avant l'apparition de conséquences importantes et irréversibles. Il est ainsi conseillé de ne pas focaliser les mesures de gestion uniquement sur les espèces d'intérêt commercial mais d'étendre la réflexion aux espèces structurellement importantes, maintenant les caractéristiques topologiques des réseaux trophiques (Gaichas & Francis 2008; Navia *et al.* 2012; Heymans *et al.* 2014).

Cette étude correspondant à la première tentative d'évaluation quantitative de la structure des réseaux trophiques marins autour de La Réunion, les résultats présentés dans le Tableau IX.3 permettent l'établissement de valeurs initiales de quelques indices qui sont des candidats pertinents pour répondre aux objectifs de la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM). En particulier, le coefficient de regroupement (*clustering*) et la longueur des chaînes trophiques permettent de décrire la structure (régulière, petit-monde et aléatoire) des réseaux trophiques, rendant compte de la vitesse et de l'échelle de propagation d'une perturbation en leur sein (Watts & Strogatz 1998; Navia *et al.* 2012). Le principe serait alors de pouvoir suivre ces indices sur plusieurs années afin d'identifier la direction d'évolution des écosystèmes marins autour de l'île. Une augmentation de la densité, de la connectance, et du coefficient de regroupement ainsi que la diminution de la longueur du réseau, indiqueraient une amélioration des caractéristiques structurelles de ces écosystèmes car elles reflèteraient un accroissement de leur résistance aux perturbations.

2.4.2. Compartiments clefs de voûte

Les indices utilisés dans l'analyse topologique permettent de caractériser la capacité d'un compartiment à former des interactions alimentaires au sein d'un réseau, donc d'en quantifier la contribution relative dans la complexité générale du système. L'interprétation des résultats de l'analyse topologique pourrait donc se faire en termes de capacité d'un compartiment à stabiliser l'écosystème auquel il appartient. Les écosystèmes étant dynamiques, l'importance d'une espèce donnée peut, elle aussi, varier dans le temps et dans l'espace. En réduisant la

redondance fonctionnelle des espèces, les activités humaines en modifient l'importance relative. La réduction du nombre d'espèces appartenant à un groupe fonctionnel donné, induite par les activités de pêche, augmente l'importance des espèces restantes, porteuses de rôles de plus en plus uniques. De ce fait, la modification des écosystèmes par la pêche peut rendre des espèces clefs de voûte alors qu'elles ne l'étaient pas initialement.

Dans le cas présent, les deux réseaux étudiés présentent des structures très différentes : le phytoplancton est le compartiment le plus central du réseau profond tandis qu'une grande part de la complexité du réseau trophique de surface est portée par les requins tigre (*G. cuvier*) et bouledogue (*C. leucas*) (en plus des compartiments sources : le phytoplancton et la matière organique sédimentaire). Cette observation va dans le sens d'un écosystème profond structuré principalement par des processus ascendants (par le bas) et de l'existence de processus descendants importants dans l'écosystème de surface, sans en faire la démonstration complète (qui nécessiterait la prise en compte de la biomasse, des effets comportementaux indirects, etc.). La gestion des populations de requins tigre et bouledogue est donc à considérer avec vigilance car elle ne serait pas anodine sur l'intégrité des réseaux trophiques côtiers au vu des résultats présentés ici.

L'importance structurelle des espèces de requins de haut niveau trophique observée ici concorde avec les résultats observés dans d'autres écosystèmes, tel que dans le Golfe de Tortugas sur la côte Pacifique de la Colombie (Navia, Cortés & Mejía-Falla 2010) ou encore dans l'état du Paraná dans le sud du Brésil (Bornatowski *et al.* 2014b). Ceci suggère que l'intensité des processus descendants induite par les quelques prédateurs de hauts niveaux trophiques serait bien plus importante que celle portée par les prédateurs intermédiaires, ou mésoprédateurs, qui présentent des positions topologiques de seconde importance (Navia, Cortés & Mejía-Falla 2010). La suppression des requins bouledogue, marteau (*Sphyrna lewini*) et tigre du modèle trophique du Golf de Tortugas entraîne une diminution de son indice de regroupement d'un facteur huit, traduisant l'impact important induit par quelques espèces seulement (Navia *et al.* 2012). En d'autres termes, la suppression de trois espèces, sur les 250 considérées, implique une diminution importante de la redondance fonctionnelle au sein du réseau trophique du Golf de Tortugas. D'après ces analyses, la suppression du niveau trophique apical induirait plus d'effets indirects que celle des mésoprédateurs. Autour de La Réunion, le requin bouledogue (*C. leucas*) et la carangue grosse tête (*C. ignobilis*) présentent un fort chevauchement alimentaire (voir Chapitre V) mais des positions topologiques différentes, avec

une plus grande contribution du requin bouledogue dans la complexité du réseau trophique. L'ensemble des espèces prédatrices ne semble donc pas contribuer de manière homogène aux processus descendants structurant les écosystèmes (Navia, Cortés & Mejía-Falla 2010; Bornatowski *et al.* 2014b). Si la pêche préventive des requins bouledogue s'avère efficace pour la réduction de leur population aux abords de La Réunion, l'importance relative de la carangue grosse tête au sein de l'écosystème pourrait augmenter.

Ces résultats topologiques contrastent cependant avec ceux issus de modèles écosystémiques dynamiques. En effet ce type de modèle a été utilisé afin d'étudier les conséquences d'une variation d'abondance d'une espèce ou d'un groupe d'espèces sur les abondances des autres compartiments de l'écosystème étudié, et ainsi d'identifier des espèces ou groupes clefs de voûte (Libralato, Christensen & Pauly 2006). Cette méthode a permis de déterminer les groupes clefs de voûte dans de nombreux écosystèmes, dont les Galápagos (Ruiz & Wolff 2011), l'est Australien (Griffiths *et al.* 2010), le sud du Brésil (Gasalla, Rodrigues & Postuma 2010) ou dans le centre du Pacifique (Kitchell *et al.* 2002). Contrairement aux résultats des analyses topologiques, la majorité de ces études ne permettent pas de mettre en évidence une influence particulièrement forte des requins de haut niveau trophique sur les écosystèmes, qui semblent plus structurés par des organismes de niveau intermédiaire comme les calmars (Teuthida) ou les poissons mésopélagiques (Familles Gonostomatidae, Myctophidae, Sternoptychidae) (Gasalla, Rodrigues & Postuma 2010; Griffiths *et al.* 2010). En se basant sur le regroupement de trois espèces écologiquement différentes (*Carcharhinus galapagensis*, *Triaenodon obesus* et *Heterodontus quoyi*), l'étude de Ruiz & Wolff (2011) a cependant documenté l'importance de ce groupe aux Galápagos.

Il convient de nuancer ici l'importance attribuée au requin tigre (*G. cuvier*). Effectivement, compte tenu des incertitudes concernant l'origine des proies retrouvées dans les estomacs de cette espèce, le choix a été fait de construire un réseau trophique de surface en considérant l'ensemble des catégories de proies qui y ont été identifiées. Mais il est probable qu'une partie non négligeable (environ 13 %) des proies retrouvées proviennent d'interactions avec des activités humaines (animaux terrestres, déchets de pêche) (voir Chapitre IV). Dans ce cas, l'analyse présentée ici surestime la capacité du requin tigre à réguler les populations de ses proies en omettant l'existence d'autres prédateurs de celles-ci, notamment les humains. Les espèces océaniques migratrices (divers thons, dorades coryphènes, marlins, etc.) possèdent des caractéristiques hydrodynamiques rendant peu probable leur prédation active par les requins

tigre moins rapides. Les restes de ces espèces retrouvées dans les estomacs de *G. cuvier* pourraient alors provenir d'une prédation passive (déprédation sur des engins de pêche, individus morts). Dans ce cas de figure, ce n'est pas le requin tigre qui régulerait les populations de ces espèces mais les pêcheries humaines et autres sources de mortalité (maladie, etc.). De la même manière, l'effet régulateur des requins tigre sur les populations de volailles (*Gallus gallus domesticus*) est discutable car provenant très certainement d'actes charognards. Le réseau présenté ici correspond donc à la situation très anthropisée de la côte ouest réunionnaise et non à une description d'interactions naturelles. Les premières estimations d'indices de structures des réseaux trophiques effectuées correspondent à la description d'un écosystème perturbé et ne doivent donc pas être considérées comme des valeurs reflétant un milieu en bon état écologique. Cependant elles peuvent servir de point initial pour un futur suivi temporel de la direction d'évolution de l'écosystème côtier réunionnais.

2.4.3. Limites

L'approche utilisée d'analyse topologique se concentre sur la place et les relations entre objets supposés fonctionnellement équivalents au sein d'un réseau. L'étape de construction d'un réseau influence donc considérablement les résultats de ce genre d'analyse. L'ébauche proposée ici conserve les espèces de prédateurs comme des éléments indépendants afin de comparer leurs importances relatives tandis que leurs proies ont été considérées sous forme de groupes fonctionnels. De même, les relations alimentaires entre les espèces étudiées dans la Partie 2 et leurs proies sont issues de l'analyse de leurs contenus stomacaux, tandis que les relations entre leurs proies et les producteurs primaires ont été compilées à partir de données bibliographiques (Froese & Pauly 2016). Ainsi, la précision des groupes et de leurs interactions est hétérogène et croît avec le niveau trophique : plus grande précision des hauts niveaux trophiques et plus faible pour la base du réseau. Cette hétérogénéité pourrait influencer les valeurs des indices d'importance utilisés, mais elle est très courante dans les études appliquées aux écosystèmes naturels car elle reflète des niveaux de connaissance et de compréhension inégaux selon les organismes (*e.g.* Colléter *et al.* 2012). De plus, il semblerait exister une relation en forme de cloche (*i.e.* croissante puis décroissante) entre la performance des modèles écosystémiques et le degré de précision de leur construction. Ainsi, considérer l'ensemble des espèces séparément ou trop les regrouper, parfois sans fondement très fort, réduit la performance des modèles, qui est optimale pour une précision de construction intermédiaire (espèces regroupées en groupes fonctionnels pertinents) (Fulton, Smith & Johnson 2003). Ceci met en exergue l'importance de considérer les questions de regroupement d'espèces en

profondeur. Ce constat souligne aussi les efforts qui restent à poursuivre pour améliorer les connaissances sur l'écologie des espèces, y compris pour celles qui n'ont pas d'intérêt halieutique direct.

Chapitre X Perspectives et priorités de recherche

La science ne poursuit jamais l'objectif illusoire de rendre ses réponses définitives ou même probables. Elle s'achemine plutôt vers le but infini encore qu'accessible de toujours découvrir des problèmes nouveaux, plus profonds et plus généraux, et de soumettre ses réponses toujours provisoires, à des tests toujours renouvelés et toujours affinés.

K. Popper

1. Amélioration des connaissances sur les transferts énergétiques

Le degré d'interprétation des résultats issus de l'analyse des contenus stomacaux et des compositions isotopiques des prédateurs marins de haut niveau trophique échantillonnés autour de l'île de La Réunion est limité par des lacunes dans les connaissances des outils méthodologiques utilisés, ainsi que sur les organismes en interaction avec les modèles biologiques étudiés. Les quelques pistes de réflexions présentées ci-après concernent des aspects méthodologiques (précisions de certains paramètres en lien avec les isotopes stables et proposition d'approches méthodologiques complémentaires) et les compartiments biologiques à cibler prioritairement dans de futurs travaux.

1.1. Requis méthodologiques pour l'interprétation des isotopes stables

Diverses sources de variations des compositions isotopiques des organismes ont été évoquées dans le chapitre III. Un bon indicateur devant être par définition discriminant, ces sources de variations sont à la fois un prérequis nécessaire à l'utilisation des isotopes stables comme des marqueurs de l'écologie trophique des organismes, et des biais à leur interprétation non-équivoque. Ainsi les ratios isotopiques du carbone et de l'azote des sources de matière organique présentent des variations à large échelle spatiale (bassin océanique) ainsi qu'avec la profondeur. Cette variation permet leur utilisation comme indicateur de changement de zone d'alimentation des organismes (*e.g.* Kernaléguen *et al.* 2012). De plus, les taux de renouvellement, influençant le temps d'incorporation isotopique, varient selon les tissus considérés. De ce fait, l'échantillonnage de plusieurs tissus au même moment peut renseigner sur des modifications temporelles du régime alimentaire des consommateurs (*e.g.* Matich & Heithaus 2014). Un taux d'enrichissement isotopique prévisible entre un mélange de proies et leur prédateur permet de quantifier la composition de l'alimentation moyenne de ce dernier via l'utilisation d'outils statistiques bayésiens appelés modèles de mélange (*e.g.* Daly, Froneman & Smale 2013). Les prérequis sont donc importants afin de pouvoir séparer ces différents effets.

En particulier, des études en milieu contrôlé ont montré que les taux d'enrichissement isotopique entre deux niveaux trophiques dépendent de la nature des proies et de l'espèce de prédateur (Hussey *et al.* 2010; Kim *et al.* 2012b). L'utilisation, attrayante, des modèles de

mélange permettant de palier le problème du manque de représentativité des dernières prises alimentaires, relativement au régime alimentaire moyen d'un prédateur généraliste, nécessite donc de définir préalablement des taux d'enrichissement précis pour chaque espèce considérée.

Maintenir des espèces de grande taille en milieu contrôlé pose des problèmes matériels évidents, auxquels répondent parfaitement les structures d'aquaculture et les aquariums. A titre d'illustration, l'aquarium de La Réunion offre des infrastructures permettant d'envisager ce genre d'expérience. La mise en place de programmes de recherches au sein de structures ouvertes au public offrirait d'excellentes opportunités à la fois scientifiques et pédagogiques, comme le prouve le retour d'expérience d'Océanopolis (localisé à Brest) par exemple. Ce genre de structures constitue une plateforme privilégiée de récolte et de diffusion des connaissances, accélérant considérablement le transfert d'informations entre les chercheurs et le grand public.

1.2. Utilisation d'outils complémentaires pour l'identification des proies dans les contenus stomacaux

Le taux de digestion avancé ainsi que le manque d'informations sur certaines proies (notamment celles retrouvées dans les estomacs d'espèces profondes) limitent la précision taxonomique de leur identification. Certaines méthodes se basant sur des parties dures (otolithes de Téléostéens, bec de Céphalopodes ou tégument de Crustacés) permettent l'identification de certaines proies qui en possèdent, mais surestiment par la même leur contribution au régime alimentaire des prédateurs. L'utilisation d'outils d'identification complémentaires, notamment par des techniques moléculaires, permettrait une meilleure caractérisation des proies dégradées et ainsi comblerait partiellement ce biais. Des avancées méthodologiques récentes offrent des perspectives prometteuses quant à leur utilisation pour l'identification de proies issues de contenus stomacaux (Shokralla *et al.* 2012; Sousa *et al.* 2016). La méthode génétique générale, appelée « *barcoding* », se base sur le séquençage de gènes particuliers, présents chez de nombreux organismes, suffisamment variables entre espèces et suffisamment invariables au sein de chaque espèce pour pouvoir les discriminer (Hebert *et al.* 2003). Chez les animaux, le gène codant la première unité de la cytochrome c oxydase (COI), présent dans les mitochondries, est largement utilisé pour distinguer des espèces proches phylogénétiquement (Hebert, Ratnasingham & de Waard 2003). Les séquences des échantillons inconnus sont ensuite comparées à celles existantes dans les banques de séquences génétiques afin de déduire à quelles espèces elles appartiennent (Ratnasingham & Hebert 2007). Des améliorations

techniques permettent désormais d'appliquer cette technique à un mélange homogène (sol, eau de mer, chyme gastrique, fèces) afin d'en identifier la composition spécifique (Deagle *et al.* 2010; Shokralla *et al.* 2012; Rees *et al.* 2014; Sousa *et al.* 2016).

L'ensemble des proies contenues dans les estomacs des prédateurs de haut niveau trophique étudiés autour de La Réunion n'étant pas toutes référencées dans les banques de données génétiques et l'approche quantitative étant en cours de développement, cette méthode est complémentaire à l'analyse morphologique des proies et à l'utilisation des isotopes stables. Chacune de ces méthodes apportant des informations différentes, c'est leur utilisation combinée qui permet de décrire le plus précisément possible le régime alimentaire d'une espèce (Chiaradia *et al.* 2014).

1.3. Augmentation des séries temporelles et spatiales

Dans le cadre de la crise requin, la reprise d'une exploitation commerciale des requins tigre et bouledogue est envisagée avec la mise en place potentielle d'une filière de valorisation économique (programme VALOREQUIN, voir chapitre 1), impliquant la prise en compte de données indispensables sur l'état des populations et leur dynamique.

Lors de l'établissement des données initiales concernant l'alimentation de ces deux espèces effectuée au chapitre IV, basé sur les captures effectuées dans le cadre du programme CAPREQUIN (voir chapitre 1), très peu de juvéniles ont été analysés. En effet, seul 19 % des requins tigre dont les estomacs contenaient des restes de proies identifiables ont une taille inférieure à la taille à maturité de 250 cm (longueur à la fourche) (Branstetter, Musick & Colvocoresses 1987). L'ensemble des requins bouledogue étudiés autour de La Réunion présentent des tailles supérieures à la taille à maturité de 200 cm (longueur totale) (Cruz-Martínez, Chiappa-Carrara & Arenas-Fuentes 2004). L'amélioration des connaissances sur les stades juvéniles de ces deux espèces est donc une priorité de recherche pour une meilleure compréhension de leur cycle de vie et par extension à leur dynamique démographique. L'étude de ces phases juvéniles est d'ailleurs l'un des objectifs du programme ECORECO-RUN (Ecologie et Comportement des Requins Côtiers de La Réunion) lancé en janvier 2016 pour une période d'un an et porté par l'Université de La Réunion. La comparaison des résultats de ce programme avec ceux récoltés dans le cadre de cette étude permettra d'entamer un suivi temporel de l'écologie trophique de ces deux espèces dans un contexte d'une pêche de régulation.

1.4. Prise en compte de la biomasse

La biomasse est reconnue comme l'un des paramètres les plus importants pour l'évaluation de l'état de santé des écosystèmes. Huit des neuf indicateurs étudiés dans le cadre du programme Indiseas³⁹ nécessitent de prendre en compte la biomasse, soit individuelle, soit globale, d'une espèce ou d'un groupe fonctionnel. Beaucoup d'évaluations de l'état des écosystèmes se réfèrent à la répartition de biomasse par niveau trophique (*e.g.* Newman *et al.* 2006, Sandin *et al.* 2008). L'analyse de la distribution de la biomasse par niveau trophique (ou par taille), appelé spectre trophique, a d'ailleurs été proposée comme un indicateur standardisé (Gascuel *et al.* 2005), qui s'est révélé performant pour identifier des modifications dues à la pêche, là où les indices de biodiversité n'étaient guère satisfaisants (Bianchi *et al.* 2000; Piet & Jennings 2005).

Ce paramètre est aussi indispensable que manquant pour la plupart des espèces. Concernant les espèces profondes, l'analyse approfondie des résultats issus du programme ANCRE-DMX II (voir chapitre 1), devrait permettre d'apporter des éléments de réponse sur ce point. Effectivement, le protocole standardisé qui y a été appliqué permet l'utilisation de méthodes robustes d'estimation de prise par unité d'effort (Roos *et al.* 2015). L'élément limitant concernant les espèces profondes est l'absence de connaissances sur les différences de capturabilité des espèces. Ainsi la composition des captures n'est peut-être pas représentative de la composition de la communauté de poissons vivant à ces profondeurs. Des recensements par caméras immergées, appâtées ou non, serait une solution satisfaisante pour répondre à ce problème mais nécessite des moyens logistiques importants (Misa *et al.* 2013; Sackett *et al.* 2014).

Concernant les espèces de surface (fréquentant les 200 premiers mètres de la colonne d'eau), les connaissances sont très hétérogènes d'une espèce à l'autre ou d'un écosystème à l'autre. Les pentes externes du petit récif frangeant font régulièrement l'objet de suivis par des observateurs subaquatiques. La composition des communautés qui y sont associées est donc bien connue et la biomasse totale y est de $66,7 \pm 7,6 \text{ g.m}^{-2}$ sur les pentes externes (Bigot *et al.* 2015). Néanmoins, en dehors du récif corallien, les suivis sont moins réguliers et correspondent à des objectifs plus ou moins ponctuels (étude d'impact, etc.). Dans la baie de La Possession au nord-ouest de l'île, de grandes disparités en termes de structure et de biomasse ont été observées

³⁹ Indiseas : Indicators for the seas ; www.indiseas.org

entre le cordon littoral corallien (récif des Lataniers, biomasse de $23 \pm 14 \text{ g.m}^{-2}$) et les affleurements basaltiques autour de 50 m de fond (biomasse de $487 \pm 240 \text{ g.m}^{-2}$) (Pinault 2013). La plus grande incertitude concerne l'état des populations de requins tigre et bouledogue, qui est aussi un sujet très controversé dans le contexte social actuel de l'île. Dans le cadre du programme CHARC, la capacité de charge (*i.e.* le nombre maximal de requins pouvant vivre autour de La Réunion) avait été estimée entre 400 et 1200 individus (Soria 2014). Cependant cette première tentative d'estimation est basée sur une série de postulats plus ou moins probables dont : 1) le fait que l'ensemble de la côte soit propice aux requins (ce qui peut être remis en cause par l'identification de sites préférentiels, impliquant une surévaluation de la capacité de charge) et 2) que la densité d'individus marqués soit représentative de la densité en requins (le taux d'individus marqués étant inconnu, cela implique une sous-estimation de la capacité de charge) (Soria 2014). Des études génétiques sont en cours afin de déterminer la connectivité de ces deux espèces dans l'océan Indien (A. Pirog, com. pers.). Les premiers résultats de ces études n'ont pas permis de mettre en évidence une structuration de la population entre La Réunion et le Mozambique, suggérant l'existence de migrations (Soria 2014). Cependant l'échantillonnage de ces travaux de génétique (nombre de marqueurs et d'individus issus de différentes zones géographiques) n'est pas assez important à ce jour pour assurer des estimations fiables des taux de migration ou de la taille efficace de la population (dont l'échelle de détermination dépendra de la connectivité de cette espèce dans l'océan Indien).

1.5. Etude des compartiments méconnus

Notre compréhension des implications comportementales liées aux régimes alimentaires des prédateurs de haut niveau trophique est limitée par le manque de connaissances sur l'écologie de leurs proies. L'étude plus approfondie des facteurs de structuration des stocks des stades juvéniles de poissons côtiers, de Crustacés pélagiques, de Céphalopodes ainsi que des organismes micronectoniques mésopélagiques composant la couche de diffusion à migration nyctémérale, est nécessaire à la compréhension exhaustive des flux énergétiques au sein du réseau trophique dans la zone sud-ouest de l'océan Indien.

Les connaissances sont encore imprécises sur les stades juvéniles de poissons côtiers constituant à la fois une source de nourriture pour les prédateurs océaniques mais aussi une source de recrutement pour les populations coralliennes. Des modélisations basées sur la direction et la force des courants marins ainsi qu'une étude centrée sur la structuration génétique

d'*Epinephelus merra* suggèrent une isolation de l'archipel des Mascareignes du reste de l'océan Indien (Crochelet *et al.* 2013; Muths, Tessier & Bourjea 2015). De plus, les cyclones semblent être des vecteurs importants favorisant des recrutements de masse pour certaines espèces, rendant leurs évolutions démographiques très imprévisibles (Chabanet, Pothin & Moyne-Picard 2005; Pinault, Quod & Galzin 2015). Les efforts de recherche concernant les variations spatiales et temporelles d'abondance et de composition de ces stades juvéniles au large (à l'aide de traits de filets à micronecton par exemple) doivent donc être poursuivis et intensifiés pour mieux comprendre les cycles biologiques de ces espèces, les facteurs influençant la connectivité larvaire entre les îles, ainsi que leur rôle dans l'alimentation des prédateurs exploités.

L'importance des Crustacés pélagiques ainsi que des Céphalopodes dans l'alimentation des espèces d'intérêt commercial océaniques a déjà été mise en exergue à plusieurs reprises (Potier *et al.* 2007; Romanov *et al.* 2009; Ménard *et al.* 2013). Ces études ont permis de documenter une variation saisonnière de l'abondance en crabes pélagiques *Charybdis smithii* en lien avec le régime de mousson (pic d'abondance en juillet et déclin en mai) (Romanov *et al.* 2009). Les connaissances restent cependant incomplètes concernant les cycles biologiques des calmars et des autres Crustacés abondant dans les estomacs des prédateurs (comme les Stomatopodes).

Les résultats de cette étude mettent en évidence la dépendance des espèces profondes associées au substrat aux organismes micronectoniques mésopélagiques formant la couche de diffusion à migration nyctémérale (voir chapitre VI). Une première exploration de la biodiversité des pentes de La Réunion par caméra immergée entre 100 m et 400 m a eu lieu en 2009 (Durville *et al.* 2009b) mais aucune documentation n'existe concernant les proies des espèces démersales profondes. L'utilisation de systèmes de caméras immergées a fourni des résultats précieux autour de l'archipel d'Hawaï (Benoit-Bird & Au 2006). L'adaptation de ce système à La Réunion apporterait des informations cruciales sur la disponibilité en ressources des espèces profondes et ainsi sur les facteurs structurant la communauté démersale profonde (pêches *versus* ressources).

1.6. Détermination de la diversité fonctionnelle

Les travaux théoriques menés sur les réseaux ont produit des résultats contrastés quant à la relation entre la stabilité d'un écosystème et le nombre d'espèces qui le composent (May 1972; Chen & Cohen 2001; Montoya & Sole 2002; Kondoh 2003). En effet, les premières études suggéraient une diminution de la stabilité des écosystèmes avec l'augmentation de leurs

richesses spécifiques (May 1972; Chen & Cohen 2001). Par la suite, des études ont défini des conditions très précises de structure et de composition dans lesquelles la richesse spécifique est positivement corrélée à la stabilité de l'écosystème, et en dehors desquelles l'écosystème devient instable (Montoya & Sole 2002; Kondoh 2003). Or dans les écosystèmes naturels, il a été montré que la résistance et la résilience d'une communauté de végétaux augmentent avec l'accroissement du nombre d'espèces (Tilman, Reich & Knops 2006). Cependant toutes les espèces ne stabilisent pas les écosystèmes de la même manière. Effectivement, il semblerait que ce ne soit pas le nombre d'espèces en lui-même mais la diversité fonctionnelle qu'elles représentent qui soit le facteur prépondérant de la stabilité des écosystèmes (Diaz & Cabido 2001). Les traits fonctionnels sont des variables morphologiques, physiologiques et phénologiques, mesurées au niveau de l'organisme, influençant les trois composantes de sa valeur sélective : sa croissance, sa fécondité et sa survie (Violle *et al.* 2007). Aujourd'hui, les recherches tentent d'établir un cadre théorique permettant de faire le lien entre la diversité fonctionnelle d'un écosystème et les propriétés structurales, fonctionnelles et dynamiques des réseaux trophiques (Albouy *et al.* 2011; Gravel, Albouy & Thuiller 2016). Cette approche fonctionnelle permettrait de compléter les données sur l'alimentation des espèces avec la formation des groupes homogènes pour la construction de réseaux trophiques et modèles écosystémiques (Reecht *et al.* 2013; Gravel, Albouy & Thuiller 2016).

Au cours de ces trois années de recherches, quelques pistes ont commencé à être explorées sur les traits morphologiques de différentes espèces dans le cadre de deux stages. Un binôme d'étudiantes de première année de master à l'Université de La Réunion a ainsi travaillé sur l'écomorphologie des requins tigre (*G. cuvier*) et bouledogue (*C. leucas*). De plus, une étudiante de deuxième année de master a dédié une partie de son travail à l'analyse morphométrique de cinq espèces profondes (le requin zépine *S. megalops*, ainsi que les vivaneaux rouges *E. carbunculus*, la flamme *E. coruscans*, gros-écaille *P. multidens* et cerf-volant *P. argyrogrammicus*). Les résultats issus de ces premières analyses exploratoires sont préliminaires et mériteraient d'être approfondis par l'augmentation du nombre d'espèces et d'individus considérés, ainsi que par l'amélioration de la précision des mesures (par photométrie par exemple).

2. Risques sanitaires liés à la consommation de produits de la mer

La consommation de certains produits de la mer peut être source de diverses substances toxiques affectant la santé humaine à différentes échelles de temps. Si certaines sont liées à des facteurs très spécifiques, tel que les tétrodotoxines produites par les fameux *Takifugu* spp apprécié des chefs japonais, d'autres sont liées à l'environnement trophique des espèces, comme les intoxications ciguatériques et les concentrations en métaux lourds. Les connaissances sur l'écologie alimentaire des espèces commerciales et par extension sur le fonctionnement des réseaux trophiques ont donc des implications importantes pour la sécurité sanitaire liée à la consommation de produits de la mer.

2.1. Biotoxines marines

La ciguatéra désigne une intoxication résultant de la consommation de produits marins, provoquant des symptômes gastro-intestinaux, neurosensoriels, cardio-vasculaires et cutanéomuqueux. C'est donc un syndrome très large, se caractérisant par l'absence de fièvre et des sensations de picotements, ce qui lui vaut le nom commun de « gratte ». La ciguatéra au sens large regroupe ainsi une famille de symptômes pouvant être causés par différentes familles de biotoxines marines : ciguatoxines pour les téléostéens carnivores, carchatoxines pour les requins, chelonitoxines pour les tortues, etc. La principale chaîne de contamination identifiée met en cause un dinoflagellé benthique unicellulaire du genre *Gambierdiscus* ainsi que différentes cyanobactéries. Ces producteurs primaires se développent au sein des « gazons » mixtes recouvrant les substrats coralliens dégradés. Les ciguatoxines produites par ces sources s'accumulent ensuite dans la chair des poissons herbivores brouteurs puis des carnivores qui s'en nourrissent selon des phénomènes de bioaccumulation⁴⁰, en lien avec le niveau trophique des organismes (Chinain *et al.* 2014). A La Réunion, la moitié des cas d'intoxications ciguatériques reportés (159 cas entre 1984 et 1996) a été attribuée à la consommation de grandes espèces de Serranidae (Quod & Turquet 1996). Cependant la diversité des toxines responsables de ces symptômes (Hamilton *et al.* 2002) ainsi que l'absence de relation précise entre la taille des individus d'une espèce et leurs concentrations en ciguatoxines (Gaboriau *et al.* 2014) rend imprévisible l'émergence d'évènements ciguatériques. L'application du principe de précaution

⁴⁰ **Bioaccumulation** : augmentation de la concentration d'un élément obtenue à partir de l'environnement abiotique dans un organisme.

a amené à l'interdiction de la commercialisation de différentes espèces connues ou suspectées porteuses de ces toxines depuis 1999 (arrêté préfectoral n°99-02365 du 6 septembre 1999, modifié en 2000, 2006 et 2009), dont les requins tigre et bouledogue. Dans le cadre du programme VALOREQUIN, des pistes de valorisation commerciale des requins tigre et bouledogue sont explorées, dont la reprise de leur commercialisation à des fins alimentaires. A l'heure actuelle, compte tenu des incertitudes persistantes, l'Agence Nationale de Sécurité Sanitaire, Alimentation, Environnement, Travail (ANSES) maintient un avis défavorable à la reprise de la commercialisation de ces espèces (Anses 2015).

L'étude simultanée des concentrations en biotoxines et de l'alimentation des espèces suspectées porteuses de ciguatera permettrait d'en préciser les voies trophiques d'accumulation et éventuellement de modifier les arrêtés en vigueur (en ré-autorisant la commercialisation d'espèces non ciguateriques ou en y ajoutant d'autres espèces à risque).

2.2. Eléments traces métalliques

Les éléments traces métalliques, communément appelés métaux lourds, sont des éléments chimiques présents naturellement en très faible concentration ($<1 \text{ g.L}^{-1}$) et à forte masse volumique ($>5 \text{ g.cm}^{-3}$), dont certains, appelés oligo-éléments, sont indispensables aux organismes vivants. Bien que nécessaires au fonctionnement des organismes vivants, beaucoup de ces éléments sont toxiques au-delà d'une certaine concentration. Lorsqu'ils sont présents à des concentrations supérieures à leur seuil de toxicité, leur persistance dans l'environnement, leur faible capacité de biodégradation et leur tendance à se concentrer dans les organismes via les processus de bioaccumulation et de biomagnification⁴¹ en font des polluants qu'il convient de surveiller étroitement. Les effets d'une trop forte concentration d'éléments traces sont à la fois directs (dysfonctionnements physiologiques des organismes vivants ; Burgos & Rainbow 2001) et indirects (modifications de la composition, de la dominance et de la dynamique des assemblages phytoplanctoniques ; Fleeger, Carman & Nisbet 2003). Ces éléments peuvent aussi avoir des conséquences sur la dynamique des populations des organismes en affectant certains paramètres démographiques comme la fécondité ou le développement et la survie larvaire (Wolfe, Schwarzbach & Sulaiman 1998).

Dans un cadre d'une prévention sanitaire, la Commission Européenne fixe des limites de

⁴¹ **Biomagnification** : augmentation de la concentration d'un élément d'un niveau trophique au suivant.

concentrations en métaux pour la commercialisation de denrées alimentaires (règlement n°466/2001 de la commission du 8 mars 2001). En particulier, la chair des poissons ne doit pas présenter de concentrations en mercure supérieures à 1 mg.kg^{-1} , en plomb supérieures à $0,4 \text{ mg.kg}^{-1}$ et en cadmium supérieures à $0,1 \text{ mg.kg}^{-1}$. Or certaines voies trophiques véhiculent plus de métaux que d'autres. Les Céphalopodes forment par exemple d'importantes sources de cadmium pour les prédateurs marins (Bustamante *et al.* 1998). A l'instar de la ciguatéra, l'analyse simultanée des concentrations en métaux lourds et du régime alimentaire des espèces permettrait de mieux cerner les facteurs favorisant leur ingestion et leur accumulation, et donc d'en prévenir les risques sanitaires liés à leur alimentation. Concernant les aspects sanitaires liés à la consommation de produits de la mer, il semble maintenant admis qu'il faut également considérer la concentration en sélénium en parallèle du mercure ; le premier ayant le pouvoir de neutraliser les effets néfastes du second (Ralston *et al.* 2008).

To be continued ...

Bibliographie

A

- Afonso, A.S. & Hazin, F.H. V. (2015) Vertical movement patterns and ontogenetic niche expansion in the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*. *PLoS ONE*, 10, e0116720.
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J.M., Tomasini, J.A., Le Loc'h, F. & Mouillot, D. (2011) Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: Statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 436, 17–28.
- Alejo-Plata, C., Díaz-Jaimes, P. & Salgado-Ugarte, I.H. (2011) Sex ratios, size at sexual maturity, and spawning seasonality of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) captured in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Fisheries Research*, 110, 207–216.
- Alexander, S.A., Hobson, K.A., Gratto-Trevor, C.L. & Diamond, A.W. (1996) Conventional and Isotopic Determinations of Shorebird Diets At an Inland Stopover - the Importance of Invertebrates and Potamogeton *Pectinatus* Tubers. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1057–1068.
- Allain, V., Fernandez, E., Hoyle, S.D., Caillot, S., Jurado-Molina, J., Andréfouët, S. & Nicol, S.J. (2012) Interaction between coastal and oceanic ecosystems of the Western and Central Pacific Ocean through predator-prey relationship studies. *PloS one*, 7, e36701.
- Allredge, A.L. & Silver, M.W. (1988) Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progress in Oceanography*, 20, 41–82.
- Altabet, M.A., Deuser, W.G., Honjo, S. & Stienen, C. (1991) Seasonal and depth-related changes in the source of sinking particles in the North Atlantic. *Nature*, 354, 136–139.
- Altieri, A.H., Bertness, M.D., Coverdale, T.C., Herrmann, N.C. & Angelini, C. (2012) A trophic cascade triggers collapse of a salt-marsh ecosystem with intensive recreational fishing. *Ecology*, 93, 1402–1410.
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M. & Staldvik, F.J. (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data — modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48, 607–614.
- Anses. (2015) Contamination des requins, notamment tigre et bouledogue, par des ciguatoxines : occurrence, méthodes analytiques, cas humains rapportés et éléments d'éthologie. Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail Rapport n°2013-SA-0198, 97.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. & Layman, C.A. (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology letters*, 14, 948–58.
- Aravena, R. & Robertson, W.D. (1998) Use of multiple isotope tracers to evaluate denitrification in ground water: study of nitrate from a large-flux septic system plume. *Ground Water*, 36, 975–982.
- Aravena, R., Evans, M.L. & Cherry, J.A. (1993) Stable Isotopes of Oxygen and Nitrogen in Source Identification of Nitrate from Septic Systems. *Ground Water*, 31, 180–186.
- Arístegui, J., Tett, P., Hernández-Guerra, A., Basterretxea, G., Montero, M.F., Wild, K., Sangrá, P., Hernández-León, S., Cantón, M., García-Braun, J. a, Pacheco, M. & Barton, E.D. (1997) The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Research I*, 44, 71–96.

B

- Baker, R. & Sheaves, M. (2005) Redefining the piscivore assemblage of shallow estuarine nursery habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 197–213.
- Baker, R., Buckland, A. & Sheaves, M. (2014) Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries*, 15, 170–177.
- Bakun, A. (2006) Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70, 105–122.
- Barham, E.G. (1966) Deep scattering layer migration and composition: observations from a diving saucer. *Science*, 151, 1399–1403.
- Barut, N.C. (1988) Food and feeding habits of yellowfin tuna *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788), caught by handline around payao in the Moro Gulf. *Indo-Pacific Tuna Development and Management IPTP*, 88, 39.
- Batts, B.S. (1972) Age and growth of the skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), in North Carolina waters. *Chesapeake Science*, 13, 237–244.
- Bauer, B., Jordán, F. & Podani, J. (2010) Node centrality indices in food webs: Rank orders versus distributions. *Ecological Complexity*, 7, 471–477.
- Baum, J., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J. & Doherty, P.A. (2003) Collapse and Conservation of Shark Population in the Northwest Atlantic. *Science*, 299, 389–391.

- Baum, J.K. & Worm, B. (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *The Journal of animal ecology*, 78, 699–714.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P. & Hoey, A.S. (2006) Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Current Biology*, 16, 2434–2439.
- Benoit-Bird, K.J. & Au, W.W.L. (2004) Diel migration dynamics of an island-associated sound-scattering layer. *Deep-Sea Research Part I*, 51, 707–719.
- Benoit-Bird, K.J. & Au, W.W.L. (2006) Extreme diel horizontal migrations by a tropical nearshore resident micronekton community. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 1–14.
- Bergamino, L., Lercari, D. & Defeo, O. (2011) Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91, 536–543.
- Bernal, A., Olivar, M.P., Maynou, F. & de Puelles, M.L.F. (2015) Diet and feeding strategies of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 135, 1–17.
- Bernard, A.M., Feldheim, K.A., Heithaus, M.R., Wintner, S.P., Wetherbee, B.M. & Shivji, M.S. (2016) Global Population Genetic Dynamics of a Highly Migratory, Apex Predator Shark. *Molecular Ecology*.
- Bertrand, G., Le Ru, L. & Evano, H. (2012) Données biologiques sur les poissons démersaux profonds capturés au vire-ligne électrique en 2011 à La Réunion (campagnes du projet ANCRE-DMX). Rapport Ifremer RST-DOI- 2012-12, 40.
- Bertrand, J. (1985) La Pêche Maritime à la Réunion : trente années d’effort de développement de la production. *L’économie de La Réunion*. INSEE, 3–8.
- Besbes Benseddik, A., Besbes, R., Vitale, S., Ezzeddine-Najai, S., Cannizzaro, L. & Mrabet, R. (2011) Détermination de l’âge et de la croissance de la coryphène, *Coryphaena hippurus*, des côtes tunisiennes par l’analyse des microstructures des otolithes. *Cybiurn*, 35, 173–180.
- Biais, G. & Taquet, M. (1992) La pêche locale aux abords de La Réunion. *Repères Ocean*, 2, 1–77.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Jin, X., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Paya, I., Sainsbury, K., Sanchez, F. & Zwanenburg, K. (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 558–571.
- Bidigare, R.R., Fluegge, A., Freeman, K.H., Hanson, K.L., Hayes, J.M., Hollander, D., Jasper, J.P., King, L.L., Laws, E.A., Milder, J., Millero, F.J., Pancost, R., Popp, B.N., Steinberg, P.A. & Wakeham, S.G. (1997) Consistent fractionation of ^{13}C in nature and in the laboratory: growth-rate effects in some haptophyte algae. *Global Biogeochemical Cycles*, 11, 279–292.
- Bigot, L., Bruggemann, H., Cadet, C., Chabanet, P., Durville, P., Mulochau, T., Tessier, E., Urbina, I., Cauvin, B., Guillaume, M. & Penin, L. (2015) Point 1 du suivi de «l’effet réserve» sur les communautés benthiques récifales : Etat des lieux 6 ans après la création de la Réserve Naturelle Nationale Marine de La Réunion. Rapport Entropie, RNMR, MNHN, 67.
- Bizzarro, J.J., Robinson, H.J., Rinewalt, C.S. & Ebert, D.A. (2007) Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes*, 80, 197–220.
- Blaber, S.J.M. & Cyrus, D.P. (1983) The biology of Carangidae (Teleostei) in Natal estuaries. *Journal of Fish Biology*, 22, 173–188.
- Blaber, S.J.M., Milton, D.A. & Rawlinson, N.J.F. (1990) Diets of Lagoon Fishes of the Solomon Islands: Predators of Tuna Baitfish and Trophic Effects of Baitfishing on the Subsistence Fishery. *Fisheries Research*, 8, 263–286.
- Blaison, A. (2012) Rapport Bibliographique : Biologie et Ecologie Du Requin Tigre (*Galeocerdo Cuvier*) et Du Requin Bouledogue (*Carcharhinus Leucas*).
- Blaison, A., Jaquement, S., Guyomard, D., Vangrevelinghe, G., Gazzo, T., Cliff, G., Cotel, P. & Soria, M. (2015) Seasonal variability of bull and tiger shark presence on the west coast of Reunion Island, western Indian Ocean. *African Journal of Marine Science*, 37, 199–208.
- Block, B.A., Keen, J.E., Castillo, B., Dewar, H., Freund, E. V., Marcinek, D.J., Brill, R.W. & Farwell, C. (1997) Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Marine Biology*, 130, 119–132.
- Bodin, N., Le Loc’h, F. & Hily, C. (2007) Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341, 168–175.
- Boehlert, G.W., Sun, L.C. & Watson, W. (1992) Horizontal and vertical distributions of larval fishes around an isolated oceanic island in the tropical Pacific. *Deep Sea Research*, 39, 459–466.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American naturalist*, 161, 1–28.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A. & Davis, J.M. (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83, 2936–2941.
- Borer, E.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Anderson, K.E., Blanchette, C.A., Broitman, B., Cooper, S.D. & Halpern, B.S. (2005) What Determines the Strength of a Trophic Cascade ? *Ecology*, 86, 528–537.

- Bornatowski, H., Braga, R.R., Abilhoa, V. & Corrêa, M.F.M. (2014a) Feeding ecology and trophic comparisons of six shark species in a coastal ecosystem off southern Brazil. *Journal of fish biology*, 85, 246–63.
- Bornatowski, H., Navia, A.F., Braga, R.R., Abilhoa, V. & Corrêa, M.F.M. (2014b) Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 1586–1592.
- Borrelli, J.J. & Ginzburg, L.R. (2014) Why there are so few trophic levels: Selection against instability explains the pattern. *Food Webs*, 1, 10–17.
- Bos, A.R. & Gumanao, G.S. (2013) Seven new records of fish (Teleostei: Perciformes) from coral reefs and pelagic habitats in southern Mindanao, the Philippines. *Marine Biodiversity Records*, 6, e95.
- Bowen, W.D. & Iverson, S.J. (2013) Methods of estimating marine mammal diets: A review of validation experiments and sources of bias and uncertainty. *Marine Mammal Science*, 29, 719–754.
- Braccini, J.M. (2006) Assessment of Ecological Risks From Effects of F Ising To Piked Spurdog (*Squalus megalops*) in South -Eastern Australia. The University of Adelaide.
- Braccini, J.M., Gillanders, B.M. & Walker, T.I. (2005) Sources of variation in the feeding ecology of the piked spurdog (*Squalus megalops*): Implications for inferring predator-prey interactions from overall dietary composition. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 1076–1094.
- Braccini, J.M., Hamlett, W.C., Gillanders, B.M. & Walker, T.I. (2007) Embryo development and maternal-embryo nutritional relationships of piked spurdog (*Squalus megalops*). *Marine Biology*, 150, 727–737.
- Branch, T.A., Watson, R., Fulton, E.A., Jennings, S., McGilliard, C.R., Pablico, G.T., Ricard, D. & Tracey, S.R. (2010) The trophic fingerprint of marine fisheries. *Nature*, 468, 431–435.
- Brander, K.M. (2005) Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 339–343.
- Branstetter, S. & Stiles, R. (1987) Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus Zeucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 20, 169–181.
- Branstetter, S., Musick, J.A. & Colvocoresses, J.A. (1987) A comparison of the age and growth of the tiger shark (*Galeocerda cuvieri*), from off Virginia and from the northwestern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 85, 269–279.
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C. & Olshen, R. (1984) *Classification and Regression Trees*. Wadsworth, California.
- Brewer, D.T., Blaber, S.J.M., Salini, J.P. & Farmer, M.J. (1995) Feeding ecology of predatory fishes from Groote Eylandt in the Gulf of Carpentaria, Australia, with special reference to predation on penaeid prawns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 40, 577–600.
- Brock, R.E. (1985) Preliminary study of the feeding habits of pelagic fish around Hawaiian fish aggregation devices or can fish aggregation devices enhance local fisheries productivity? *Bulletin of Marine Science*, 37, 40–49.
- Brouard, F. & Grandperrin, R. (1983) La pêche aux poissons démersaux profonds a Vanuatu : étude préliminaire. Notes et documents d'océanographie de l'ORSTOM, 7, 22.
- Brunel, T. & Boucher, J. (2007) Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. *Fisheries Oceanography*, 16, 336–349.
- Buckley, T.W. & Miller, B.S. (1994) Feeding habits of yellowfin tuna associated with fish aggregation devices in American Samoa. *Bulletin of Marine Science*, 55, 445–459.
- Burgess, G.H. (2016) ISAF Statistics on Attacking Species of Shark, <https://www.flmnh.ufl.edu/fish/isaf/contributing-factors/species-implicated-attacks/>
- Burgos, M.G. & Rainbow, P.S. (2001) Availability of cadmium and zinc from sewage sludge to the flounder, *Platichthys flesus*, via a marine food chain. *Marine Environmental Research*, 51, 417–439.
- Bustamante, P., Caurant, F., Fowler, S. & Miramand, P. (1998) Cephalopods as a key of the transfer of cadmium to top marine predators. *Science of the Total Environment*, 220, 71–80.

C

- Cai, Y., Rooker, J.R., Gill, G.A. & Turner, J.P. (2007) Bioaccumulation of mercury in pelagic fishes from the northern Gulf of Mexico. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 458–469.
- Calhoun, D.M., Curran, S.S., Pulis, E.E., Provaznik, J.M. & Franks, J.S. (2013) *Hirudinella ventricosa* (Pallas, 1774) Baird, 1853 represents a species complex based on ribosomal DNA. *Systematic Parasitology*, 86, 197–208.
- Cardona, L., de Quevedo, I.Á., Borrell, A. & Aguilar, A. (2012) Massive consumption of gelatinous plankton by mediterranean apex predators. *PLoS ONE*, 7, e31329.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35, 634–639.
- Carrassón, M. & Cartes, J.E. (2002) Trophic relationships in a Mediterranean deep-sea fish community: Partition

- of food resources, dietary overlap and connections within the benthic boundary layer. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 41–55.
- Cartes, J.E., Hidalgo, M., Papiol, V., Massutí, E. & Moranta, J. (2009) Changes in the diet and feeding of the hake *Merluccius merluccius* at the shelf-break of the Balearic Islands: Influence of the mesopelagic-boundary community. *Deep-Sea Research Part I*, 56, 344–365.
- Carvalho-Filho, A., Marcovaldi, G., Sampaio, C.L.S., Paiva, M.I.G. & Duarte, L.A.G. (2009) First report of rare pomfrets (Teleostei: Bramidae) from Brazilian waters, with a key to Western Atlantic species. *Zootaxa*, 2290, 1–26.
- Casey, J.M., Baird, A.H., Brandl, S.J., Hoogenboom, M.O., Rizzari, J.R., Frisch, A.J., Mirbach, C.E. & Connolly, S.R. (2016) A test of trophic cascade theory: fish and benthic assemblages across a predator density gradient on coral reefs. *Oecologia*.
- Castriota, L., Pipitone, C., Campagnuolo, S., Romanelli, M., Potoschi, A. & Andaloro, F. (2007) Diet of *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) associated with FADs in the Ionian and Southern Tyrrhenian Seas. *Cybius*, 31, 435–441.
- Castro, J., Santiago, A. & Santana-ortega, A.T. (2002) A general theory on fish aggregation to floating objects : An alternative to the meeting point hypothesis. , 255–277.
- Caut, S., Angulo, E. & Courchamp, F. (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta 15\text{ N}$ and $\Delta 13\text{ C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46, 443–453.
- Caut, S., Jowers, M.J., Michel, L., Lepoint, G. & Fisk, A.T. (2013) Diet-and tissue-specific incorporation of isotopes in the shark *Scyliorhinus stellaris*, a North Sea mesopredator. *Marine Ecology Progress Series*, 492, 185–198.
- Chabanet, P., Bigot, L., Naim, O., Garnier, R., Tessier, E. & Moyne-Picard, M. (2002) Coral reef monitoring at Reunion island (Western Indian Ocean) using the GCRMN method . Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, 23-27 October 2000, pp. 873–878.
- Chabanet, P., Bigot, L., Nicet, J.B., Durville, P., Massé, L., Mulochau, T., Russo, C., Tessier, E. & Obura, D. (2015) Coral reef monitoring in the Iles Eparses, Mozambique Channel (2011-2013). *Acta Oecologica*, 1–10.
- Chabanet, P., Pothin, K. & Moyne-Picard, M. (2005) Cyclones as mass-settlement vehicles for groupers. *Coral Reefs*, 24, 138.
- Chassot, E., Mélin, F., Le Pape, O. & Gascuel, D. (2007) Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. *Marine Ecology Progress Series*, 343, 45–55.
- Chen, X. & Cohen, J.E. (2001) Transient dynamics and food-web complexity in the Lotka-Volterra cascade model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268, 869–877.
- Cherel, Y. & Hobson, K. a. (2005) Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1601–1607.
- Cherel, Y., Le Corre, M., Jaquemet, S., Ménard, F., Richard, P. & Weimerskirch, H. (2008) Resource partitioning within a tropical seabird community: New information from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 366, 281–291.
- Chiaradia, A., Forero, M.G., McInnes, J.C. & Ramírez, F. (2014) Searching for the True Diet of Marine Predators: Incorporating Bayesian Priors into Stable Isotope Mixing Models ed C. Sueur. *PLoS ONE*, 9, e92665.
- Chinain, M., Gatti, C., Roué, M., Laurent, D. & Darius, H.T. (2014) Ciguatera : aspects écologiques, biologiques et toxicologiques. *Revue Francophone des Laboratoires*, 460, 27–39.
- Choy, C.A., Popp, B.N., Hannides, C.C.S. & Drazen, J.C. (2015) Trophic structure and food resources of epipelagic and mesopelagic fishes in the north pacific subtropical Gyre ecosystem inferred from nitrogen isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 60, 1156–1171.
- Choy, C.A., Wabnitz, C.C.C., Weijerman, M., Woodworth-Jefcoats, P.A. & Polovina, J.J. (2016) Finding the way to the top: how the composition of oceanic mid-trophic micronekton groups determines apex predator biomass in the central North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 549, 9–25.
- Christensen, V. & Walters, C.J. (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling*, 172, 109–139.
- Churchill, D.A., Heithaus, M.R. & Dean Grubbs, R. (2015) Effects of lipid and urea extraction on $\delta 15\text{N}$ values of deep-sea sharks and hagfish: Can mathematical correction factors be generated? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 115, 103–108.
- Clarke, M.R. (1986) *A Handbook for the Identification of Cephalopods' Beaks*. Clarendon Press, Oxford.
- Cliff, G. & Dudley, S.F.J. (1991) Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 4. The bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes. *South African Journal of Marine Science*, 10, 253–270.
- Colléter, M., Gascuel, D., Ecoutin, J.M. & Tito de Morais, L. (2012) Modelling trophic flows in ecosystems to assess the efficiency of marine protected area (MPA), a case study on the coast of Sénégal. *Ecological Modelling*, 232, 1–13.

- Collette, B.B. & Nauen, C.E. (1983) FAO Species Catalogue Vol. 2 Scombrids of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Tunas, Mackerels, Bonitos and Related Species Known to Date. FAO Fisheries Synopsis, Rome.
- Compagno, L.J. V. (1984) Sharks of the World. Vol. 4, Part 2, Carcharhiniformes. Fao Species Catalogue. Rome.
- Conand, F. (1995) Etude du comportement alimentaire et du comportement de déplacement suivi par marquage acoustique. Rapport Ifremer/PTR II Action 3, 32.
- Conand, F., Marsac, F., Tessier, E. & Conand, C. (2007) A ten-year period of daily sea surface temperature at a coastal station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993 – April 2004): patterns of variability and biological responses. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 6, 1–16.
- Cortés, E. (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents : application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 726–738.
- Costanzo, S.D., O'Donohue, M.J., Dennison, W.C., Loneragan, N.R. & Thomas, M. (2001) A new approach for detecting and mapping sewage effects. *Marine Pollution Bulletin*, 42, 149–156.
- Costanzo, S.D., Udy, J., Longstaff, B. & Jones, A. (2005) Using nitrogen stable isotope ratios ($\delta^{15}N$) of macroalgae to determine the effectiveness of sewage upgrades: Changes in the extent of sewage plumes over four years in Moreton Bay, Australia. *Marine Pollution Bulletin*, 51, 212–217.
- Courtial, L. (2014) Acquisition de Nutriments Autotrophes et Hétérotrophes Par Les Coraux Scléactiniaires. Master Thesis. Université Paris 6 Pierre et Marie Cury.
- Couturier, C.S., Andersen, N.G., Audet, C. & Chabot, D. (2013) Prey exoskeletons influence the course of gastric evacuation in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Journal of Fish Biology*, 82, 789–805.
- Cox, S.P., Essington, T.E., Kitchell, J.F., Martell, S.J.D., Walters, C.J., Boggs, C. & Kaplan, I. (2002) Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952–1998. II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1736–1747.
- Crabtree, R.E., Cartert, J. & Musick, J.A. (1991) The comparative feeding ecology of temperate and tropical deep-sea fishes from the western North Atlantic. *Deep-Sea Research Part I*, 38, 1277–1298.
- Cresson, P., Ruitton, S., Fontaine, M.-F. & Harmelin-Vivien, M. (2012) Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine pollution bulletin*, 64, 1112–21.
- Crochelet, E., Chabanet, P., Pothin, K., Lagabrielle, E., Roberts, J., Pennober, G., Lecomte-Finiger, R. & Petit, M. (2013) Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions. *Ocean and Coastal Management*, 86, 13–21.
- Cruz-Martínez, A., Chiappa-Carrara, X. & Arenas-Fuentes, V. (2004) Age and Growth of the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*, from Southern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35, 367–374.
- Cury, P. & Pauly, D. (2000) Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. *Ecological Research*, 15, 101–106.
- Cury, P. & Shannon, L. (2004) Regime shifts in upwelling ecosystems : observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Progress in Oceanography*, 60, 223–243.
- Cury, P., Fromentin, J.-M., Figuet, S. & Bonhommeau, S. (2014) Resolving Hjort's Dilemma: How Is recruitment related to spawning stock biomass in marine fish. *Oceanography*, 27, 42–47.
- Cury, P., Shannon, L. & Shin, Y.-J. (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. (eds M. Sinclair & G. Valdimarsson), pp. 103–123. FAO, Rome.
- Cury, P.M., Shin, Y.J., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J.M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M. & Grimm, V. (2008) Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 338–346.

D

- Dagorn, L., Holland, K., Hallier, J.-P., Taquet, M., Moreno, G., Sancho, G., Itano, D., Aumeeruddy, R., Girard, C., Million, J. & Fonteneau, A. (2006) Deep diving behavior observed in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Aquatic Living Resources*, 19, 85–88.
- Daly, R., Froneman, P.W. & Smale, M.J. (2013) Comparative feeding ecology of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in the coastal waters of the southwest Indian Ocean inferred from stable isotope analysis. *PloS one*, 8, e78229.
- Dandonneau, Y. & Charpy, L. (1985) An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Research*, 32, 707–721.
- De Lecea, A.M. & De Charmoy, L. (2015) Chemical lipid extraction or mathematical isotope correction models: Should mathematical models be widely applied to marine species? *Rapid Communications in Mass*

- Spectrometry, 29, 2013–2025.
- De Sylva, D.P. (1963) Systematics and Life History of the Great Barracuda *Sphyrna barracuda* (Walbaum). University of Miami Press.
- Deagle, B.E., Chiaradia, A., McInnes, J. & Jarman, S.N. (2010) Pyrosequencing faecal DNA to determine diet of little penguins: Is what goes in what comes out? *Conservation Genetics*, 11, 2039–2048.
- Dempster, T. (2004) Biology of fish associated with moored fish aggregation devices (FADs): implications for the development of a FAD fishery in New South Wales, Australia. *Fisheries Research*, 68, 189–201.
- Dengler, J. (2009) Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36, 728–744.
- Dennis, C.A., Macneil, M.A., Rosati, J.Y., Pitcher, T.E. & Fisk, A.T. (2010) Diet discrimination factors are inversely related to $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of food for fish under controlled conditions. , 3515–3520.
- Detolle, J.-P. (1998) Les DCP à La Réunion et leurs effets.
- Devine, J. a, Baker, K.D. & Haedrich, R.L. (2006) Fisheries: deep-sea fishes qualify as endangered. *Nature*, 439, 29.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology and evolution*, 16, 646–655.
- Díaz-Jaimes, P., Uribe-Alcocer, M., Rocha-Olivares, A., García-de-León, F.J., Nortmoon, P. & Durand, J.D. (2010) Global phylogeography of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): The influence of large effective population size and recent dispersal on the divergence of a marine pelagic cosmopolitan species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57, 1209–1218.
- Domi, N., Bouquegneau, J.M. & Das, K. (2005) Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Marine environmental research*, 60, 551–69.
- Drazen, J.C., Popp, B.N., Choy, A., Clemente, T., Forest, L. De & Smith, K.L. (2008) Bypassing the abyssal benthic food web: Macrourid diet in the eastern North Pacific inferred from stomach content and stable isotopes analyses. *Limnology and Oceanography*, 53, 2644–2654.
- Drymon, J.M., Powers, S.P. & Carmichael, R.H. (2011) Trophic plasticity in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 95, 21–35.
- Dulvy, N.K., Freckleton, R.P. & Polunin, N.V.C. (2004) Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7, 410–416.
- Dunne, J., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2004) Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 291–302.
- Duong, T. (2007) ks: Kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R. *Journal of Statistical Software*, 21, 1–16.
- Dürr, J. & González, J.A. (2002) Feeding habits of *Beryx splendens* and *Beryx decadactylus* (Berycidae) off the Canary Islands. *Fisheries Research*, 54, 363–374.
- Durville, P., Bosc, P., Galzin, R. & Conand, C. (2002) Colonization of a fringing reef of Reunion Island by coral fish larvae. *Oceanologica Acta*, 25, 23–30.
- Durville, P., Mulochau, T., Alayse, J.-P., Barrere, A., Bigot, L. & Troadec, R. (2009b) Exploration sous-marine à l'aide d'un engin de type R.O.V sur les reliefs profonds de l'île de la réunion expédition abysssea. *Revue d'Ecologie - La Terre et La Vie*, 64, 293–304.
- Durville, P., Mulochau, T., Barrere, A., Quod, J., Quero, J. & Ribes, S. (2009a) Inventaire des poissons récoltés lors de l'éruption volcanique d'avril 2007 du piton de la Fournaise (île de La Réunion). *Annales de la société des sciences naturelles*, 9, 948–956.

E

- Ebert, D.A., Compagno, L.J. V. & Cowley, P.D. (1992) A preliminary investigation of the feeding ecology of squaloid sharks off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Science*, 12, 601–609.
- Elliott, K.H., Davis, M. & Elliott, J.E. (2014) Equations for lipid normalization of carbon stable isotope ratios in aquatic bird eggs. *PLoS ONE*, 9, e83597.
- Ely, B., Viñas, J., Alvarado Bremer, J.R., Black, D., Lucas, L., Covelto, K., Labrie, A. V & Thelen, E. (2005) Consequences of the historical demography on the global population structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC evolutionary biology*, 5, 19.
- Estes, J.A. & Duggins, D.O. (1995) Sea Otters and Kelp Forests in Alaska: Generality and Variation in a Community Ecological Paradigm. *Ecological Monographs*, 65, 75–100.
- Estes, J.A. & Palmisano, J.F. (1974) Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*, 185, 1058–1060.

- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R. & Wardle, D.A. (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333, 301–306.
- Estrada, E. (2007) Characterization of topological keystone species. Local, global and ‘meso-scale’ centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4, 48–57.

F

- Fabi, G., Scarcella, G. & Spagnolo, A. (2015) Practical Guidelines for Artificial Reefs in the Mediterranean and Black Sea. FAO General Fisheries Commission for the Mediterranean, 62.
- Fagan, K.-A., Koops, M.A., Arts, M.T. & Power, M. (2011) Assessing the utility of C:N ratios for predicting lipid content in fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, 374–385.
- Fanelli, E. & Cartes, J.E. (2010) Temporal variations in the feeding habits and trophic levels of three deep-sea demersal fishes from the western Mediterranean Sea, based on stomach contents and stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 402, 213–232.
- Fanelli, E., Cartes, J.E. & Papiol, V. (2011) Food web structure of deep-sea macrozooplankton and micronekton off the Catalan slope: Insight from stable isotopes. *Journal of Marine Systems*, 87, 79–89.
- Fanelli, E., Cartes, J.E., Rumolo, P. & Sprovieri, M. (2009) Food-web structure and trophodynamics of mesopelagic-suprabenthic bathyal macrofauna of the Algerian Basin based on stable isotopes of carbon and nitrogen. *Deep-Sea Research Part I*, 56, 1504–1520.
- FAO. (1999) Aménagement Des Pêcheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO. (2014) The State of World Fisheries and Aquaculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fedor, A. & Vasas, V. (2009) The robustness of keystone indices in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 260, 372–378.
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G.L., Heithaus, M.R. & Lotze, H.K. (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology letters*, 13, 1055–1071.
- Fèvre, Y. (2005) Mécanismes et Vitesses D'érosion À L'échelle Géologique Sur Une Île Volcanique Jeune À Relief Élevé – La Réunion (Océan Indien). Université de La Réunion.
- Fieberg, J. (2007) Kernel Density Estimators of Home Range : Smoothing and the Autocorrelation Red Herring. *Ecology*, 88, 1059–1066.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P. (1998) Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, 281, 63–86.
- Fisk, A.T., Tittlemier, S.A., Pranschke, J.L. & Norstrom, R.J. (2002) Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of greenland sharks. *Ecology*, 83, 2162–2172.
- Fitzpatrick, B.M., Harvey, E.S., Heyward, A.J., Twigg, E.J. & Colquhoun, J. (2012) Habitat specialization in tropical continental shelf demersal fish assemblages. *PLoS ONE*, 7, e39634.
- Fleeger, J.W., Carman, K.R. & Nisbet, R.M. (2003) Indirect effects of contaminants in aquatic ecosystems. *Science of the Total Environment*, 317, 207–233.
- Fleury, P., Evano, H., Le Ru, L. & Aureche, V. (2012) Synthèse de l'étude et des campagnes à la mer 2011 sur l'exploitation aux vire-lignes des espèces démersales profondes autour de La Réunion. Rapport Ifremer RST-DOI-2012-13.
- Fleury, P.-G., Aureche, V. & Le Ru, L. (2011) Evolution Des Captures de Poissons Démersaux Profonds, Au Vire-Ligne Électrique, Dans L'ouest de La Réunion, Entre 2000 et 2011.
- Flores, M.S.Z., Ortega-García, S. & Klett-Traulsen, A. (2008) Interannual and seasonal variation of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) catch rates in the southern Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 94, 13–17.
- Fock, H.O., Matthiessen, B., Zidowitz, H. & Westernhagen, H. V. (2002) Diel and habitat-dependent resource utilisation by deep-sea fishes at the Great Meteor seamount: Niche overlap and support for the sound scattering layer interception hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 219–233.
- Foster, J.M., Thoma, B.P. & Heard, R.W. (2004) Stomatopoda (Crustacea: Hoplocarida) from the shallow inshore waters of the northern Gulf of Mexico (Apalachicola River, Florida to Port Aransas, Texas). *Gulf and Caribbean Research*, 16, 49–58.
- France, R.L. (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 307–312.
- Franco-Trecu, V., Auriolles-Gamboa, D. & Inchausti, P. (2014) Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Marine Biology*, 161, 609–618.
- Franks, J.S., Hoffmayer, E.R., Ballard, J.R., Garber, N.M. & Garber, A.F. (2007) Diet of Wahoo, *Acanthocybium*

- solandri, from the Northcentral Gulf of Mexico. *Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 353–362.
- Fréon, P. & Dagorn, L. (2000) Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 10, 183–207.
- Fricke, R., Mulochau, T., Durville, P., Chabanet, P., Tessier, E. & Letourneur, Y. (2009) Annotated checklist of the fish species (Pisces) of La Réunion, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie*, 2, 1–168.
- Friedlander, A.M. & DeMartini, E.E. (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 253–264.
- Friess, C. & Sedberry, G. (2011b) Age, growth, and spawning season of the bream (*Beryx decadactylus*) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin*, 109, 20–33.
- Friess, C. & Sedberry, G.R. (2011a) Genetic evidence for a single stock of the deep-sea teleost *Beryx decadactylus* in the North Atlantic Ocean as inferred from mtDNA control region analysis. *Journal of Fish Biology*, 78, 466–478.
- Frisch, A.J., Ireland, M., Rizzari, J.R., Lönnstedt, O.M., Magnenat, K.A., Mirbach, C.E. & Hobbs, J.-P.A. (2016) Reassessing the trophic role of reef sharks as apex predators on coral reefs. *Coral Reefs*, 1–14.
- Froese, R. & Pauly, D. (2016) FishBase, www.fishbase.org
- Froese, R. (2004) Keep it simple : three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries*, 5, 86–91.
- Froese, R., Zeller, D., Kleisner, K. & Pauly, D. (2012) What catch data can tell us about the status of global fisheries. *Marine Biology*, 159, 1283–1292.
- Fromentin, J., Planque, B. & Thébaud, O. (2007) L’approche Écosystémique Des Pêches : Quelles Priorités Pour La Recherche ? *Ifremer*.
- Fromentin, J.-M. (2009) Lessons from the past: investigating historical data from bluefin tuna fisheries. *Fish and Fisheries*, 10, 197–216.
- Fry, B. & Wainright, S.C. (1991) Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 76, 149–157.
- Fry, B. (2002) Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries*, 25, 264–271.
- Fry, B. (2006) *Stable Isotope Ecology*. Springer Science & Business Media.
- Fry, G., Brewer, D. & Venables, W. (2006) Vulnerability of deepwater demersal fishes to commercial fishing: Evidence from a study around a tropical volcanic seamount in Papua New Guinea. *Fisheries Research*, 81, 126–141.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. & Johnson, C.R. (2003) Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 1–16.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. & Punt, A.E. (2005) Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Science*, 62, 540–551.

G

- Gaboriau, M., Ponton, D., Darius, H.T. & Chinain, M. (2014) Ciguatera fish toxicity in French Polynesia: Size does not always matter. *Toxicon*, 84, 41–50.
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1991) *Deep-Sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor.*, Cambridge.
- Gaichas, S.K. & Francis, R.C. (2008) Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 1965–1982.
- Gajdzik, L., Vanreusel, A., Koedam, N., Reubens, J. & Muthumbi, A.W.N. (2014) The mangrove forests as nursery habitats for the ichthyofauna of Mida Creek (Kenya, East Africa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94, 865–877.
- Garber, A.F., Tringali, M.D. & Franks, J.S. (2005) Population genetic and phylogeographic structure of wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the western central Atlantic and central Pacific Oceans. *Marine Biology*, 147, 205–214.
- Garcia, S.M.M., Zerbi, A., Aliaume, C., Do Chi, T. & Lasserre, G. (2003) *The Ecosystem Approach to Fisheries. Issues, Terminology, Principles, Institutional Foundations, Implementation and Outlook*. FAO Fisheries Technical Paper, Rome.
- Gasalla, M.A., Rodrigues, A.R. & Postuma, F.A. (2010) The trophic role of the squid *Loligo plei* as a keystone species in the South Brazil Bight ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 67, 1413–1424.
- Gascuel, D., Bozec, Y.-M., Chassot, E., Colomb, A. & Laurans, M. (2005) The trophic spectrum: theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 443–452.

- Gilmartin, M. & Revelante, N. (1974) The 'island mass' effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 16, 181–204.
- Goldshmidt, O., Galil, B., Golani, D., Lazar, B., Erez, J. & Baranes, A. (1996) Food selection and habitat preferences in deep-sea fishes of the northern Red Sea. *Biosystematics and Ecology Series*, 271–298.
- Gotelli, N.J., Hart, E.M. & Ellison, A.M. (2015) *EcoSimR: Null model analysis for ecological data.* , R package version 0.1.0.
- Graham, B.S., Grubbs, D., Holland, K. & Popp, B.N. (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology*, 150, 647–658.
- Graham, F., Rynne, P., Estevanez, M., Luo, J., Ault, J.S. & Hammerschlag, N. (2016) Use of marine protected areas and exclusive economic zones in the subtropical western North Atlantic Ocean by large highly mobile sharks. *Diversity and Distributions*, 22, 534–546.
- Graham, K.J., Andrew, N.L. & Hodgson, K.E. (2001) Changes in relative abundance of sharks and rays on Australian South East Fishery trawl grounds after twenty years of fishing. *Marine and Freshwater Research*, 52, 549–561.
- Gravel, D., Albouy, C. & Thuiller, W. (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150268.
- Griffiths, S.P., Young, J.W., Lansdell, M.J., Campbell, R. a., Hampton, J., Hoyle, S.D., Langley, A., Bromhead, D. & Hinton, M.G. (2010) Ecological effects of longline fishing and climate change on the pelagic ecosystem off eastern Australia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20, 239–272.
- Grollier, B. (2012) *Histoire D'un Armateur Réunionnais, SAPMER (ed SAPMER). SAPMER, Le Port.*
- Grubbs, R.D., Carlson, J.K., Romine, J.G., Curtis, T.H., McElroy, W.D., McCandless, C.T., Cotton, C.F. & Musick, J.A. (2016) Critical assessment and ramifications of a purported marine trophic cascade. *Scientific Reports*, 6, 20970.
- Grubich, J.R., Rice, A.N. & Westneat, M.W. (2008) Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyraena barracuda*). *Zoology*, 111, 16–29.
- Guennoc, P., Villain, C., Thinon, I. & Le Roy, M. (2008) Cartographie morphosédimentologique des fonds marins côtiers de La Réunion. *Rapport BRGM/RP56-579-FR*, 43.
- Guyomard, D., Hohmann, S., Fleury, P. & Bissery, C. (2012) Etude technico - économique sur les DCP ancrés à La Réunion. *Rapport du CRPMEM La Réunion.*
- Guyomard, D., Rodriguez-Tess, P., Jaquemet, S., Trystram, C., Blaison, A. & Soria, M. (2015) Dynamique des Interactions entre la petite Pêche et les poissons Prédateurs au large du Littoral Ouest de La Réunion (DIPLO). *Rapport CRPMEM La Réunion 2015-01*, 73.

H

- Habegger, M.L., Motta, P.J., Huber, D.R. & Dean, M.N. (2012) Feeding biomechanics and theoretical calculations of bite force in bull sharks (*Carcharhinus leucas*) during ontogeny. *Zoology*, 115, 354–364.
- Haight, W.R. (1993) Feeding Ecology of Deepwater Lutjanid Snappers at Penguin Bank, Hawaii. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122, 328–347.
- Haimovici, M., Piatkowski, U. & Aguiar Dos Santos, R. (2002) Cephalopod paralarvae around tropical seamounts and oceanic islands off the north-eastern coast of Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 71, 313–330.
- Hall, M.A. (1998) An ecological view of the tuna-dolphin problem: impacts and trade-offs. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 8, 1–34.
- Hallier, J.P. & Gaertner, D. (2006) Estimated growth rate of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from tagging surveys conducted in the Senegalese area (1996-1999) within a meta-analysis framework. *Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT*, 59, 411–420.
- Hamilton, B., Hurbungs, M., Jones, A. & Lewis, R.J. (2002) Multiple ciguatoxins present in Indian Ocean reef fish. *Toxicon*, 40, 1347–53.
- Hammerschlag, N., Ovando, D. & Serafy, J.E. (2010) Seasonal diet and feeding habits of juvenile fishes foraging along a subtropical marine ecotone. *Aquatic Biology*, 9, 279–290.
- Hammond, D.L. (2007) *Using Pop-off Satellite Archival Tags To Monitor and Track Dolphinfin and Cobia.* South Carolina Sea Grant Consortium, 33.
- Hannides, C.C.S., Popp, B.N., Choy, C.A. & Drazen, J.C. (2013) Midwater zooplankton and suspended particle dynamics in the North Pacific Subtropical Gyre: A stable isotope perspective. *Limnology and Oceanography*, 58, 1931–1946.
- Hansson, S. (1998) Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 2706–2707.
- Harter, S.L., Ribera, M.M., Shepard, A.N. & Reed, J.K. (2009) Assessment of fish populations and habitat on Oculina bank, a deep-sea coral marine protected area off eastern Florida. *Fishery Bulletin*, 107, 195–206.
- Hayward, T.L. (1997) Pacific Ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem

- response. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 150–154.
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & DeWaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S. & de Waard, J. (2003) Barcoding animal life : cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, S96–S99.
- Heemstra, P.C., Fricke, H., Schauer, J., Smale, M.J. & Sink, K. (2006) Interactions of fishes with particular reference to coelacanth in the canyons at Sodwana Bay and the St Lucia Marine Protected Area of South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 102, 461–465.
- Heithaus, M., Vaudo, J., Kreicker, S., Layman, C., Krützen, M., Burkholder, D., Gastrich, K., Bessey, C., Sarabia, R., Cameron, K., Wirsing, A., Thomson, J. & Dunphy-Daly, M. (2013) Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 481, 225–237.
- Heithaus, M.R. & Dill, L.M. (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, 83, 480–491.
- Heithaus, M.R. (2001) The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environmental Biology of Fishes*, 61, 25–36.
- Heithaus, M.R., Alcoverro, T., Arthur, R., Burkholder, D.A., Coates, K.A., Christianen, M.J.A., Kelkar, N., Manuel, S.A., Wirsing, A.J., Kenworthy, W.J. & Fourqurean, J.W. (2014) Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing. *Frontiers in Marine Science*, 1, 1–6.
- Heithaus, M.R., Delius, B.K., Wirsing, A.J. & Dunphy-Daly, M.M. (2009) Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. *Limnology and Oceanography*, 54, 472–482.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J. & Worm, B. (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in ecology & evolution*, 23, 202–10.
- Heithaus, M.R., Wirsing, A.J., Burkholder, D., Thomson, J. & Dill, L.M. (2009) Towards a predictive framework for predator risk effects: the interaction of landscape features and prey escape tactics. *The Journal of animal ecology*, 78, 556–562.
- Heithaus, M.R., Wirsing, A.J., Dill, L.M. & Heithaus, L.I. (2007) Long-term movements of tiger sharks satellite-tagged in Shark Bay, Western Australia. *Marine Biology*, 151, 1455–1461.
- Heithaus, R.E., Heithaus, P.A., Heithaus, M.R., Burkholder, D. & Layman, C.A. (2011) Trophic dynamics in a relatively pristine subtropical fringing mangrove community. *Marine Ecology Progress Series*, 428, 49–61.
- Helfman, G., Collette, B.B., Facey, D.E. & Bowen, B.W. (2009) *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. John Wiley & Sons.
- Hemminga, M.A., Slim, F.J., Kazungu, J., Ganssen, G.M., Nieuwenhuize, J. & Kruyt, N.M. (1994) Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). *Marine Ecology Progress Series*, 106, 291–301.
- Hesslein, R.H., Hallard, K.A. & Ramlal, P. (1993) Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 2071–2076.
- Heupel, M., Knip, D., Simpfendorfer, C. & Dulvy, N. (2014) Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 291–298.
- Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Espinoza, M., Smoothey, A.F., Tobin, A. & Peddemors, V. (2015) Conservation challenges of sharks with continental scale migrations. *Frontiers in Marine Science*, 2, 1–7.
- Heymans, J.J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L. & Christensen, V. (2014) Global patterns in ecological indicators of marine food webs: A modelling approach. *PLoS ONE*, 9, e95845.
- Hilborn, R., Branch, T.A., Ernst, B., Magnusson, A., Minte-Vera, C. V., Scheuerell, M.D. & Valero, J.L. (2003) State of the world's fisheries. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 359–399.
- Hoffman, J.C. & Sutton, T.T. (2010) Lipid correction for carbon stable isotope analysis of deep-sea fishes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57, 956–964.
- Holm, S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70.
- Holmes, B.J., Pepperell, J.G., Griffiths, S.P., Jaine, F.R.A., Tibbetts, I.R. & Bennett, M.B. (2014) Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) movement patterns and habitat use determined by satellite tagging in eastern Australian waters. *Marine Biology*, 161, 2645–2658.
- Hooker, H.B., Gonzalez, E.C., Howard, A.A., Quintero, J.A. & Sanabria, M.P. (2007) Hábitos Tróficos de la Gran Barracuda, *Sphyrna barracuda* (Walbaum, 1792) (Pisces : Perciformes : Sphyrnaeidae) en la Isla de San Andrés, Cayos Bolívar y Albuquerque, Reserva de la Biosfera Sea Flower. 58th Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 58, 208–215.
- Horn, P.L., Forman, J. & Dunn, M.R. (2010) Feeding habits of alfonsino *Beryx splendens*. *Journal of Fish Biology*,

76, 2382–2400.

- Hsieh, C.-H., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M. & Sugihara, G. (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443, 859–862.
- Hussey, N.E., Brush, J., McCarthy, I.D. & Fisk, A.T. (2010) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 155, 445–53.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A. & Fisk, A.T. (2010) The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. *Hydrobiologia*, 654, 1–5.
- Hussey, N.E., Macneil, M.A., McMeans, B.C., Olin, J. a, Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T. & Fisk, A.T. (2014) Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology letters*, 17, 239–50.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., Olin, J.A., McMeans, B.C., Kinney, M.J., Chapman, D.D. & Fisk, A.T. (2012a) Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of fish biology*, 80, 1449–84.
- Hussey, N.E., Olin, J.A., Kinney, M.J., McMeans, B.C. & Fisk, A.T. (2012b) Lipid extraction effects on stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of elasmobranch muscle tissue. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 434–435, 7–15.
- Hutchings, J.A. & Myers, R.A. (1994) What Can Be Learned from the Collapse of a Renewable Resource? Atlantic Cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2126–2146.
- Hyslop, E.J. (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411–429.

I

- IGFA. (2016) Database of IGFA angling records until 2001, <https://www.igfa.org/>
- Iken, K., Brey, T., Wand, U., Voigt, J. & Junghans, P. (2001) Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*, 50, 383–405.
- Ingram, T., Matthews, B., Harrod, C., Stephens, T., Grey, J. & Markel, R. (2007) Lipid extraction has little effect on the $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic consumers. *Limnology and Oceanography: Methods*, 5, 338–343.
- IOTC-SC17. (2014) Rapport de la 17e session du Comité scientifique de la CTOI. Seychelles, 8-12 décembre 2014. IOTC–2014–SC17–R[F], 382.
- IOTC-SC18. (2015) Rapport de la 18e session du Comité scientifique de la CTOI. Bali, Indonésie, 23-27 novembre 2015. IOTC–2015–SC18–R[F], 180.
- Iversen, E.S. & Yoshida, H.O. (1957) Notes on the biology of the Wahoo in the Line Islands. *Pacific Science*, 11, 370–379.

J

- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. & Bearhop, S. (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *The Journal of animal ecology*, 80, 595–602.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R. & Pandolfi, J.M. (2001) Historical Collapse Overfishing of and the Recent Coastal Ecosystems. *Science*, 293, 629–638.
- Jaeger, A., Lecomte, V.J., Weimerskirch, H., Richard, P. & Chérel, Y. (2010) Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 24, 3456–3460.
- Jaquemet, S., Le Corre, M. & Weimerskirch, H. (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment: Importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series*, 268, 281–292.
- Jaquemet, S., Potier, M. & Ménard, F. (2011) Do drifting and anchored Fish Aggregating Devices (FADs) similarly influence tuna feeding habits? A case study from the western Indian Ocean. *Fisheries Research*, 107, 283–290.
- Jaquemet, S., Smale, M.J., Blaison, A., Guyomard, D. & Soria, M. (2012) First Observation of a Pregnant Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*) at Reunion Island, Western Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 11, 205–207.
- Jhaveri, P., Papastamatiou, Y.P. & German, D.P. (2015) Digestive enzyme activities in the guts of bonnethead sharks (*Sphyrna tiburo*) provide insight into their digestive strategy and evidence for microbial digestion in their hindguts. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A*, 189, 76–83.
- Johnson, R. & Kock, A. (2006) South Africa's White Shark cage-diving industry - is their cause for concern?

Finding a balance: White shark conservation and recreational safety in the inshore waters of Cape Town, South Africa; proceedings of a specialist workshop (eds D.C. Nel & T.P. Peschak), pp. 40–59. WWF South Africa Report Series.

- Jordán, F., Liu, W. & Davis, A.J. (2006) Topological Keystone Species : Measures of Positional Importance in Food Webs in of positional Topological keystone species : measures importance food webs. *Oikos*, 112, 535–546.
- Jordán, F., Liu, W. chung & Mike, Á. (2009) Trophic field overlap: A new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling*, 220, 2899–2907.
- Jordán, F., Takacs-santa, A. & Molnar, I. (1999) A reliability theoretical quest for keystone. *Oikos*, 86, 453–462.

K

- Kelley, C.D. & Moriwake, V.N. (2012) Appendix 3: essential fish habitat descriptions, Part 1: bottomfish. Final fishery management plan for coral reef ecosystems of the western 596 Pacific region, volume III, Essential Fish Habitat for Management Unit Species (ed Western Pacific Regional Fishery Management Council), p. 597. WPRMC, Honolulu.
- Kelly, J.F. (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1–27.
- Kernaléguen, L., Cazelles, B., Arnould, J.P.Y., Richard, P., Guinet, C. & Cherel, Y. (2012) Long-term species, sexual and individual variations in foraging strategies of fur seals revealed by stable isotopes in whiskers. *PLoS ONE*, 7, e32916.
- Kiljunen, M., Grey, J., Sinisalo, T., Harrod, C., Immonen, H. & Jones, R.I. (2006) A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1213–1222.
- Kim, S.L. & Koch, P.L. (2012) Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 95, 53–63.
- Kim, S.L., Casper, D.R., Galván-Magaña, F., Ochoa-Díaz, R., Hernández-Aguilar, S.B. & Koch, P.L. (2012a) Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes*, 95, 37–52.
- Kim, S.L., del Rio, C.M., Casper, D. & Koch, P.L. (2012b) Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *Journal of Experimental Biology*, 215, 2495–2500.
- Kitchell, J.F., Boggs, C.H., He, X. & Walters, C.J. (1999) Keystone predators in the central Pacific. *Ecosystem Approaches for Fisheries Management.*, 665–683.
- Kitchell, J.F., Essington, T.E., Boggs, C.H., Schindler, D.E. & Walters, C.J. (2002) The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the central Pacific. *Ecosystems*, 5, 202–216.
- Klinger, D.H., Dale, J.J., Gleiss, A.C., Brandt, T., Estess, E.E., Gardner, L., Machado, B., Norton, A., Rodriguez, L., Stiltner, J., Farwell, C. & Block, B.A. (2016) The effect of temperature on postprandial metabolism of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 195, 32–38.
- Kojadinovic, J. (2006) *Ecologie Trophique de Grands Prédateurs Marins de l’Océan Indien Occidental Tropical Par L’étude Conjointe de La Bioaccumulation D’éléments Traces et de Rapports Isotopiques*. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion.
- .Kojadinovic, J., Ménard, F., Bustamante, P., Cosson, R. & Le Corre, M. (2008b) Trophic ecology of marine birds and pelagic fishes from Reunion Island as determined by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 361, 239–251.
- Kojadinovic, J., Richard, P., Le Corre, M., Cosson, R.P. & Bustamante, P. (2008a) Effects of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in seabird muscle, liver and feathers. *Waterbirds*, 31, 169–178
- Kolasinski, J. (2009) *Réseau trophique associé aux sédiments coralliens : caractérisation et réponses aux perturbations*. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion.
- Kolasinski, J., Kaehler, S. & Jaquemet, S. (2012) Distribution and sources of particulate organic matter in a mesoscale eddy dipole in the Mozambique Channel (south-western Indian Ocean): Insight from C and N stable isotopes. *Journal of Marine Systems*, 96–97, 122–131.
- Kolasinski, J., Nahon, S., Rogers, K., Chauvin, A., Bigot, L. & Frouin, P. (2016) Stable isotopes reveal spatial variability in the trophic structure of a macro-benthic invertebrate community in a tropical coral reef. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 30, 433–446.
- Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B. & Frouin, P. (2011) Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: A stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 443, 77–93.
- Kondoh, M. (2003) foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299, 1388–1391.
- Koslow, J.A., Boehlert, G.W., Gordon, J.D., Haedrich, R.L., Lorange, P. & Parin, N. (2000) Continental slope and

- deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 548–557.
- Kraul, S. (1999) Seasonal abundance of the dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Hawaii and the tropical Pacific Ocean. *Scientia Marina*, 63, 261–266.
- Kuhnert, P.M., Duffy, L.M., Young, J.W. & Olson, R.J. (2012) Predicting fish diet composition using a bagged classification tree approach: A case study using yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Marine Biology*, 159, 87–100.

L

- Lampert, W. (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 3, 21–27.
- Lasso, J. & Zapata, L. (1999) Fisheries and biology of *Coryphaena hippurus* (Pisces: Coryphaenidae) in the Pacific coast of Colombia and Panama. *Scientia Marina*, 63, 387–399.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G. & Post, D.M. (2007a) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88, 42–48.
- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M. & Allgeier, J.E. (2007b) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology letters*, 10, 937–44.
- Le Calvé, O. (2004) Propriétés physiques du milieu marin. Cours de l'Institut des Sciences de l'Ingénieur de Toulon et du Var.
- Le Manach, F., Bach, P., Barret, L., Guyomard, D., Fleury, P.-G., Sabarros, P.S. & Pauly, D. (2015) Reconstruction of the domestic and distant-water fisheries catch of La Reunion (France), 1950–2010. *Fisheries Centre Research Reports*, 23, 83–99.
- Lea, J.S.E., Humphries, N.E., Clarke, C.R. & Sims, D.W. (2015a) To Madagascar and back: Long-distance, return migration across open ocean by a pregnant female bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of Fish Biology*, 87, 1313–1321.
- Lea, J.S.E., Wetherbee, B.M., Queiroz, N., Burnie, N., Aming, C., Sousa, L.L., Mucientes, G.R., Humphries, N.E., Harvey, G.M., Sims, D.W. & Shivji, M.S. (2015b) Repeated, long-distance migrations by a philopatric predator targeting highly contrasting ecosystems. *Scientific Reports*, 5, 1–11.
- Lehodey, P. & Leroy, B. (1999) Age and growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the western and central pacific ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. *Standing Committee on Tuna and Billfish Working Paper*, 2, 18.
- Lehodey, P., Grandperrin, R. & Marchal, P. (1997) Reproductive biology and ecology of a deep-demersal fish, alfonso Beryx splendens, over the seamounts off New Caledonia. *Marine Biology*, 128, 17–27.
- Lehodey, P., Richer de Forges, B., Nauges, C., Grandperrin, R. & Rivaton, J. (1992) Campagne BERYX 11 de Pêche Au Chalut Sur Six Monts Sous-Marins Du Sud-Est de La Zone Economique de Nouvelle-Calédonie.
- Leroy, C. & Barbaroux, O. (1980) Observations physiques et chimiques effectuées sur le milieu marin autour de l'île de La Réunion. *Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes*.
- Lesage, V., Morin, Y., Rioux, È., Pomerleau, C., Ferguson, S.H. & Pelletier, È. (2010) Stable isotopes and trace elements as indicators of diet and habitat use in cetaceans: Predicting errors related to preservation, lipid extraction, and lipid normalization. *Marine Ecology Progress Series*, 419, 249–265.
- Letourneur, Y., Chabanet, P., Durville, P., Taquet, M., Teissier, E., Parmentier, M., Quérou, J. & Pothin, K. (2004) An updated checklist of the marine fish fauna of Reunion Island, South-Western Indian Ocean. *Cybio*, 28, 199–216.
- Levin, S.A. (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- Ley, J.A. (2005) Linking fish assemblages and attributes of mangrove estuaries in tropical Australia: Criteria for regional marine reserves. *Marine Ecology Progress Series*, 305, 41–57.
- Li, Y., Zhang, Y. & Dai, X. (2016) Trophic interactions among pelagic sharks and large predatory teleosts in the northeast central Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 483, 97–103.
- Libralato, S., Christensen, V. & Pauly, D. (2006) A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195, 153–171.
- Lin, H.Y., Lin, P.Y., Chang, N.N., Shiao, J.C. & Kao, S.J. (2014) Trophic structure of megabenthic food webs along depth gradients in the South China Sea and off northeastern Taiwan. *Marine Ecology Progress Series*, 501, 53–66.
- Logan, J.M. & Lutcavage, M.E. (2010a) Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644, 231–244.
- Logan, J.M. & Lutcavage, M.E. (2010b) Reply to Hussey et al.: The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. *Hydrobiologia*, 654, 7–12.
- Logan, J.M., Jardine, T.D., Miller, T.J., Bunn, S.E., Cunjak, R.A. & Lutcavage, M.E. (2008) Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *The Journal of animal ecology*, 77, 838–46.

- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T. & Caverhill, C. (1995) An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17, 1245–1271.
- Lorrain, A., Graham, B.S., Popp, B.N., Allain, V., Olson, R.J., Hunt, B.P. V., Potier, M., Fry, B., Galván-Magaña, F., Menkes, C.E.R., Kaehler, S. & Ménard, F. (2015) Nitrogen isotopic baselines and implications for estimating foraging habitat and trophic position of yellowfin tuna in the Indian and Pacific Oceans. *Deep-Sea Research Part II*, 113, 188–198.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.-M. & Naulet, N. (2003) Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta*, 491, 125–133.
- Lotze, H.K., Coll, M. & Dunne, J.A. (2011) Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems*, 14, 198–222.
- Lowe, C.G., Wetherbee, B.M. & Meyer, C.G. (2006) Using acoustic telemetry monitoring techniques to quantify movement patterns and site fidelity of sharks and giant trevally around French Frigate shoals and Midway atoll. *Atoll research bulletin*, 543, 281–303.
- Lowe, C.G., Wetherbee, B.M., Crow, G.L. & Tester, A.L. (1996) Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 47, 203–211.

M

- Mablouké, C. (2013) Etude Des Ratios Isotopiques Du Carbone et de L'azote de La Matière Organique Particulaire et Des Muscles de Poissons D'intérêt Commercial D'écosystèmes Côtiers Tropicaux Du Sud-Ouest de L'océan Indien : Contribution À L'étude de Leur Fonctionnement. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion.
- Mablouké, C., Kolasinski, J., Potier, M., Cuvillier, A., Potin, G., Bigot, L. & Frouin, P. (2013) Feeding habits and food partitioning between three commercial fish associated with artificial reefs in a tropical coastal environment. *African Journal of Marine Science*, 37–41.
- MacNeil, M.A., Drouillard, K.G. & Fisk, A.T. (2006) Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 345–353.
- Madin, L.P. (1974) Field observations on the feeding behavior of salps (Tunicata: Thaliacea). *Marine Biology*, 25, 143–147.
- Mahé, K., Rabhi, K., Bellamy, E., Elleboode, R., Aumond, Y., Huet, J. & Roos, D. (2016) Comparison between the opercular bones, the scales and the otoliths to investigate the growth of the brilliant pomfret (*Eumegistus illustris*) off the coast of Reunion Island (SW Indian Ocean). *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 4, 176–179.
- Malone, M.A., Buck, K.M., Moreno, G. & Sancho, G. (2011) Diet of three large pelagic fishes associated with drifting fish aggregating devices (DFADs) in the western equatorial Indian Ocean. *Animal Biodiversity and Conservation*, 34, 287–294.
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S.Z., Sosa-Nishizaki, O. & Escobedo-Olvera, M. a. (2013) Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fisheries Oceanography*, n/a-n/a.
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S.Z., Sosa-nishizaki, O. & Lazo, J.P. (2012) Tissue-specific isotope trophic discrimination factors and turnover rates in a marine elasmobranch : empirical and modeling results. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 551–564.
- Manola, I., Seltén, F.M., de Ruijter, W.P.M. & Hazeleger, W. (2015) The ocean-atmosphere response to wind-induced thermocline changes in the tropical South Western Indian Ocean. *Climate Dynamics*, 45, 989–1007.
- Manooch, C.S. & Hogarth, W.T. (1983) Stomach contents and giant trematodes from wahoo, *Acanthocybium solanderi*, collected along the South Atlantic and Gulf coasts of the United States. *Bulletin of Marine Science*, 33, 227–238.
- Mari, J.-F. & Schott, R. (2001) *Probabilistic and Statistical Methods in Computer Science*. Springer US.
- Marouani, S., Chaâba, R., Kadri, H., Saidi, B., Bouain, A., Maltagliati, F., Last, P., Séret, B. & Nejmeddine Bradai, M. (2012) Taxonomic research on *Squalus megalops* (Macleay, 1881) and *Squalus blainvillei* (Risso, 1827) (Chondrichthyes: Squalidae) in Tunisian waters (central Mediterranean Sea). *Scientia Marina*, 76, 97–109.
- Massey, B.R. & Horn, P.L. (1990) Growth and age structure of alfonsino (*Beryx splendens*) from the lower east coast, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 24, 121–136.
- Massutí, E. & Morales-Nin, B. (1995) Seasonality and reproduction of dolphin-fish (*Coryphaena hippurus*) in the Western Mediterranean. *Scientia Marina*, 59, 357–364.
- Massutí, E., Deudero, S., Sánchez, P. & Morales-Nin, B. (1998) Diet and feeding of dolphin (*Coryphaena hippurus*) in Western Mediterranean waters. *Bulletin of Marine Science*, 63, 329–341.
- Matich, P. & Heithaus, M.R. (2014) Multi-tissue stable isotope analysis and acoustic telemetry reveal seasonal

- variability in the trophic interactions of juvenile bull sharks in a coastal estuary. *The Journal of animal ecology*, 83, 199–213.
- Matich, P., Heithaus, M.R. & Layman, C.A. (2010) Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 877–885.
- Matich, P., Heithaus, M.R. & Layman, C.A. (2011) Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *The Journal of animal ecology*, 80, 294–305.
- Mauchline, J. & Gordon, J.D.M. (1984) Occurrence and feeding of berycomorphid and percomorphid teleost fish in the Rockall Trough. *ICES Journal of Marine Science*, 41, 239–247.
- May, R.M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413–414.
- May, R.M., Beddington, J.R., Clark, C.W., Holt, S.J. & Laws, R.M. (1979) Management of multispecies fisheries. *Science*, 205, 267–277.
- McBride, R.S., Richardson, A.K. & Maki, K.L. (2008) Age, growth, and mortality of wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the Atlantic coast of Florida and the Bahamas. *Marine and Freshwater Research*, 59, 799–807.
- McCauley, D.J., Young, H.S., Dunbar, R.B., Estes, J.A., Semmens, B.X. & Micheli, F. (2012) Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecological Applications*, 22, 1711–1717.
- McClanahan, T.R. & Graham, N.A.J. (2015) Marine reserve recovery rates towards a baseline are slower for reef fish community life histories than biomass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20151938.
- McClanahan, T.R. (2014) Recovery of functional groups and trophic relationships in tropical fisheries closures. *Marine Ecology Progress Series*, 497, 13–23.
- McClanahan, T.R., Graham, N. a. J., MacNeil, M.A., Muthiga, N.A., Cinner, J.E., Bruggemann, J.H. & Wilson, S.K. (2011) Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 17230–17233.
- McConnaughey, T. & McRoy, C.P. (1979) Food-Web structure and the fractionation of Carbon isotopes in the bering sea. *Marine Biology*, 53, 257–262.
- McCook, L.J., Jompa, J. & Diaz-Pulido, G. (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19, 400–417.
- McCord, M.E. & Lamberth, S.J. (2009) Catching and tracking the world's largest Zambezi (bull) shark *Carcharhinus leucas* in the Breede Estuary, South Africa: the first 43 hours. *African Journal of Marine Science*, 31, 107–111.
- McCutchan Jr, J.H., Lewis Jr, W.M., Kendall, C. & McGrath, C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378–390.
- McIlwain, J.L., Harvey, E.S., Grove, S., Shiell, G., Al Oufi, H. & Al Jardani, N. (2011) Seasonal changes in a deep-water fish assemblage in response to monsoon-generated upwelling events. *Fisheries Oceanography*, 20, 497–516.
- McMahon, K.W., Hamady, L.L. & Thorrold, S.R. (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnology and Oceanography*, 58, 697–714.
- McPherson, D.L., Blaiyok, K.V. & Masse, W.B. (2012) Lethal Ramming of Sharks by Large Jacks (Carangidae) in the Palau Islands, Micronesia. *Pacific Science*, 66, 327–333.
- Ménard, F., Benivary, H.D., Bodin, N., Coffineau, N., Le Loc'h, F., Mison, T., Richard, P. & Potier, M. (2013a) Stable isotope patterns in micronekton from the Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II*.
- Ménard, F., Fonteneau, A., Gaertner, D., Nordstrom, V., Stéquert, B. & Marchal, E. (2000) Exploitation of small tunas by a purse-seine fishery with fish aggregating devices and their feeding ecology in an eastern tropical Atlantic ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 525–530.
- Ménard, F., Labrune, C., Shin, Y.J., Asine, A.S. & Bard, F.X. (2006) Opportunistic predation in tuna: A size-based approach. *Marine Ecology Progress Series*, 323, 223–231.
- Ménard, F., Lorrain, A., Potier, M. & Marsac, F. (2007) Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology*, 153, 141–152.
- Ménard, F., Potier, M., Jaquemet, S., Romanov, E., Sabatié, R. & Cherel, Y. (2013) Pelagic cephalopods in the western Indian Ocean: New information from diets of top predators. *Deep Sea Research Part II*, 95, 83–92.
- Ménard, F., Potier, M., Jaquemet, S., Romanov, E., Sabatié, R. & Cherel, Y. (2013b) Pelagic cephalopods in the western Indian Ocean: New information from diets of top predators. *Deep Sea Research Part II*, 95, 83–92.
- Merten, W., Appeldoorn, R. & Hammond, D. (2014) Movements of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) along the U.S. east coast as determined through mark and recapture data. *Fisheries Research*, 151, 114–121.
- Meyer, C.G., Holland, K.N., Wetherbee, B.M. & Lowe, C.G. (2001) Diet, resource partitioning and gear vulnerability of Hawaiian jacks captured in fishing tournaments. *Fisheries Research*, 53, 105–113.
- Mintenbeck, K., Brey, T., Jacob, U., Knust, R. & Struck, U. (2008) How to account for the lipid effect on carbon

- stable-isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$): Sample treatment effects and model bias. *Journal of Fish Biology*, 72, 815–830.
- Mintenbeck, K., Jacob, U., Knust, R., Arntz, W.E. & Brey, T. (2007) Depth-dependence in stable isotope ratio $\delta^{15}\text{N}$ of benthic POM consumers: The role of particle dynamics and organism trophic guild. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54, 1015–1023.
- Miquel, J.C., Fowler, S.W., La Rosa, J. & Buat-Menard, P. (1994) Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I*, 41, 243–261.
- Misa, W.F.X.E., Drazen, J.C., Kelley, C.D. & Moriwake, V.N. (2013) Establishing species-habitat associations for 4 eteline snappers with the use of a baited stereo-video camera system. *Fishery Bulletin*, 111, 293–308.
- Miserez, A., Schneberk, T., Sun, C., Zok, F.W. & Waite, J.H. (2008) The transition from stiff to compliant materials in squid beaks. *Science*, 319, 1816–1819.
- Montoya, J.M. & Sole, R. V. (2002) Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 214, 405–412.
- Montoya, J.M., Solé, R. V & Rodriguez, M.A. (2001) La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 36, 727–836.
- Moore, T.A. (2014) *Trophic Dynamics and Feeding Ecology of the Southeast Florida Coastal Pelagic Fish Community*. Nova Southeastern University.
- Morato, T., Cheung, W.W.L. & Pitcher, T.J. (2006) Vulnerability of seamount fish to fishing: Fuzzy analysis of life-history attributes. *Journal of Fish Biology*, 68, 209–221.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L. & Bellwood, D.R. (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13757–13762.
- Msangi, S., Kobayashi, M., Batka, M., Vannuccini, S., Dey, M.M. & Anderson, J.L. (2013) *FISH TO 2030 Prospects for Fisheries and Aquaculture*. World Bank Report.
- Mumby, P.J., Dahlgren, C.P., Harborne, A.R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D.R., Holmes, K.E., Mendes, J.M., Broad, K., Sanchirico, J.N., Buch, K., Box, S., Stoffle, R.W. & Gill, A.B. (2006) Fishing, Trophic Cascades, and the Process of Grazing on Coral Reefs. *Science*, 311, 98–101.
- Mumby, P.J., Steneck, R.S., Edwards, A.J., Ferrari, R., Coleman, R., Harborne, A.R. & Gibson, J.P. (2012) Fishing down a Caribbean food web relaxes trophic cascades. *Marine Ecology Progress Series*, 445, 13–24.
- Mundy, B.C. (2005) *Checklist of the Fishes Hawaiian Archipelago*. Bishop Museum Press, Honolulu.
- Muths, D., Tessier, E. & Bourjea, J. (2015) Genetic structure of the reef grouper *Epinephelus merra* in the West Indian Ocean appears congruent with biogeographic and oceanographic boundaries. *Marine Ecology*, 36, 447–461.
- Myers, R.A. & Worm, B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423, 280–283.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P. & Peterson, C.H. (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315, 1846–50.

N

- Nadon, M.O., Ault, J.S., Williams, I.D., Smith, S.G. & Dinardo, G.T. (2015) Length-based assessment of coral reef fish populations in the main and Northwestern Hawaiian Islands. *PLoS ONE*, 10, e0133960.
- Nakane, Y., Suda, Y. & Sano, M. (2011) Food habits of fishes on an exposed sandy beach at Fukiagehama, South-West Kyushu Island, Japan. *Helgolander Marine Research*, 65, 123–131.
- Nanami, A. (2011) Size composition and reproductive biology of the ornate jobfish *Pristipomoides argyrogrammicus* (Lutjanidae) off Ishigaki Island, Okinawa. *Ichthyological Research*, 58, 310–314.
- Nanjo, K., Kohno, H. & Sano, M. (2008) Food habits of fishes in the mangrove estuary of Urauchi River, Iriomote Island, southern Japan. *Fisheries Science*, 74, 1024–1033.
- Navia, A.F., Cortés, E. & Mejía-Falla, P.A. (2010) Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221, 2918–2926.
- Navia, A.F., Cortés, E., Jordan, F., Cruz-Escalona, V. & Mejia-Falla, P.A. (2012) Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing. *Diversity of Ecosystems* (ed A. Mahamane), pp. 417–452. InTech Europe, Rijeka, Croatia.
- Neumann, B., Vafeidis, A.T., Zimmermann, J. & Nicholls, R.J. (2015) Future coastal population growth and exposure to sea-level rise and coastal flooding - a global assessment. *PLoS ONE*, 10, e0118571.
- Newman, M.E.J. (2004) Analysis of weighted networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 70, 1–9.

- Newman, M.J.H., Paredes, G.A., Sala, E. & Jackson, J.B.C. (2006) Structure of Caribbean coral reef communities across a large gradient of fish biomass. *Ecology Letters*, 9, 1216–1227.
- Newman, S.J. & Dunk, I.J. (2003) Age validation, growth, mortality, and additional population parameters of the goldband snapper (*Pristipomoides multidens*) off the Kimberley coast of northwestern Australia. *Fishery Bulletin*, 101, 116–128.
- Newman, S.J., Steckis, R.A., Edmonds, J.S. & Lloyd, J. (2000) Stock structure of the goldband snapper *Pristipomoides multidens* (Pisces: Lutjanidae) from the waters of northern and western Australia by stable isotope ratio analysis of sagittal otolith carbonate. *Marine Ecology Progress Series*, 198, 239–247.
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S. & Phillips, D.L. (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 429–436.
- Newton, K.C., Wraith, J. & Dickson, K.A. (2015) Digestive enzyme activities are higher in the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, than in ectothermic sharks as a result of visceral endothermy. *Fish Physiology and Biochemistry*, 41, 887–898.

O

- OCEA Consult'. (2013) Collecte de post-larves de poissons récifaux. POLARUN Program Final Report, 75.
- Oguz, T., Macias, D., Renault, L., Ruiz, J. & Tintore, J. (2013) Controls of plankton production by pelagic fish predation and resource availability in the Alboran and Balearic Seas. *Progress in Oceanography*, 112–113, 1–14.
- Ohta, I. & Kakuma, S. (2005) Periodic behavior and residence time of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices around Okinawa Islands, as identified with automated listening stations. *Marine Biology*, 146, 581–594.
- Okiyama, M. (1988) *An Atlas of the Early Stage Fish in Japan*. Tokai University Press, Tokyo, Japan.
- Oksanen, J., Blanchet, G.F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, H.H. & Wagner, H. (2015) *Vegan: community ecology package*. , R package version 2.2.
- Olin, J.A., Hussey, N.E., Fritts, M., Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Poulakis, G.R. & Fisk, A.T. (2011) Maternal meddling in neonatal sharks: Implications for interpreting stable isotopes in young animals. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25, 1008–1016.
- Olin, J.A., Hussey, N.E., Grgicak-Mannion, A., Fritts, M.W., Wintner, S.P. & Fisk, A.T. (2013) Variable $\delta^{15}\text{N}$ diet-tissue discrimination factors among sharks: implications for trophic position, diet and food web models. *PloS one*, 8, e77567.
- Olson, R.J. & Galván-Magaña, F. (2002) Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 100, 279–298.
- Opic, P., Conand, F. & Bourret, P. (1994) *Poissons Commerciaux Du Sud-Ouest de l'Océan Indien*. ORSTOM Editions.
- Opsahl, T. & Panzarasa, P. (2009) Clustering in weighted networks. *Social Networks*, 31, 155–163.
- Orams, M.B. (2002) Feeding wildlife as a tourism attraction: a review of issues and impacts. *Tourism Management*, 23, 281–293.
- Oxenford, H.A. & Hunte, W. (1999) Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Scientia Marina*, 63, 303–315.

P

- Palacios, M. del M., Warren, D.T. & McCormick, M.I. (2016) Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. *Oikos*, 125, 201–209.
- Palko, B.J., Beardsley, G.L. & Richards, W.J. (1982) Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. *FAO Fisheries Synopsis*, 130, 1–34.
- Papastamatiou, Y.P., Meyer, C.G., Kosaki, R.K., Wallsgrave, N.J. & Popp, B.N. (2015) Movements and foraging of predators associated with mesophotic coral reefs and their potential for linking ecological habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 155–170.
- Papastamatiou, Y.P., Purkis, S.J. & Holland, K.N. (2007) The response of gastric pH and motility to fasting and feeding in free swimming blacktip reef sharks, *Carcharhinus melanopterus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345, 129–140.
- Papastamatiou, Y.P., Wetherbee, B.M., Lowe, C.G. & Crow, G.L. (2006) Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: Evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series*, 320, 239–251.
- Papiol, V., Cartes, J.E., Fanelli, E. & Rumolo, P. (2013) Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: Relationship with available food sources. *Journal of Sea Research*, 77, 53–69.

- Parin, N. V, Mironov, A.N. & Nesis, K.N. (1997) Biology of the Nazca and Sala y Gomez Submarine Ridges, an Outpost of the Indo- West Pacific Fauna in the Eastern Pacific Ocean: Composition and Distribution of the Fauna, its Communities and History. *Advances in Marine Biology*, 32, 145–242.
- Parnell, A.A. & Jackson, A. (2011) SIAR: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.1.3.
- Pauly, D. & Palomares, M.L. (2005) Fishing down marine food web: It is far more pervasive than we thought. *Bulletin of Marine Science*, 76, 197–211.
- Pauly, D. & Watson, R. (2005) Background and interpretation of the ‘Marine Trophic Index’ as a measure of biodiversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 360, 415–423.
- Pauly, D. & Zeller, D. (2016) Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature communications*, 7, 1–9.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres, F.J. (1998) Fishing down marine food webs. *Science*, 279, 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R. & Zeller, D. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418, 689–695.
- Pauly, D., Hilborn, R. & Branch, T.A. (2013) Does catch reflect abundance. *Nature*, 494, 3–6.
- Pennington, J.T., Mahoney, K.L., Kuwahara, V.S., Kolber, D.D., Calienes, R. & Chavez, F.P. (2006) Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 285–317.
- Perga, M.-E. & Grey, J. (2010) Laboratory measures of isotope discrimination factors: comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology*, 47, 942–947.
- Perissinotto, R. & Pakhomov, E.A. (1998) The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 17, 361–374.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, 308, 1912–1915.
- Peterson, B.J. & Fry, B. (1987) Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 293–320.
- Pethybridge, H., Daley, R.K. & Nichols, P.D. (2011) Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409, 290–299.
- Pianka, E.R. (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71, 2141–2145.
- Piet, G.J. & Jennings, S. (2005) Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 214–225.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D. & Link, J. (2004) Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305, 346–347.
- Pillans, R.D., Anderson, W.G., Good, J.P., Hyodo, S., Takei, Y., Hazon, N. & Franklin, C.E. (2006) Plasma and erythrocyte solute properties of juvenile bull sharks, *Carcharhinus leucas*, acutely exposed to increasing environmental salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 331, 145–157.
- Pimenta, E.G., Vieira, Y.C., Marques, L.A., Gomes, T.X. & de Amorim, A.F. (2014) Analysis of stomach contents of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, Linnaeus, 1758 (Actinopterygii, Coryphaenidae), off the northern coast of Rio de Janeiro state, Brazil. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 70, 2954–2960.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350, 669–674.
- Pinault, M. & Garnier, R. (2015) Réserve de pêche de Sainte-Rose. Suivi des peuplements de poissons d’intérêt halieutique. Suivi écologique à T+4 ans – La Réunion. Rapport technique PARETO, 26.
- Pinault, M. & Wickel, J. (2013) What appears to be a defensive behavior in the anchovy could also be a double-edged sword. *Coral Reefs*, 33, 343–343.
- Pinault, M. (2013) Evaluation de la fonctionnalité de récifs artificiels à vocation non extractive, dans un contexte d’habitats naturels fragmentés - côte nord-ouest de l’île de La Réunion. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan.
- Pinault, M., Chabanet, P., Loiseau, N., Durville, P., Galzin, R. & Quod, J. (2013) Influence des facteurs environnementaux sur la structure des peuplements ichtyologiques de l’île de La Réunion (Sud-Ouest de l’océan Indien). *Cybium*, 37, 95–109.
- Pinault, M., Loiseau, N., Chabanet, P., Durville, P. & Quod, J.-P. (2012) Influence des facteurs mésologiques sur la structure spatiale des peuplements ichtyologiques marins non récifaux de l’île de La Réunion. Poster - Ve Rencontres de l’Ichtyologie en France (RIF 2012).
- Pinault, M., Quod, J.-P. & Galzin, R. (2015) Mass-settlement of the Indian ocean black-tip grouper *Epinephelus oceanicus* (Lacepède, 1802) in a shallow volcanic habitat following a tropical storm. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 705–711.

- Piton, B. & Taquet, M. (1992) Océanographie physique des parages de l'île de la Réunion (Océan Indien). Document scientifique de l'ORSTOM, 39.
- Polo-silva, C., Newsome, S.D., Galva, F., Grijalba-bendeck, M. & Sanjuan-mun, A. (2013) Trophic shift in the diet of the pelagic thresher shark based on stomach contents and stable isotope analyses. *Marine Biology Research*, 9, 958–971.
- Polunin, N.V.C., Morales-Nin, B., Pawsey, W.E., Cartes, J.E., Pinnegar, J.K. & Moranta, J. (2001) Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data. *Marine Ecology Progress Series*, 220, 13–23.
- Pomerleau, C., Winkler, G., Sastri, A., Nelson, R.J. & Williams, W.J. (2014) The effect of acidification and the combined effects of acidification/lipid extraction on carbon stable isotope ratios for sub-arctic and arctic marine zooplankton species. *Polar Biology*, 37, 1541–1548.
- Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: model, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J. & Montaña, C.G. (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152, 179–89.
- Potier, M., Marsac, F., Cherel, Y., Lucas, V., Sabatié, R., Maury, O. & Ménard, F. (2007) Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean. *Fisheries Oceanography*, 82, 60–72.
- Potier, M., Ménard, F., Benivary, H.D. & Sabatié, R. (2011) Length and weight estimates from diagnostic hard part structures of fish, crustacea and cephalopods forage species in the western Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 92, 413–423.
- Potin, G. (2009) Distribution spatiale de poissons grégaires dans un réseau de structures artificielles : le cas de la baie de Saint-Paul à l'île de La Réunion. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion.
- Potoschi, A., Reñones, O. & Cannizzaro, L. (1999) Sexual development, maturity and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western and central Mediterranean. *Scientia Marina*, 63, 367–372.
- Poupin, J. (2009) Crustacés de La Réunion. IRD edition, Marseille.
- Pous, S., Lazure, P., André, G., Dumas, F., Halo, I. & Penven, P. (2014) Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 1957–1976.
- Power, M.E. (1990) Effects of fish in river food webs. *Science*, 250, 811–814.
- Pulchérie & Méralli-Ballou. (2007) *Homme Libre, Toujours... La Pêche À La Réunion Depuis Le XVIIe Siècle*, CRPMEM. CRPMEM, Le Port.

Q

- Quero, J.-C., Spitz, J. & Vayne, J.-J. (2009) *Symphysanodon pitondelafournaisei*: une nouvelle espèce de Symphysanodontidae (Perciformes) de l'île de La Réunion (France, océan Indien). *Cybium*, 33, 73–77.
- Quod, J.P. & Turquet, J. (1996) Ciguatera in Reunion Island (SW Indians Ocean): epidemiology and clinical patterns. *Toxicon*, 34, 779–785.

R

- Ralston, N.V.C., Ralston, C.R., Blackwell, J.L. & Raymond, L.J. (2008) Dietary and tissue selenium in relation to methylmercury toxicity. *NeuroToxicology*, 29, 802–811.
- Ramirez-Mella, J.T. & Garcia-Sais, J.R. (2003) Offshore dispersal of Caribbean reef fish larvae: how far is it? *Bulletin of Marine Science*, 72, 997–1017.
- Rancurel, P. & Intes, A. (1982) Le requin tigre, *Galeocerdo cuvier*, Lacépède des eaux Néocalédoniennes examen des contenus stomacaux. *Tethys*, 10, 195–199.
- Rao, R., Molinari, R.L. & Festa, J.F. (1989) Evolution of the climatological near-surface thermal structure of the tropical Indian Ocean. *Journal of geophysical research*, 94, 10801–10815.
- Ratnasingham, S. & Hebert, P.D.N. (2007) BOLD : The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Molecular Ecology Notes*, 7, 355–364.
- Reecht, Y., Rochet, M.J., Trenkel, V.M., Jennings, S. & Pinnegar, J.K. (2013) Use of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology*, 83, 355–377.
- Rees, H.C., Maddison, B.C., Middleditch, D.J., Patmore, J.R.M. & Gough, K.C. (2014) The detection of aquatic animal species using environmental DNA - a review of eDNA as a survey tool in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 51, 1450–1459.
- Reid, S.B., Hirota, J., Young, R.E. & Hallacher, L.E. (1991) Mesopelagic-boundary community in Hawaii: Micronekton at the interface between neritic and oceanic ecosystems. *Marine Biology*, 109, 427–440.

- Reum, J.C.P. (2011) Lipid correction model of carbon stable isotopes for a cosmopolitan predator, spiny dogfish *Squalus acanthias*. *Journal of Fish Biology*, 79, 2060–2066.
- Revill, A.T., Young, J.W. & Lansdell, M. (2009) Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off eastern Australia. *Marine Biology*, 156, 1241–1253.
- Reyes, L.M. & García-Borboroglu, P. (2004) Killer Whale (*Orcinus orca*) Predation on Sharks in Patagonia, Argentina: A First Report. *Aquatic Mammals*, 30, 376–379.
- Reynolds, S.E., Mather, R.L., Wolff, G.A., Williams, R.G., Landolfi, A., Sanders, R. & Woodward, E.M.S. (2007) How widespread and important is N₂ fixation in the North Atlantic Ocean? *Global Biogeochemical Cycles*, 21, 1–14.
- Rey-Valette, H., Cillaurren, E. & David, G. (2000) Évaluation pluridisciplinaire de la durabilité des pêcheries artisanales autour des dispositifs de concentration de poissons. , 13, 241–252.
- Ribes, S. (1978) La Macrofaune Vagile Associée À La Partie Vivante Des Scléactiniaires Sur Un Récif Frangeant de L'île de La Réunion (Océan Indien). Université Aix-Marseille II.
- Riera, P. & Richard, P. (1996) Isotopic Determination of Food Sources of *Crassostrea gigas* Along a Trophic Gradient in the Estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42, 347–360.
- Riou, A., Bareille, G., Morat, F., Pothin, K., Bru, N. & Chabanet, P. (2016) The usefulness of otolith chemistry to determine the life history of the honeycomb grouper around Reunion Island (SW Indian Ocean). *Fisheries Research*, 179, 104–114.
- Rizzari, J.R., Bergseth, B.J. & Frisch, A.J. (2015) Impact of Conservation Areas on Trophic Interactions between Apex Predators and Herbivores on Coral Reefs. *Conservation Biology*, 29, 418–429.
- Rizzari, J.R., Frisch, A.J., Hoey, A.S. & McCormick, M.I. (2014) Not worth the risk: Apex predators suppress herbivory on coral reefs. *Oikos*, 123, 829–836.
- Robert, M., Dagorn, L., Deneubourg, J.L., Itano, D. & Holland, K. (2012) Size-dependent behavior of tuna in an array of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology*, 159, 907–914.
- Rodríguez-Cabello, C. & Sánchez, F. (2014) Is *Centrophorus squamosus* a highly migratory deep-water shark? *Deep-Sea Research Part I*, 92, 1–10.
- Roff, G., Doropoulos, C., Rogers, A., Bozec, Y.M., Krueck, N.C., Aurellado, E., Priest, M., Birrell, C. & Mumby, P.J. (2016) The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 395–407.
- Rogers, K.M. (2003) Stable carbon and nitrogen isotope signatures indicate recovery of marine biota from sewage pollution at Moa Point, New Zealand. *Marine Pollution Bulletin*, 46, 821–827.
- Rogers, K.M. (2008) Nitrogen isotopes as a screening tool to determine the growing regimen of some organic and nonorganic supermarket produce from New Zealand. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56, 4078–4083.
- Rogers, S.I. & Ellis, J.R. (2000) Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 866–881.
- Romanov, E. V. (2002) Bycatch in the tuna purse-seine fisheries of the western Indian Ocean. *Fishery Bulletin*, 100, 90–105.
- Romanov, E., Potier, M., Zamorov, V. & Ménard, F. (2009) The swimming crab *Charybdis smithii*: Distribution, biology and trophic role in the pelagic ecosystem of the western Indian Ocean. *Marine Biology*, 156, 1089–1107.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Fizzala, X., Gaill, F., Greenstreet, S.P.R., Lamare, S., Le Loc'h, F., McQuatters-Gollop, a., Mialet, B., Niquil, N., Percelay, J., Renaud, F., Rossberg, a. G. & Féral, J.P. (2013) Food web indicators under the Marine Strategy Framework Directive: From complexity to simplicity? *Ecological Indicators*, 29, 246–254.
- Rooker, J.R., Turner, J.P. & Holt, S.A. (2006) Trophic ecology of Sargassum-associated fishes in the Gulf of Mexico determined from stable isotopes and fatty acids. *Marine Ecology Progress Series*, 313, 249–259.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. & Moore, J.C. (2006) Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, 442, 265–269.
- Roos, D., Aumond, Y., Huet, J. & Bruchon, F. (2015) Indicateurs biologiques et écologiques pour une gestion durable des stocks de poissons démersaux profonds d'intérêt halieutique (100-700 m) à La Réunion. Ifremer Rapport RST/RBE-DOI/2015-11, 186.
- Roos, D., Tessier, E. & Taquet, M. (2001) Prospection des ressources côtières demersales profondes autour de La Réunion. Rapport Ifremer, CRPMEM convention n°99, 25.
- Rudershausen, P.J., Mitchell, W.A., Buckel, J.A., Williams, E.H. & Hazen, E. (2010) Developing a two-step fishery-independent design to estimate the relative abundance of deepwater reef fish: Application to a marine protected area off the southeastern United States coast. *Fisheries Research*, 105, 254–260.
- Ruiz, D.J. & Wolff, M. (2011) The Bolivar Channel Ecosystem of the Galapagos Marine Reserve: Energy flow structure and role of keystone groups. *Journal of Sea Research*, 66, 123–134.
- Ruiz-Cooley, R.I., Garcia, K.Y. & Hetherington, E.D. (2011) Effects of lipid removal and preservatives on carbon

- and nitrogen stable isotope ratios of squid tissues: Implications for ecological studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407, 101–107.
- Ruppert, J.L.W., Travers, M.J., Smith, L.L., Fortin, M.J. & Meekan, M.G. (2013) Caught in the middle: combined Impacts of shark removal and coral loss on the fish communities of coral reefs. *PLoS ONE*, 8, 1–9.
- Ryan, C., McHugh, B., Trueman, C.N., Harrod, C., Berrow, S.D. & O'Connor, I. (2012) Accounting for the effects of lipids in stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) analysis of skin and blubber of balaenopterid whales. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 26, 2745–2754.

S

- Sabatié, R., Potier, M., Broudin, C., Seret, B., Ménard, F. & Marsac, F. (2003) Preliminary analysis of some pelagic fish diet in the eastern central atlantic. *Collective Volume of Scientific Paper ICCAT*, 55, 292–302.
- Sackett, D.K., Drazen, J.C., Moriwake, V.N., Kelley, C.D., Schumacher, B.D. & Misa, W.F.X.E. (2014) Marine protected areas for deepwater fish populations: An evaluation of their effects in Hawai'i. *Marine Biology*, 161, 411–425.
- Sadowsky, V. (1971) Notes on the bull shark *Carcharhinus leucas* in the lagoon region of Cananea, Brazil. *Boletim do Instituto Oceanografico*, 20, 71–78.
- Saint-Ange, F., Savoye, B., Michon, L., Bachelery, P., Deplus, C., de Voogd, B., Dymont, J., le Drezen, E., Voisset, M., le Friant, A. & Boudon, G. (2011) A volcanoclastic deep-sea fan off La Réunion Island (Indian Ocean): Gradualism versus catastrophism. *Geology*, 39, 271–274.
- Sandin, S.A. & Sala, E. (2012) Using successional theory to measure marine ecosystem health. *Evolutionary Ecology*, 26, 435–448.
- Sandin, S.A., Smith, J.E., DeMartini, E.E., Dinsdale, E.A., Donner, S.D., Friedlander, A.M., Konotchick, T., Malay, M., Maragos, J.E., Obura, D., Pantos, O., Paulay, G., Richie, M., Rohwer, F., Schroeder, R.E., Walsh, S., Jackson, J.B.C., Knowlton, N. & Sala, E. (2008) Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS ONE*, 3, e1548.
- Santos, M.M., Juárez, M.A., Rombolá, E.F., García, M.L., Coria, N.R. & Doncaster, C.P. (2012) Over-representation of bird prey in pellets of South Polar Skuas. *Journal of Ornithology*, 153, 979–983.
- Sardenne, F., Ménard, F., Degroote, M., Fouché, E., Guillou, G., Lebreton, B., Hollanda, S.J. & Bodin, N. (2015) Methods of lipid-normalization for multi-tissue stable isotope analyses in tropical tuna. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 29, 1253–1267.
- Schekter, R. (1982) Mariculture of dolphin (*Coryphaena hippurus*): Is it feasible. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Instit*, 35, 27–32.
- Schmid, T.H. & Murru, F.L. (1994) Bioenergetics of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, maintained in captivity. *Zoo Biology*, 13, 177–185.
- Sepulveda, C.A., Aalbers, S.A., Ortega-Garcia, S., Wegner, N.C. & Bernal, D. (2011) Depth distribution and temperature preferences of wahoo (*Acanthocybium solandri*) off Baja California Sur, Mexico. *Marine Biology*, 158, 917–926.
- Sepulveda, C.A., Kohin, S., Chan, C., Vetter, R. & Graham, J.B. (2004) Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Marine Biology*, 145, 191–199.
- Serène, R. (1962) Révision du genre *Pseudosquilla* (Stomatopoda) et définition de genres nouveaux. *Bulletin de L'Institut Océanographique Monaco*, 1241, 1–27.
- Sheffield, G.G., Fay, F.H., Feder, H. & Kelly, B.P. (2001) Laboratory digestion of prey and interpretation of walrus stomach contents. *Marine Mammal Science*, 17, 310–330.
- Shokralla, S., Spall, J.L., Gibson, J.F. & Hajibabaei, M. (2012) Next-generation sequencing technologies for environmental DNA research. *Molecular Ecology*, 21, 1794–1805.
- Simpfendorfer, C.A. & Kyne, P.M. (2009) Limited potential to recover from overfishing raises concerns for deep-sea sharks, rays and chimaeras. *Environmental Conservation*, 36, 97–103.
- Simpfendorfer, C.A. (1992) Biology of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland shark meshing program off Townsville, Australia. *Australian Journal of Marine & Freshwater Pesearch*, 43, 33–43.
- Simpfendorfer, C.A., Goodreid, A.B. & Mcauley, R.B. (2001) Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 61, 37–46.
- Sirajudheen, T.K. & Kumar, A.B. (2012) Diversity of marine ornamental fishes along kerala coast. *Biodiversity and Taxonomy* (eds A.B. Kumar, M.P. Nayar, R. V. Varma, & C.K. Peethambaran), pp. 315–328. Narendra Publishing House.
- Smale, M.J. & Cliff, G. (1998) Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from KwaZulu-Natal, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 20, 241–253.

- Smale, M.J. & Cowley, P.D. (1992) The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape south coast, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 12, 823–834.
- Smale, M.J. (1986) The feeding habits of six pelagic and predatory teleosts in eastern Cape coastal waters (South Africa). *Journal of Zoology Series B*, 1, 357–410.
- Smale, M.J., Watson, G. & Hecht, T. (1995) *Otolith Atlas of Southern African Marine Fishes*. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.
- Smith, G.C. & Parrish, J.D. (2002) Estuaries as nurseries for the jacks *Caranx ignobilis* and *Caranx melampygus* (Carangidae) in Hawaii. *Estuaries, Coastal and Shelf Science*, 55, 347–359.
- Smith, J.E., Hunter, C.L. & Smith, C.M. (2010) The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163, 497–507.
- Smith, M.M. & Heemstra, P.C. (1986) *Smith's Sea Fishes*. Springer-Verlag.
- Snelson, F.F., Mulligan, T.J. & Williams, S.E. (1984) Food habits, occurrence, and population structure of bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 34, 71–80.
- Solé, R. V & Montoya, J.M. (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of The Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268, 2039–2045.
- Soria, M. (2014) Etude du comportement des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et tigre (*Galeocerdo cuvier*) à La Réunion - Programme CHARC. Rapport final IRD.
- Soria, M., Dagorn, L., Potin, G. & Fréon, P. (2009) First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour*, 78, 1441–1446.
- Sotiropoulos, M.A., Tonn, W.M. & Wassenaar, L.I. (2004) Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues : potential consequences for food web studies. *Ecology of Freshwater Fish*, 13, 155–160.
- Sousa, L.L., Xavier, R., Costa, V., Humphries, N.E., Trueman, C., Rosa, R., Sims, D.W. & Queiroz, N. (2016) DNA barcoding identifies a cosmopolitan diet in the ocean sunfish. *Scientific reports*, 6, 28762.
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Roeder, B., Hammer, J., Passey, B., West, A., Cerling, T., Dearing, D. & Ehleringer, J. (2003) Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: Hair d15N values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13, 80–87.
- Springer, A.M., Estes, J.A., van Vliet, G.B., Williams, T.M., Doak, D.F., Danner, E.M., Forney, K.A. & Pfister, B. (2003) Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 12223–12228.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2012) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297, 1292–1296.
- Stéquert, B., Rodriguez, J.N., Cuisset, B. & Le Menn, F. (2001) Gonadosomatic index and seasonal variations of plasma sex steroids in skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the western Indian ocean. *Aquatic Living Resources*, 14, 313–318.
- Stokes, T.K. (1992) An overview of the North Sea multispecies modelling work in ICES. *South African Journal of Marine Science*, 12, 1051–1060.
- Subbey, S., Devine, J.A., Schaarschmidt, U. & Nash, R.D.M. (2014) Modelling and forecasting stock–recruitment: current and future perspectives. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 2307–2322.
- Sudekum, A.E., Parrish, J.D., Radtke, R.L. & Ralston, S. (1991) Life history and ecology of large jacks in undisturbed, shallow, oceanic communitires. *Fishery Bulletin*, 89, 493–513.
- Sutton, T.T. (2013) Vertical ecology of the pelagic ocean: Classical patterns and new perspectives. *Journal of Fish Biology*, 83, 1508–1527.
- Sutton, T.T., Porteiro, F.M., Heino, M., Byrkjedal, I., Langhelle, G., Anderson, C.I.H., Horne, J., Soiland, H., Falkenhaus, T., Godo, O.R. & Bergstad, O.A. (2008) Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55, 161–184.
- Swartz, W., Sala, E., Tracey, S., Watson, R. & Pauly, D. (2010) The spatial expansion and ecological footprint of fisheries (1950 to present). *PLoS ONE*, 5, 3–8.
- Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C. & Jennings, S. (2006) Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid communications in mass spectrometry : RCM*, 20, 595–601.
- Szuwalski, C.S., Vert-Pre, K.A., Punt, A.E., Branch, T.A. & Hilborn, R. (2015) Examining common assumptions about recruitment: A meta-analysis of recruitment dynamics for worldwide marine fisheries. *Fish and Fisheries*, 16, 633–648.

T

- Taquet, M. (2004) Le Comportement Agrégatif de La Dorade Coryphène (*Coryphaena Hippurus*) Autour Des

- Objets Flottants. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- Taquet, M., Sancho, G., Dagorn, L., Gaertner, J.-C., Itano, D., Aumeeruddy, R., Wendling, B. & Peignon, C. (2007) Characterizing fish communities associated with drifting fish aggregating devices (FADs) in the Western Indian Ocean using underwater visual surveys. *Aquatic Living Resources*, 20, 331–341.
- Tessier, E. & Poisson, F. (1997) Bilan sur la mise en place d'un système de récolte de données sur la pêche artisanale sur DCP. Commission de l'Océan Indien, association thonière/ PTR II, Ifremer, 48.
- Tessier, E. (2005) Dynamique des peuplements ichtyologiques associés aux récifs artificiels à l'île de la Réunion (ouest de l'océan Indien) – Implication dans la gestion des pêcheries côtières .
- Testerman, C.B. (2014) Molecular Ecology of Globally Distributed Sharks. PhD Thesis, Nova Southeastern University.
- Thadewald, T. & Büning, H. (2007) Jarque-Bera test and its competitors for testing normality: a power comparison. *Journal of Applied Statistics*, 34, 87–105.
- Theisen, T.C., Bowen, B.W., Lanier, W. & Baldwin, J.D. (2008) High connectivity on a global scale in the pelagic wahoo, *Acanthocybium solandri* (tuna family Scombridae). *Molecular Ecology*, 17, 4233–4247.
- Thomassin, A. (2011) «Des Réserves Sous Réserve» Acceptation Sociale Des Aires Marines Protégées - L'exemple de La Région Sud-Ouest de L'océan Indien. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion.
- Tillett, B.J., Meekan, M.G., Field, I.C., Thorburn, D.C. & Ovenden, J.R. (2012) Evidence for reproductive philopatry in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of fish biology*, 80, 2140–2158.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Knops, J.M.H. (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Tont, S.A. (1975) Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 18, 112–117.
- Torres-Rojas, Y.E., Hernández-Herrera, A., Ortega-García, S. & Soto-Jiménez, M.F. (2014) Feeding habits variability and trophic position of dolphinfish in waters south of the Baja California Peninsula, Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*, 143, 528–542.
- Tripp-Valdez, A., Galván-Magaña, F. & Ortega-García, S. (2010) Feeding habits of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 578–582.
- Trueman, C.N., Johnston, G., O'Hea, B. & MacKenzie, K.M. (2014) Trophic interactions of fish communities at midwater depths enhance long-term carbon storage and benthic production on continental slopes. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 20140669.
- Tuma, R.E. (1976) An Investigation of the Feeding Habits of the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*, in the Lake Nicaragua- Rio San Juan System. *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, 39.
- Turquet, J., Tessier, E., Bosc, P., Durville, P. & Quod, J. (1998) Etude sur les récifs artificiels et le recrutement larvaire en zones à habitat limité à la Réunion. Rapport technique, ARVAM, ARDA & CRPMEM, 58p + annexes.

U

- United Nations Department of Economic and Social Affairs Population division. (2015) World Population Prospects: The 2015 Revision, Key Findings and Advance Tables. Working Paper No. ESA/P/WP.241, New York.

V

- Valls, M., Olivar, M.P., de Puellas, M.L.F., Moli, B., Bernal, A. & Sweeting, C.J. (2014) Trophic structure of mesopelagic fishes in the western Mediterranean based on stable isotopes of carbon and nitrogen. *Journal of Marine Systems*, 138, 160–170.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46, 2061–2066.
- Varghese, S.P., Somvanshi, V.S. & Dalvi, R.S. (2014) Diet composition, feeding niche partitioning and trophic organisation of large pelagic predatory fishes in the eastern Arabian Sea. *Hydrobiologia*, 736, 99–114.
- Varghese, S.P., Somvanshi, V.S., John, M.E. & Dalvi, R.S. (2013) Diet and consumption rates of common dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in the eastern Arabian Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 29, 1022–1029.
- Vaske Júnior, T., Vooren, C.M. & Lessa, R.P. (2003) Feeding strategy of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), and wahoo (*Acanthocybium solandri*) in the Saint Peter and Saint Paul archipelago, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 29, 173–181.
- Vaudo, J.J. & Heithaus, M.R. (2011) Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology Progress Series*, 425, 247–260.
- Vianna, G.M.S., Meekan, M.G., Pannell, D.J., Marsh, S.P. & Meeuwij, J.J. (2012) Socio-economic value and

- community benefits from shark-diving tourism in Palau: a sustainable use of reef shark populations. *Biological Conservation*, 145, 267–277.
- Vidthayanon, C. (2005) Thailand Red Data: Fishes. Office of Natural Resources and Environmental Policy and Planning, Bangkok, Thailand.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.

W

- Wall, C.C., Jech, J.M. & McLean, S.J. (2016) Increasing the accessibility of acoustic data through global access and imagery. *ICES Journal of Marine Science*, 73.
- Ward, J.H. (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236–244.
- Ward, P. & Myers, R. a. (2005) Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology*, 86, 835–847.
- Ware, D.M. & Thomson, R.W. (2005) Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. *Science*, 308, 1280–1284.
- Wassenaar, L.I. (1995) Evaluation of the origin and fate of nitrate in the Abbotsford Aquifer using isotopes of ^{15}N and ^{18}O in NO_3^- . *Applied Geochemistry*, 10, 391–405.
- Watson, R.A. & Morato, T. (2013) Fishing down the deep: Accounting for within-species changes in depth of fishing. *Fisheries Research*, 140, 63–65.
- Watson, R.A., Cheung, W.W.L., Anticamara, J.A., Sumaila, R.U., Zeller, D. & Pauly, D. (2013) Global marine yield halved as fishing intensity redoubles. *Fish and Fisheries*, 14, 493–503.
- Watts, D.J. & Strogatz, S.H. (1998) Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393, 440–442.
- Weimerskirch, H. (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54, 211–223.
- Wells, R.J.D. & Rooker, J.R. (2009) Feeding ecology of pelagic fish larvae and juveniles in slope waters of the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 75, 1719–1732.
- Werbrouck, A., Van Grevelinghe, G., Landron, F., Charlier, P., Loire, C. & Gauthier, C. (2014) Expertise médico-légale des victimes d'attaques et de morsures de requins à La Réunion. *Revue de Medecine Legale*, 5, 110–121.
- Werry, J.M. (2010) Habitat Ecology of the Bull Shark, *Carcharhinus Leucas*, on Urban Coasts in Eastern Queensland, Australia. PhD Thesis, Griffith University Gold Coast.
- Werry, J.M., Lee, S.Y., Otway, N.M., Hu, Y. & Sumpton, W. (2011) A multi-faceted approach for quantifying the estuarine–nearshore transition in the life cycle of the bull shark, *Carcharhinus leucas*. *Marine and Freshwater Research*, 62, 1421–1431.
- Werry, J.M., Planes, S., Berumen, M.L., Lee, K. a, Braun, C.D. & Clua, E. (2014) Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the Coral Sea. *PloS one*, 9, e83249.
- Wetherbee, B.M., Gruber, H.S. & Cortes, E. (1990) Diet, Feeding Habitat, Digestion, and Consumption in Sharks, with Special Reference to the Lemon Sharks, *Negaprion brevirostris*. NOAA Technical Report, 90, 29–47.
- Williams, A., Loen, K., Nicol, S., Chavance, P., Ducrocq, M., Harley, S., Philling, G., Allain, V., Mellin, C. & Bradshaw, C.J. (2013) Population biology and vulnerability to fishing of deep-water Eteline snappers. *Journal of Applied Ichthyology*, 29, 395–403.
- Williams, R.J., Berlow, E.L., Dunne, J.A., Barabasi, A.-L. & Martinez, N.D. (2002) Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12913–12916.
- Wilson, R.M., Chanton, J.P., Balmer, B.C. & Nowacek, D.P. (2014) An evaluation of lipid extraction techniques for interpretation of carbon and nitrogen isotope values in bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) skin tissue. *Marine Mammal Science*, 30, 85–103.
- Wintner, S.P., Dudley, S.F.J., Kistnasamy, N. & Everett, B. (2002) Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research*, 53, 557–566.
- Wirsing, A.J., Heithaus, M.R. & Dill, L.M. (2007a) Can you dig it? Use of excavation, a risky foraging tactic, by dugongs is sensitive to predation danger. *Animal Behaviour*, 74, 1085–1091.
- Wirsing, A.J., Heithaus, M.R. & Dill, L.M. (2007b) Living on the edge: dugongs prefer to forage in microhabitats that allow escape from rather than avoidance of predators. *Animal Behaviour*, 74, 93–101.
- Wolfe, M.F., Schwarzbach, S. & Sulaiman, R.A. (1998) Effects of mercury on wildlife: A comprehensive review. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17, 146–160.
- Worm, B. & Duffy, J.E. (2003) Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 628–632.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K.,

- Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K. a., Stachowicz, J.J. & Watson, R. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314, 787–790.
- Worm, B., Davis, B., Kettener, L., Ward-Paige, C.A., Chapman, D., Heithaus, M.R., Kessel, S.T. & Gruber, S.H. (2013) Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy*, 40, 194–204.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R. & Zeller, D. (2009) Rebuilding Global Fisheries. *Science*, 325, 578–585.

Y

- Young, J.W., Lansdell, M.J., Campbell, R.A., Cooper, S.P., Juanes, F. & Guest, M.A. (2010) Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology*, 157, 2347–2368.

Z

- Zaret, T.M. & Rand, A.S. (1971) Competition in Tropical Stream Fishes : Support for the Competitive Exclusion Principle. *Ecology*, 52, 336–342.
- Zeidberg, L.D. & Robison, B.H. (2007) Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 12948–12950.
- Zischke, M.T. (2012) A review of the biology, stock structure, fisheries and status of wahoo (*Acanthocybium solandri*), with reference to the Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 119–120, 13–22.

Abstract

While a global concern about the sustainability of fisheries and the status of marine resources is arising, a better understanding of the available resource at different scales is required to implement an ecosystem-based management. In Reunion Island, local fisheries are still poorly known and the recent shark attack highlighted the lack of fundamental knowledge about the functioning of marine trophic webs. The general aim of this Ph.D thesis is to analyse the feeding relationship between the different predators of multiple habitats. Carried out between January 2012 and December 2014 in collaboration with the fishing stakeholders, the sampling focused on species of commercial interest or interacting with fisheries (bycatches and depredators). Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes ratio and stomachal content analysis were used to determine the organic matter they depend on, their interspecific relationships and the factors influencing their diets. Results show a wide disparity between species caught in shallow water and the deep ones.

Despite their association with the benthic environment, deepwater species (100-600m) indirectly rely on surface primary production through their vertically migrating prey. This dependence on mesopelagic organisms induce consequently a high dietary overlap between pairwise species, although alleviated by their presence in different bathymetric areas. Habitat appears to be the main driver of their diet, with a Western/Eastern coasts distinction probably due to different sea current configurations. Deepwater species' isotopic composition is strongly conditioned by both environmental and intrinsic drivers, hence indicating food diet might change during their development and in relation to the reproduction cycles. The wide diversity of the smaller species' diet, *Pristipomoides argyrogrammicus*, probably contributed to increase its abundance, as reported in captures data when other species decrease.

Shallow species are split into three distinct diet categories along a shore-offshore gradient. Both the bull shark (*Carcharhinus leucas*) and the giant trevally (*Caranx ignobilis*) rely on the same, coastal, resources whereas the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) is getting along the edges of the island shelf. The dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) and the wahoo (*Acanthocybium solandri*) have their diet specialised in a reduced number of prey families, mainly consuming post-larvae of coastal species at their pelagic stage of development. The $\delta^{13}\text{C}$ we measured in *C. leucas* blood indicates seasonal variations in its feeding areas' distances to the coast. Moreover, tiger sharks are likely to form an homogeneous population composed with generalist individuals conversely to bull sharks which are forming an assorted population of individuals specialised on different resources.

Those results tend to promote an habitat-focused approach, more suitable for the management of deepwater species, whereas a species-focused approach would rather be more effective for shallow, highly mobile species.

Keywords: Diet, Trophic web, stable isotopes, stomach content, top predators, commercial species, deep-water species.

Résumé

Dans un contexte mondial de préoccupation sur la durabilité des pêcheries et dans un contexte local de raréfaction des ressources marines, mieux appréhender les facteurs responsables de la répartition des ressources disponibles à différentes échelles est un prérequis crucial à la mise en place d'un système de gestion intégrée, dite écosystémique, des pêches. A La Réunion, la pêcherie locale est encore mal connue et les récentes attaques de requins mettent encore plus en exergue le manque de connaissances fondamentales sur le fonctionnement des réseaux trophiques. L'objectif général de cette thèse est d'étudier les relations alimentaires entre différents prédateurs d'intérêt local, appartenant à plusieurs compartiments écologiques. L'échantillonnage, réalisé entre janvier 2012 et décembre 2014 en partenariat avec la filière pêche, s'est concentré sur les principales espèces d'intérêt commercial ou en interactions avec les pêcheries (captures accessoires et déprédateurs). La détermination des sources de matière organique dont elles dépendent, de leurs relations interspécifiques, ainsi que des facteurs de variation de leurs alimentations, a été réalisée grâce à l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), ainsi que celle des contenus stomacaux. Les résultats montrent une grande disparité entre espèces capturées en surface et celles capturées en profondeur.

Bien qu'associées au substrat, les espèces profondes (100-600m) dépendent indirectement de la production primaire de surface via leurs proies qui effectuent des migrations verticales dans la colonne d'eau. Cette dépendance aux organismes mésopélagiques induit un chevauchement alimentaire globalement important entre ces espèces, atténué par l'occupation de zones bathymétriques différentes. Leurs régimes alimentaires semblent très dépendant de leur habitat, avec une distinction entre la côte est et la côte ouest de l'île, probablement en lien avec des conditions courantologiques différentes. Leurs compositions isotopiques sont quant à elles fortement influencées à la fois par des facteurs environnementaux et intrinsèques, indiquant l'existence de modifications de leur régime alimentaire au cours de leur développement en lien avec les cycles de reproduction. La grande diversité du régime alimentaire de la plus petite espèce, *Pristipomoides argyrogrammicus*, a probablement favorisé le développement de celle-ci dont l'abondance augmente dans les captures, ce qui constitue une tendance inverse de celles des autres espèces.

Concernant les espèces de surface, celles-ci se répartissent selon un gradient côte-large, formant trois groupes aux régimes alimentaires distincts. Le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et la carangue grosse tête (*Caranx ignobilis*) exploitent des ressources similaires à proximité de la côte, tandis que le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) s'alimente sur le bord du plateau insulaire. La dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) et le thon banane (*Acanthocybium solandri*) présentent une forte spécialisation sur un nombre limité de familles de proies, consommant majoritairement des stades pélagiques post-larvaires d'espèces côtières. Le $\delta^{13}\text{C}$ mesuré dans le sang de *C. leucas* suggère des variations saisonnières de la distance à la côte de ses zones d'alimentation, certainement en lien avec son cycle biologique. Les requins tigre semblent former une population homogène constituée d'individus généralistes tandis que les requins bouledogue forment une population hétérogène d'individus spécialisés sur des ressources différentes.

Ces résultats indiquent qu'une approche centrée sur l'habitat conviendrait à la gestion des espèces profondes, tandis qu'une approche centrée sur les espèces serait plus efficace pour les espèces de surface.

Mots clefs : Régime alimentaire, réseau trophique, isotopes stables, contenus stomacaux, prédateurs supérieurs, poissons d'intérêt halieutique, espèces démersales profondes