



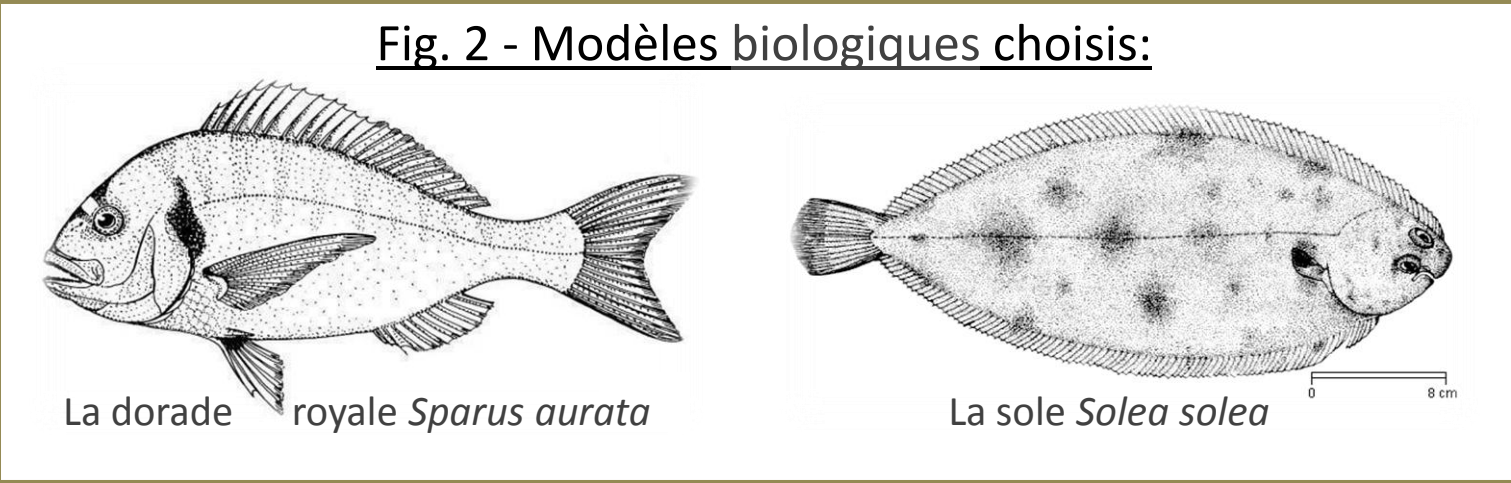
Coordinateur : Audrey Darnaude (CNRS, UMR ECOSYM 5119)



Export de carbone par les poissons lagunaires à l'interface mer-continent : caractérisation et quantification

Utilisation des lagunes par les poissons marins : un processus essentiel pour le maintien de la productivité côtière en Méditerranée?

Les écosystèmes marins côtiers renferment près du tiers des richesses écologiques et biologiques de la biosphère. Il est vital de comprendre d'où vient cette richesse et comment la préserver en dépit des changements globaux et locaux, notamment pour répondre aux besoins alimentaires croissants de la population mondiale. Dans les mers naturellement pauvres en nutriments, comme la Méditerranée, la productivité côtière est fortement liée aux apports des fleuves et des rivières. Or, lorsque le littoral est parsemé d'une mosaïque de lagunes, comme dans le Golfe du Lion (Fig. 6), l'essentiel des apports continentaux s'y retrouve piégé, avant même d'atteindre (et enrichir) la zone côtière. Ce phénomène explique la fréquentation des lagunes par bon nombre de poissons marins euryhalins, en Méditerranée comme dans le reste du Monde. En général, les lagunes sont surtout colonisées au stade juvénile, l'essentiel du stock retournant ensuite en mer pour se reproduire. Comme chez les poissons l'essentiel de la mortalité, mais aussi de la croissance, se produisent au cours de la première année de vie, cette utilisation des lagunes peut s'avérer primordiale, tant pour le maintien des pêcheries locales que pour celui des flux de matières à l'interface mer-continent. Or les lagunes côtières sont particulièrement menacées par les changements climatiques en cours et l'urbanisation croissante du littoral. Evaluer leur utilisation par les poissons côtiers est donc urgent, pour pouvoir anticiper l'évolution de la productivité et de la biodiversité en Méditerranée.



C'était l'objectif des recherches entreprises fin 2007 dans le cadre du projet LAGUNEX (Fig. 1). En précisant l'utilisation des lagunes par 2 poissons emblématiques (Fig. 2) dans le Golfe du Lion (Méditerranée NO, Fig. 6), elles visaient à mieux comprendre le lien entre apports continentaux, productivité côtière, espèces exploitées et vulnérabilité des habitats et des espèces aux changements globaux et locaux.

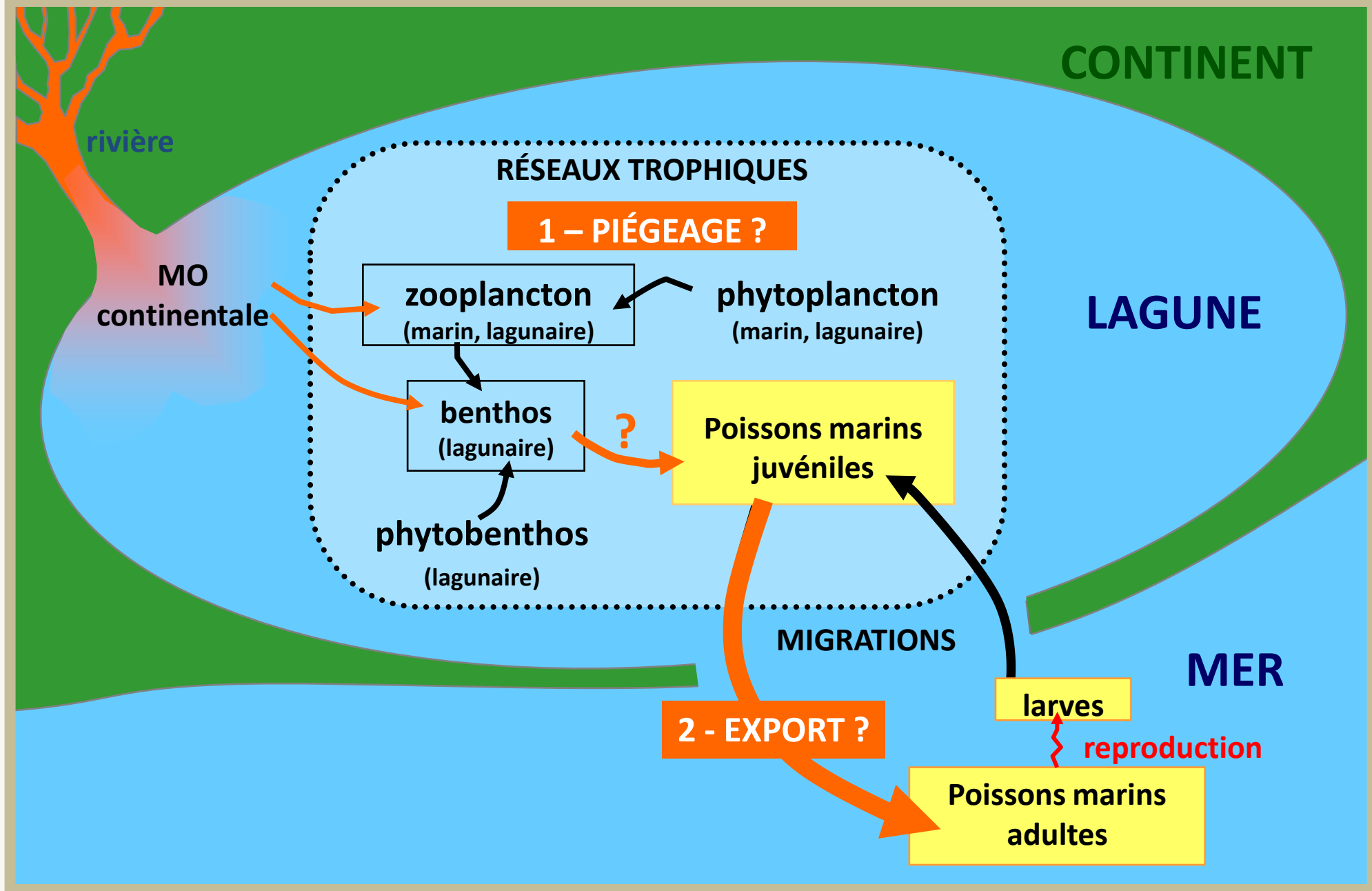


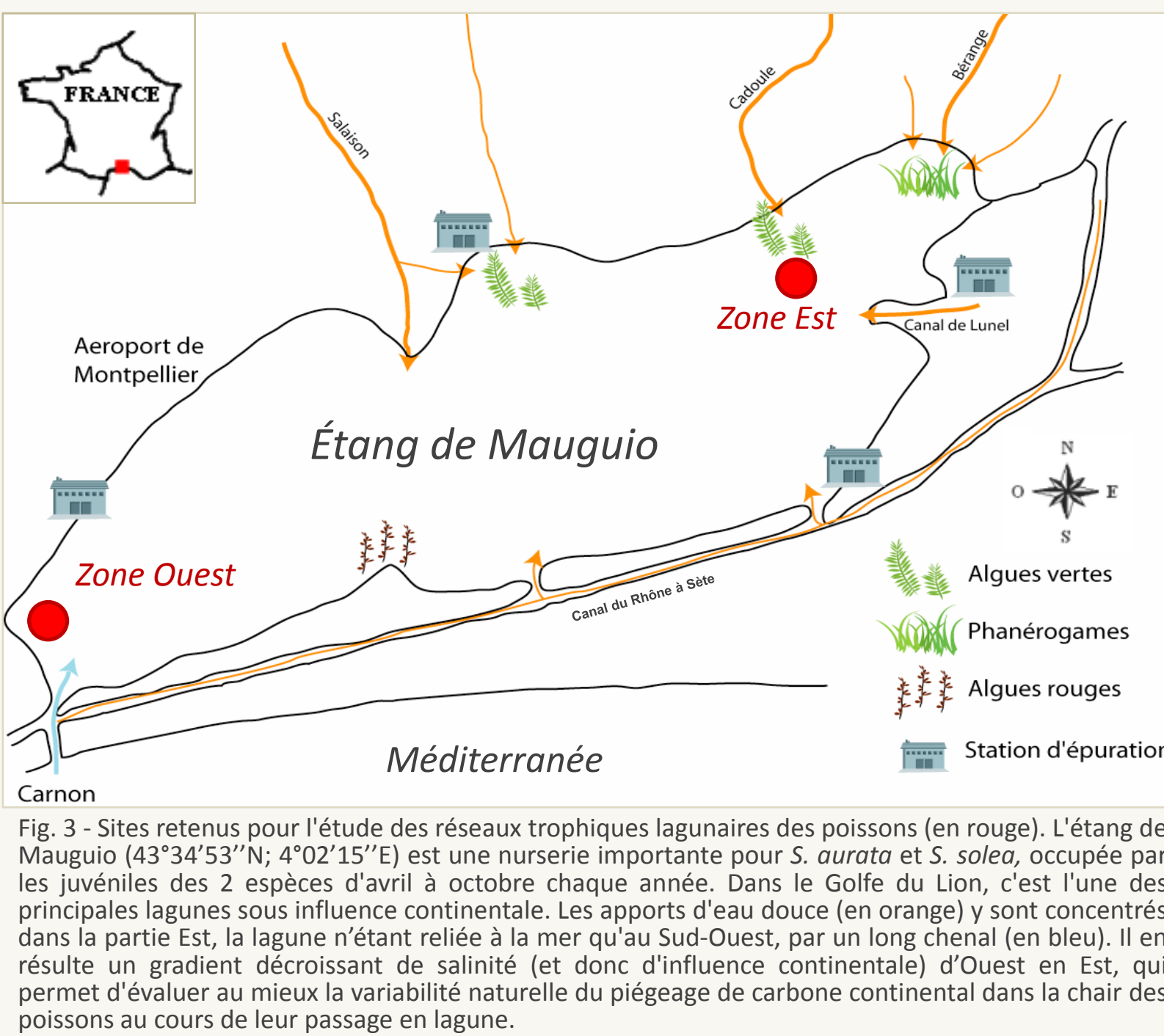
Fig. 1- Les principaux objectifs de LAGUNEX étaient : (1) identifier l'origine principale (marine, continentale ou lagunaire) de la matière organique (MO) exploitée par les poissons en lagune, afin d'estimer si leur colonisation se traduit ou non par une exploitation significative de matière organique terrestre, (2) reconstituer l'histoire migratoire des adultes pêchés en mer afin de quantifier l'export de carbone continental vers la mer associé à l'utilisation des lagunes par les poissons migrants.

Exploitation de matière organique continentale en lagune ?

Les isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) ont été utilisés comme traceurs de l'origine de la matière organique exploitée en lagune. Le $\delta^{13}C$ permet de différencier les sources de matière à la base des réseaux trophiques et le $\delta^{15}N$ de déterminer la position des organismes dans la chaîne alimentaire. Leur utilisation conjointe permet donc de décrire les relations proies/prédateurs et les flux de matière au sein des réseaux trophiques, notamment dans les zones marines sous influence continentale.

Pour cela, la connaissance précise des fractionnements en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ et des vitesses d'acquisition de la signature isotopique par les prédateurs est primordiale. Or, ces 2 paramètres peuvent varier suivant l'espèce, l'organe considéré et le métabolisme des poissons. Dans le cadre de LAGUNEX, une calibration préalable de l'outil isotopique a donc été réalisée. Pendant 6 mois, 660 juvéniles de sole et 1320 juvéniles et adultes de dorade ont été maintenus dans 4 conditions environnementales contrôlées, dont 1 reproduisant précisément la température et la salinité de l'étang de Thau entre avril et septembre 2008. L'étude de l'évolution temporelle des signatures isotopiques du muscle et du foie de ces poissons a permis d'apporter un nouvel éclairage sur les fractionnements isotopiques alimentaires et les temps d'acquisition de la signature isotopique chez les poissons et de préciser les valeurs exactes pour les 2 espèces (1, 2).

Celles-ci ont été appliquées *in situ* pour évaluer au mieux le piégeage de matière organique d'origine continentale en lagune (et sa variabilité naturelle). Pour cela, les régimes alimentaires des poissons et les signatures isotopiques des principaux constituants de leurs réseaux trophiques ont été déterminés pour 2 sites contrastés de l'étang de Mauguio, (Fig. 3) qui présente l'une des plus fortes variabilités spatiale en apports continentaux du Golfe du Lion.



Plus de 2500 échantillons biologiques ont été récoltés en 2008 et 2009, dont près de 1400 juvéniles de dorades, contre seulement 140 petites soles. De ce fait, le régime alimentaire précis des juvéniles n'a pas pu être déterminé pour cette dernière espèce. Les résultats obtenus confirment malgré tout la forte plasticité du régime alimentaire des juvéniles de poissons en lagune (3) et apportent un nouvel éclairage sur la variabilité des sources de matière organique et les flux de matière au sein des réseaux trophiques lagunaires (3, 4).

Avancées scientifiques

Avant cette étude, la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques lagunaires étaient encore peu étudiés, surtout en zone tempérée. Le rôle régulateur les juvéniles de poissons vis à vis du benthos lagunaire avait été reconnu dans plusieurs endroits, mais peu de travaux s'étaient intéressés à leur régime alimentaire et à l'origine du carbone qu'ils exploitent dans ces habitats.

En décrivant précisément les réseaux trophiques lagunaires des 2 poissons au niveau de 2 sites aux apports continentaux contrastés (3, 4), nos travaux ont permis en partie de combler ces lacunes. Nos résultats montrent que, bien que les apports en matière organique continentale soient extrêmement variables en lagune, dans le temps comme dans l'espace (5), la plupart des proies benthiques lagunaires sont capables de les exploiter (Fig. 4). Ceci se traduit, dans les zones sous influence continentale par un piégeage significatif de carbone terrestre dans la chair des juvéniles des 2 espèces étudiées pendant leur 6 mois de phase de vie lagunaire, même si les juvéniles de sole et de dorade ont des régimes alimentaires différents.

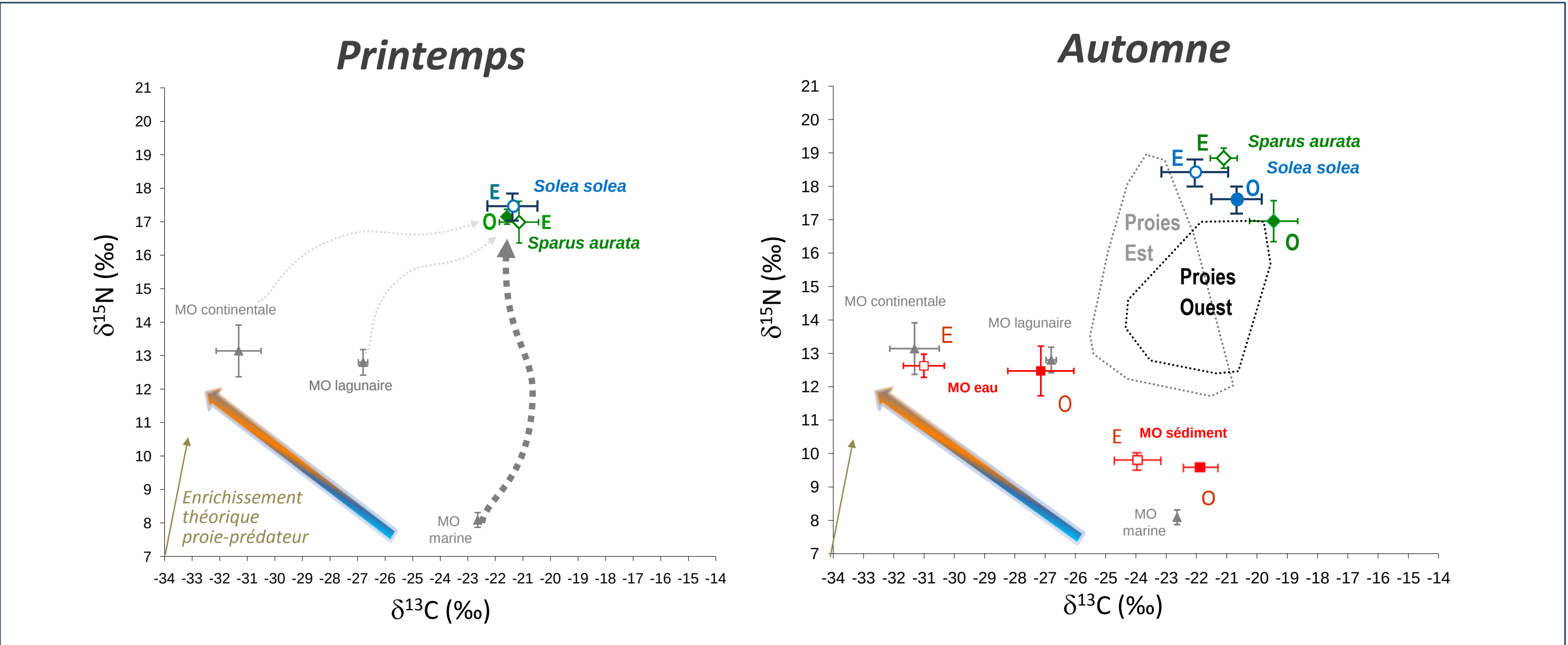


Fig. 4 - Incorporation de matière organique (MO) dans la chair des poissons au cours de leurs 6 mois de vie lagunaire. Au printemps (1 à 2 mois après l'entrée en lagune), la signature isotopique dans le muscle des juvéniles capturés dans Mauguio est encore largement marine quelle que soit l'espèce ou la zone (E = Est, O = Ouest), vestige du régime alimentaire planctonique de la phase larvaire passée en mer (ce qui est normal car les expériences en bassins (1, 2) ont montré qu'il faut au moins 5 mois chez ces 2 espèces pour atteindre l'équilibre isotopique avec un nouvel aliment). A l'automne, par contre, la signature isotopique du muscle reflète directement l'alimentation des 6 mois passés dans la lagune. L'incorporation de MO terrestre, qui se traduit par une élévation du $\delta^{15}N$ et une baisse du $\delta^{13}C$ (voir flèche), est sensible dans la zone sous influence continentale, pour l'ensemble des proies benthiques et dans le muscle des juvéniles des 2 espèces.

L'intensité du piégeage est variable suivant la quantité de matière continentale présente dans le milieu, avec des différences d'incorporation de carbone terrestre à attendre entre lagunes salées et dessalées. Cependant, en fin de séjour lagunaire, le carbone d'origine terrestre peut représenter jusqu'à 65% de la masse musculaire chez certains juvéniles de dorade (3), et probablement plus chez certaines soles. Son incorporation se traduit par une croissance plus importante et une meilleure condition des juvéniles à taille égale (Tableau 1), ce qui augmente d'autant leurs chances de survie à leur premier hiver de vie en mer.

Tableau 1 - Facteurs de condition de Le Cren (moyenne $\pm$ écart-type) observés en fin d'été pour les juvéniles des 2 espèces dans la lagune de Mauguio. Quelle que soit l'espèce, à taille égale, la condition des juvéniles est significativement ($P < 0,05$) plus élevée dans la zone où l'incorporation de matière organique continentale est maximale (à l'Est).

Espèce	Zone Ouest	Zone Est
<i>S. solea</i> (LT = 143 $\pm$ 5 mm)	0,76 $\pm$ 0,07	1,20 $\pm$ 0,15
<i>S. aurata</i> (LT = 140 $\pm$ 12 mm)	0,98 $\pm$ 0,16	1,06 $\pm$ 0,16

Publications

- Le Loch F, Przybylo C, Ferraton F, Blancheton J-P, Rocque D'orbecastel E, Martin C, Bentalab J, Le Floch E, & Darnaude AM (in prep.) Multiple sources of variation in the acquisition of diet stable isotope signature ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) in fish muscle: implications for identification of fish food sources and trophic levels in the wild.
- Le Loch F, Blancheton J-P, Przybylo C, Ferraton F, Rocque D'orbecastel E, Bentalab J, Martin C, Le Floch E, & Darnaude AM (in prep.) Acquisition of diet stable isotope signature ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) in the muscle and liver of the gilthead seabream *Sparus aurata*: physiological versus environmental effects.
- Escalas A, Ferraton F, Carcallet F, Salen-Picard C, Pignol L, Le Loch F, Vidy G, Richard P, & Darnaude AM (in prep.) Variability in diet and ultimate food source of juvenile gilthead seabream, *Sparus aurata*, on their lagoon nursery grounds: consequences for fish growth and condition.
- Darnaude AM, Ferraton F, Carcallet F, Salen-Picard C, Escalas A, Le Loch F, Tomasini J-L, Vidy G, Ailaume C, & Richard P (in prep.) Organic matter sources for lagoon benthos: when continental inputs sustain productivity at different trophic levels.
- Darnaude AM, Ferraton F, Kopp D, Bentalab J, & Richard P (in prep.) High spatio-temporal variability in the origin of the organic matter available for benthic production in a coastal Mediterranean lagoon.

Export significatif de matière organique continentale vers la mer ?

Quantifier l'importance de l'utilisation des lagunes pour le maintien d'une population nécessite d'estimer le pourcentage de ses reproducteurs qui y ont séjourné au stade juvénile. Pour cela, la microchimie des otolithes est un outil très performant. (Fig. 5). Les otolithes sont des concrétions calcaires de l'oreille des poissons qui grandissent tout au long de la vie, par addition de cernes journaliers dont la composition chimique reflète celle des masses d'eau environnantes au moment de leur formation. Comme ces cernes ne sont ni réabsorbés, ni remaniés après leur dépôt, les otolithes présentent une occasion unique, de par leur structure et leur composition, d'accéder à l'histoire environnementale des poissons depuis la naissance jusqu'à la mort. Dans le cadre de LAGUNEX, ceci a été réalisé par analyse et comparaison des compositions élémentaires (Sr, Ba, Mg, Mn, Cu, etc.) et isotopiques ($\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$) des otolithes de juvéniles et d'adultes des 2 espèces : pour chaque espèce, les signatures des otolithes enregistrées par les poissons capturés dans les principaux habitats connus (lagunaires ou marins) ont été utilisées comme "tags" chimiques et recherchées dans la partie juvénile des otolithes d'adultes pêchés en mer afin de déterminer l'origine de ces derniers.

Avancées scientifiques

Malgré l'importance économique des 2 espèces dans la région, les connaissances sur leur cycle de vie et leurs habitats clés étaient encore très limitées en 2007 et, pour la plupart, obsolètes car datant des années 70-80.

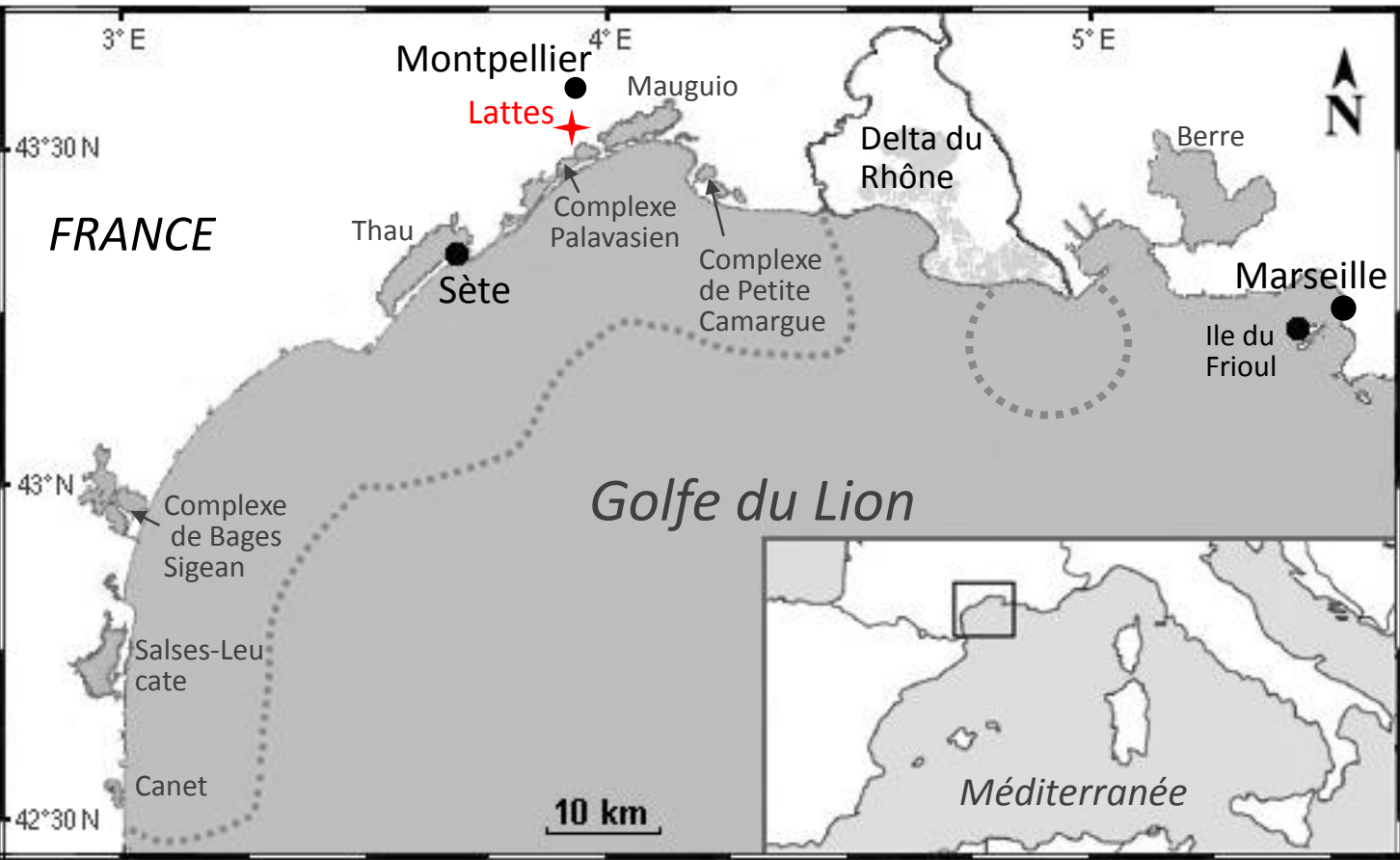


Fig. 6- Zone d'étude dans le Golfe du Lion (Méditerranée NO). Les lagunes choisies pour l'échantillonnage sont indiquées en gris. Pour la signature chimique des otolithes en mer, les poissons ont été récoltés dans la zone de pêche du Port de Sète et au large du Rhône (pointillés gris). Afin d'obtenir une signature "juvénile" purement marine, 15 individus ont également été maintenus 1 an dans des cages au niveau de l'île du Frioul. Le site archéologique de Lattes (où ont été découverts des otolithes fossiles datant de -450 BP) est indiqué en rouge.

Avec plus de 1112 poissons récoltés dans 8 lagunes du Golfe du Lion et en mer (Fig. 6) et 538 otolithes analysés en croissance et en microchimie, nos travaux ont permis des avancées significatives en otolithométrie (1, 2, 3, 4) mais surtout de vérifier la validité des hypothèses avancées dans les années 60-80 et de préciser le cycle de vie et la dynamique spatio-temporelle des populations de la dorade (5, 6) et de la sole (7, 8) dans le Golfe du Lion.

Pour la dorade, les signatures multi-élémentaires des otolithes (Sr, Ba, Mn, Mg, Cu, Cr) diffèrent de façon suffisante entre la mer et les 3 principales lagunes colonisées (Salses, Thau et Mauguio) pour permettre l'identification fiable (>92%) de l'habitat fréquenté par les individus au cours de leur vie. Les résultats suggèrent un passage quasi-systématique (>80%) par des lagunes de type Mauguio (dessalées et peu profondes) au cours de la 1^{re} année de vie puis une colonisation plus variable des autres

lagunes à partir de la 2^e année, ce qui confirme le maintien du cycle de vie proposé pour l'espèce dans les années 70-80 malgré la dégradation de l'état écologique des lagunes dans la région sur les 30 dernières années. L'analyse d'un otolithe fossile confirme d'ailleurs l'ancienneté (> 2500 ans) de ce comportement chez la dorade. Chez cette espèce, le temps passé dans les lagunes dessalées au stade juvénile est de l'ordre de 6 mois, ce qui peut entraîner un piégeage fort de carbone terrestre (voir ci-contre). La dorade royale contribue donc vraisemblablement de façon importante à l'export de carbone terrestre vers la zone côtière, et ce depuis plusieurs siècles. Le maintien de ses stocks en mer dépend fortement de la productivité des lagunes et de l'intensité des apports terrestres à leur niveau.

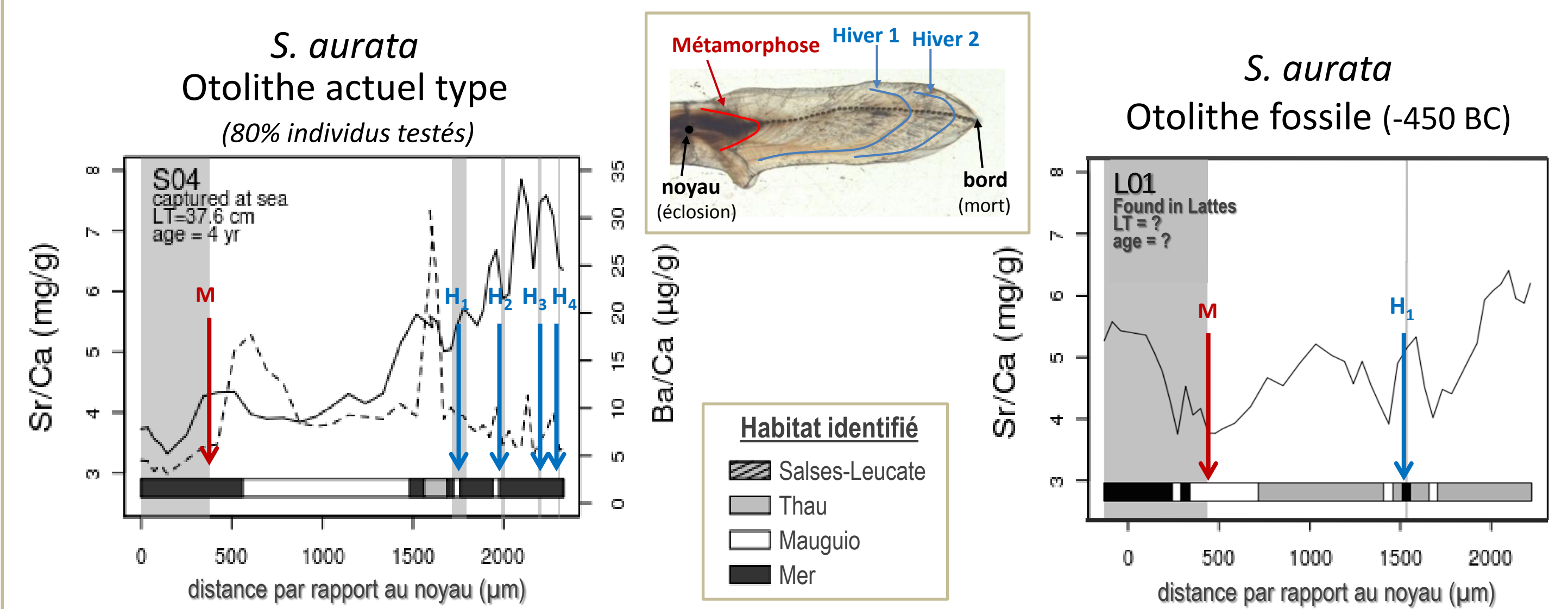


Fig. 7- Teneurs en Strontium (Sr/Ca) et en Barium (Ba/Ca) observées chez *S. aurata* le long du rayon de l'otolithe pour la plupart des individus actuels testés et pour un otolithe fossile vieux de 2500 ans. Dans chaque cas, la barre horizontale en bas du graphique indique l'habitat (voir légende centrale) identifié à partir de la composition multi-élémentaire de l'otolithe sur chaque point du rayon analysé qui couvre toutes les grandes étapes de la vie du poisson : larve (avant M), juvénile (de M à H1), adulte mâle (de H1 à H3) et adulte femelle (après H3).

Pour la sole, les signatures élémentaires des otolithes (Co, Cd, Sr et Mn) et leurs ratios isotopiques ($\delta^{18}O$, $\delta^{13}C$) permettent de reclasser à plus de 88% les soles au sein de leur site de prélèvement en mer. Les signatures chimiques des otolithes des juvéniles en Sr, Ba, $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ diffèrent significativement entre les principales lagunes colonisées (Canet, Thau, Mauguio et Berre) et la mer (embouchure du Rhône), avec une faible variabilité interannuelle, ce qui permet d'identifier l'origine des adultes capturés en mer. Les premiers résultats suggèrent une forte contribution (environ 50%) de la lagune de Thau. Les contributions des autres lagunes semblent faibles bien que le taux de croissance journalier des soles en lagune soit maximum pour Mauguio (juste devant Thau). La lecture fine des otolithes a confirmé un temps passé en lagune au stade juvénile de 6 mois environ, ce qui peut entraîner un piégeage non négligeable de carbone terrestre, au moins dans les zones dessalées de Thau et Mauguio (voir ci-contre). La sole contribue donc également à l'export de carbone terrestre des lagunes vers la mer, même si l'existence de nurseries côtières (notamment à l'embouchure du Rhône) pour cette espèce complique le schéma général.

Publications

- Mercier L, Darnaude AM, Bruguier O, Vasconcelos RP, Cabral HN, Costa MK, Lara M, Jones DL, & Moullot D (2011) Selecting statistical models and variable combinations for optimal classification using otolith microchemistry. Ecological Applications 21(4): 1352-1364.
- Morot E, Letourneur Y, Leconte-Frigger R, Blamont D, Candaudap F (soumise à Aquatic Living Resources) Differences in elemental chemistry composition and isotopic ratios between left and right otoliths of a flatfish, the common sole *Solea solea* (Linnaeus, 1758), from the NW Mediterranean.
- Mercier L, Pantili J, Pallon C, N'Diaye A, Moullot D, & Darnaude AM (2011) Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead sea bream *Sparus aurata* (L.). Estuarine, Coastal & Shelf Science 92 : 534-545.
- Darnaude AM & Mercier L (soumise à Fisheries research) Capture of an unusually old specimen of gilthead seabream (*Sparus aurata*) in the Gulf of Lions (Mediterranean): implications for growth model selection and life history traits assessment in the species.
- Mercier L, Darnaude AM, Bruguier O, Valiela I, & Moullot D (in press) Multi-element otolith fingerprints unravel sea-lagoon lifetime migrations of the gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Marine Ecology Progress Series.
- Darnaude AM, Mercier L, Ferraton F, Bentalab J, Martin C, Bruguier O, Moullot D (in prep.) Combined use of otolith microchemistry and muscle isotopic ratios to elucidate lagoon habitat use in the Mediterranean gilthead seabream (*Sparus aurata* L.).
- Morot E, Leconte-Frigger R, Blamont D, Robert M, Letourneur Y (soumise à Marine Biology) Identification of *Solea solea* local populations in the North-Western Mediterranean Sea through otolith elemental fingerprint and stable isotope ($\delta^{18}O$ and $\delta^{13}C$) ratios.
- Morot E, Harmelin-Vivien M, Blamont D, Peychean C, Darnaude AM, Letourneur Y (in prep.) Multi-origin of *Solea solea* local lagoonal populations influenced by Rhône river floods.

Conclusion

La colonisation des lagunes par les poissons marins est un comportement ancien dans le Golfe du Lion (>2500 ans pour la dorade). A l'heure actuelle, il contribue toujours de façon significative au maintien et au renouvellement des stocks de poissons en mer, malgré l'intensification des pressions anthropiques en lagune. La forte productivité liée aux apports continentaux en lagune est largement exploitée par les juvéniles de sole et de dorade, ce qui favorise leur croissance et augmente leurs probabilités de survie jusqu'à l'âge adulte. De ce fait, la quasi totalité des dorades et près de 50% des soles pêchées en mer au large de Sète et de Marseille ont grandi en lagunes. Ce phénomène contribue fortement à l'export, vers les zones marines côtières, du carbone d'origine terrestre normalement piégé dans les lagunes en Méditerranée.

Ces résultats soulignent l'urgence de préserver les habitats côtiers menacés que sont les lagunes pour assurer la pérennité des pêcheries locales et maintenir la biodiversité et la richesse des zones côtières en Méditerranée. Dans le Golfe du Lion, ceci devra être réalisé en veillant à préserver la diversité des environnements lagunaires car, même si toutes les lagunes ne contribuent pas de façon égale au renouvellement des stocks marins, des habitats lagunaires très différents (e.g. Thau et Mauguio) se sont avérés être des lieux de passage quasi-obligatoires pour les populations locales de sole et de dorade.