## Université des Antilles et de la Guyane

Faculté de Sciences, Technologies, Santé

École doctorale pluridisciplinaire :

Santé, Environnement et Sociétés dans les Amériques

#### THÈSE DE DOCTORAT

en Physiologie et Biologie des Organismes Spécialité écologie marine

Présentée par

## Céline ARTERO

# BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU MÉROU GÉANT, Epinephelus itajara, EN GUYANE FRANÇAISE

Sous la direction de

Claude Bouchon et Christopher Koenig

Soutenue le 4 juillet 2014 à Cayenne

Jury:

Eric FEUNTEUN, Professeur, MINHIN	Rapporteur
Mireille HARMELIN-VIVIEN, Directrice de recherche, Université d'Aix-Marseille	e Rapporteur
Paco BUSTAMENTE, Professeur, Université de la Rochelle	Examinateur
Béatrice PADOVANI-FERREIRA, Université de Pernambuco (Brésil)	Examinateur
Fabian BLANCHARD, Chercheur, IFREMER	Examinateur
Luis LAMPERT, Chercheur, IFREMER	Examinateur
Claude BOUCHON, Professeur, Université des Antilles et de la Guyane	Directeur de thèse

Co-directeur de thèse

**Christopher KOENIG**, Professeur, Université de l'État de Floride (USA)

## REMERCIEMENTS

De nombreuses personnes intriguées par les mystères que recèlent les mérous géants de Guyane se sont impliquées dans ce projet de recherche, de près ou de loin. J'espère trouver les mots qui conviennent pour exprimer à chacun ma reconnaissance et ma gratitude.

Je tiens à commencer par remercier les personnes fondatrices de ce projet.

Éric Hansen, Directeur inter-régional de l'Outre Mer à l'ONCFS, et pêcheur devant l'éternel, a réussi grâce à son incroyable éloquence à intégrer, pour la première et probablement la dernière fois, la faune sauvage marine dans les thématiques de recherche de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Sans son combat depuis plusieurs années pour préserver la faune sauvage en Guyane et son intérêt illimité pour la pêche, ce projet n'aurait pas pu voir le jour, j'en suis persuadée. Eric a inlassablement tenté de m'initier à l'art de la communication, ses conseils et les nombreux exercices journalistiques forcés auxquels il m'a soumis (radio, journal télévisé, reportage, documentaire et articles de vulgarisation), ont j'espère, porté leurs fruits, mais ont sans aucun doute permis d'informer et de sensibiliser les Guyanais (voir plus) à la conservation du mérou géant et à l'importance de réaliser de telles études pour connaître les ressources marines. Il faut le dire, Eric, sans toi, je ne serais jamais passée à la télé!!

Rachel Berzins, responsable de la Cellule Technique Guyane de l'ONCFS a grandement participé à l'aboutissement de ma thèse. Elle a été un soutien inconditionnel tout au long de ces 4 années, supportant rebellions, coups de gueule, coups de mou mais aussi en partageant l'excitation des grandes premières (chirurgie des mérous, pose des pop-up) et l'une des premières personnes à connaître mes trouvailles (ou mes similis trouvailles...). Rachel a été d'un grand secours professionnel pour toutes les démarches administrativement 'charabiaesques', elle s'est rendue inlassablement disponible pour corriger et améliorer mes travaux malgré l'incessante poursuite de ses jaguars. Mais Rachel est surtout une amie, trinquant en forêt, passant des soirées hilarantes ou tranquilles autour de yams et reste l'indétrônable imitatrice du bubulle!

Antoine Hauselmann, conservateur de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, avide de connaître le rôle de la réserve dans le maintien de la population de mérou géant en Guyane a déployé tous les moyens logistiques et humains possibles pour la réalisation de cette étude. Antoine a répondu présent à mes demandes les plus folles, assumant une surcharge de travail considérable. Antoine est sans conteste à la base de la réussite de la collecte de données ; il s'est rendu disponible de jour comme de nuit, semaines et week-ends pour des aventures en tout genre : pêches, plongées en eaux troubles, recherches inlassables d'hydrophones perdus, mission d'espionnage des coutumes sexuelles des mérous, recherche d'aiguille (pop-up) dans une botte de foin (son île aux frégates) et tentative de ré-intégration de personnes souffrant d'addiction par la pêche des mérous. Antoine n'a reculé devant rien pour m'aider dans mon projet et j'espère avoir pu répondre à ses quelques demandes d'aide en retour pour la réserve.

Fabian Blanchard, directeur du laboratoire Ifremer de Guyane, m'a accueilli pendant 4 années dans le laboratoire Ifremer de Cayenne, me donnant tous les moyens et les conditions de travail indispensables à la réalisation de ma thèse. L'intégration au sein de l'équipe d'Ifremer m'a apporté un environnement de travail stimulant mais aussi convivial. Le laboratoire Ifremer a partagé son savoir et toutes les données disponibles sur la pêche des mérous géants en Guyane.

Je souhaite également remercier les financeurs du projet mérou. La DEAL a apporté son soutien au projet mérou à de nombreuses reprises; tout d'abord afin que l'étude voit le jour, en finançant pour la première fois une étude sur la biologie d'un poisson en Guyane, puis, en maintenant leur soutien malgré les difficultés et les imprévus d'un tel projet. Je tiens à citer et à remercier très sincèrement Arnaud Anselin, Marc-Henri Duffaud et Hélène Delvaux, que j'ai rencontré à de nombreuses reprises et qui m'ont apporté écoute, aide et soutien alors même que l'étude prenait du retard. Sans leur accord pour prolonger l'étude, les résultats obtenus n'auraient pas été aussi intéressants et n'auraient pas permis de tirer de conclusions sur le stock de mérous géants dans nos eaux.

J'en viens évidemment à mes directeurs de thèse Claude Bouchon de l'Université des Antilles et de la Guyane (Guadeloupe) et Christopher Koenig de l'Université de l'État de Floride. Mener une thèse avec ses directeurs de thèse à distance n'a pas été simple et j'ai eu beaucoup de mal à communiquer sur l'avancement de mes travaux. Cependant Claude et Christopher ont fait leur possible pour m'aider dans la réalisation de ce projet. Je les remercie chaleureusement pour avoir bien voulu s'impliquer dans cette étude en apportant leurs connaissances et expertises qui m'ont été d'une grande aide. Je tiens tout particulièrement à remercier Claude pour m'avoir suivie pendant 4 ans et avoir géré mes nombreuses inscriptions universitaires, faisant le lien entre moi et l'école doctorale de Guadeloupe. Je remercie Christopher de m'avoir accueillie à de multiples reprises dans son laboratoire de Floride me faisant ainsi profiter de ses installations et m'avoir fait rencontrer mes collaborateurs internationaux les plus précieux. Christopher m'a amené sur le terrain, me faisant ainsi profiter du spectacle des agrégations de mérous géants, découvrir les techniques d'échantillonnage et m'a donné le matériel nécessaire à mon travail de terrain. Heureusement, Christopher a survécu à ses voyages en Guyane, s'extirpant de justesse des contrôles de douane renforcés, brûlant les feux rouges ou vivant sans vêtement pendant une semaine... Quelle thésarde peut se venter d'avoir acheté les caleçons et chemises de son directeur de thèse? Les séjours avec Christopher et Claude ont toujours été très agréables et productifs!

Enfin, je ne peux mentionner mes directeurs de thèse sans parler de Luis Lampert, chercheur à Ifremer Guyane. El Luis es extraordinario. Luis a suivi mes stratagèmes les plus ambitieux (les œufs de Caliméro, le château gonflable à scratch et tant d'autres) et a été prêt à relever tous les défis au point que mon ventre a explosé de crêpes !!! LDP1 à LDP2 si je ne l'ai pas encore bien formulé, tu m'as été indispensable pour tout pendant ce travail en Guyane. Sans toi, venir au labo n'aurai pas eu la même saveur ... Tu as toujours été d'un grand soutien, autant personnel que professionnel, et vu la tête de mule que je suis, ça n'a pas été facile !! Les mots me manquent pour te remercier comme il se doit, mais si j'arrive aujourd'hui à rendre ce document c'est grâce à toi. Alors, merci pour ton écoute, pour ton soutien, pour tes conseils, pour les Mc Do, pour nos plans sur la comète, pour nos délires, pour nos boustifailles, pour l'hymne soviétique, pour m'avoir permis de voler avec toi, pour tes corrections, pour nos échanges cybernétiques, pour la découverte du dulce de leche et pour les caramels au beurre salé, pour l'ambiance joyeuse et quotidienne du labo, pour tenter désespérément qu'un livre de stat atterrisse sur ma table de chevet et surtout, surtout pour ton amitié.

Je tiens maintenant à citer l'Association des Plaisanciers et Pêcheurs de Guyane et tous ses membres, qui m'ont accueillie dans leur club et m'ont considérée comme l'une des leurs pendant ces 4 ans de pêche. Les pêcheurs de l'association militaient déjà pour la protection du mérou géant en Guyane, même avant mon arrivée. Respectueux de la mer et des ressources qui leur donnent tant de plaisir dans les combats, les pêcheurs de l'association m'ont pris sous leurs ailes dès mon arrivée et m'ont amenée jusqu'au sommet de la pêche! J'ai aimé partager avec chacun d'entre eux, et les relations sincères que j'ai construit avec certains ont été un pilier pour moi en Guyane. Je tiens particulièrement à remercier Damien Ménard, Philippe Amirault, Éric Courgeau, Gérald Saez et le dernier mais pas le moindre Éric Ribas pour leur participation à l'étude mérou mais surtout pour m'avoir tant aidé! Sans eux, je n'aurai pas eu tant d'échantillons, ils ont marqués 51% des mérous du projet! Ils m'ont inlassablement, conseillée, briefée, remotivée, soutenue. Ils ont construit du matériel, m'ont fait me remettre en question, m'ont permis d'avoir un autre regard sur mes données, ils m'ont passionnée et m'ont appris bien plus que des techniques de pêche. Je tiens aussi à remercier mon porte bonheur, Serge dit Lapin, qui me fournit en pâté magique et a rendu mes dimanches matin riches en émotion, Jean-François, Luc, Jérôme et tant d'autres avec qui j'ai passé de très bons moments et m'ont fait partagé leurs histoires et passions.

Je remercie aussi David, Johann et Thierry, du forum Guyane Pêche qui ont participé à mes premiers pas de pêcheuse, m'ont amenée à la pêche où les raies manta baladent les bateaux et sont venus m'aider au Connétable plus d'une fois!

J'ai énormément de pêcheurs, de structures telle que Marine & Loisir ou Nautic auto Caraïbes à remercier car ils m'ont permis de sensibiliser les pêcheurs et notamment Fanny et Pascal Vaudé qui m'offrent l'opportunité chaque année lors du JVFC de m'exprimer, de me faire connaître et de sensibiliser les participants à la protection des espèces sensibles.

Enfin, je ne peux terminer ce paragraphe sur les pêcheurs sans aborder et remercier tout particulièrement Éric Ribas. Éric m'a absolument tout appris, technique de pêche, patience, placement de pêche, quels appâts utiliser, c'est un fin connaisseur des poissons Guyanais et m'a fait comprendre que la pêche était avant tout un art et une technique plus que du hasard. J'ai passé la majorité de mes week-ends sur son bateau, partageant tartes aux champignons et rigolades. Éric a été plus qu'un mentor et j'ai pour lui un très grand respect. Je sais qu'il n'aime pas trop être mis en lumière alors je ne m'attarderai pas, mais je suis intarissable de reconnaissance pour tout ce qu'Éric m'a non seulement appris, mais m'a fait partagé. Il a été là à chacun de mes pas pendant ce projet, m'a poussée à m'améliorer, s'est épuisé à la pêche avec moi. Il a toujours été présent, compensant même mes défaillances physiques pendant toute la dernière année de terrain. Éric est l'une des personnes que l'on rencontre sur notre route par hasard et qui nous impressionne et nous force le respect. Je lui dois beaucoup et ne trouverai jamais les mots justes pour lui formuler mes remerciements et ma gratitude.

Enfin, je ne peux oublier Alain Alcide, mon compagnon de pêche au mal de mer. Je tiens vraiment à formuler une spéciale dédicace à Alain qui a passé des journées horribles à la pêche avec moi, mais il faut quand même dire qu'on s'est bien amusés!!! Entre accidents improbables, fous rires, et partage de coca, Alain a été un co-équipier incroyable. J'ai adoré passer mes journées avec lui sur le bateau et le voir en compétition du plus gros poisson pêché avec nous pendant les dernières sorties m'a remplie de joie.

J'ai été amenée à travailler avec différentes entreprises et institutions durant ce projet. Beaucoup de gens m'ont ouvert leurs portes et ont été prêts à m'aider, quand bien même tout n'a pas abouti. Je pense notamment à Benoit de Thoisy (institut Pasteur), Marion Brichet (AAMP), Fred Lachot et Patrick Deixonne (OSL), Debra Murie et Daryl Parkin (Université de Floride) avec qui je passe toujours des moments hilarants et dont l'accueil a été très chaleureux lors de mon dernier passage à Gainesville ainsi que Claire Noël, Christophe Viala, Eric Bauer et mon super Cam'Bro (Semantic TS) avec qui j'ai eu un énorme plaisir à travailler. Je me suis liée à cette petite team familiale que je remercie très sincèrement pour leur investissement, leur accueil et pour ce qu'ils sont... car il y a des gens qui méritent d'être connus. Merci pour tout.

Ma team de l'ONCFS avec Karine Donatien d'abord puis Chantal Bronchy et Sandrine Chauvin ainsi que Florence Omnes a bien mérité quelques mots également. Ma situation de « chercher l'intrus à l'ONCFS » nous a rendues folles. Remercier les personnes qui vont être le plus contentes de la fin de mon contrat parait peut-être fou, mais elles le méritent. Florence a été la seule et unique à comprendre que je ne comprenais rien à la comptabilité, ne s'improvise pas comptable et gestionnaire d'un tel budget qui veut, surtout dans une telle administration... mais avec de l'acharnement et de la bonne volonté nous y sommes arrivés. Je crois que Sandrine et Chantal redoutaient mes appels, « Qu'est-ce qui va encore nous tomber dessus ? » mais heureusement l'humour ne manquait pas à nos échanges et ça a été un vrai plaisir de les 'martyriser' contre ma volonté: vols internationaux, logiciels, Geaco, achat de matériel de pêche dans une entreprise de chasseurs, la mérou mobile de l'espace et bien d'autres. Chantal était en première ligne des conséquences de ma devise Guyanaise: l'impossible devient possible. Ne vous réjouissez pas tant de la fin de ce projet, vous allez vous ennuyer sans moi!

Ce projet a été difficile pour moi de part mon isolement géographique d'une réelle équipe de recherche et par le manque d'encadrement, mais j'ai eu la chance de ne rencontrer que des partenaires incroyablement volontaires et généreux qui m'ont aidée et qui, chacun à leur manière, ont participé à l'aboutissement de cette thèse et ont été indispensables. Je tenais donc à m'attarder tout particulièrement sur ces remerciements.

Enfin, je n'oublie pas les indispensables du quotidien, Sanka et mes Bigoudaines bigoudables, les langoustes en tout genre, les extraterrestres Ligoushouettiens et Triures, Felixette et son sens extrasensorielle, Bob, Boby et Bobinette et les défis annuels ou les fériades qui rendent ma vie bien plus joyeuse. Une pensée spéciale pour mes coloc' et amis Ick & Ouck, Raf, mon p'ti Max, les multiples Jo la frite, Célia, Lise, Steph, Léa et Julien. Une grosse dédicace à mes collègues Antho, Maryvonne, Joël, 'Jocelyn', Jean-Yves, Adrian, les 2L, Hervé, Loïc, Amira, Fanny, Fabian et Treyssi qui m'ont supporté au quotidien. Un petit mot spécial pour Abdoul, mon acolyte thésard qui a fini un an avant moi, mais qui m'a toujours impressionnée de part sa gestion du timing et de l'organisation. Je pense également à MC alias B. qui monte des plans scabreux de bars et de string de mérou au Bubulle paradize avec moi, à Damate mon super pote, mon confident, l'espion de la reine d'Angleterre, qui va me mettre une « tatane » si je le compare publiquement à Steve E... surtout s'il se fait une mule sur des sites internet plus que douteux!! Félicitation à lui et à Princesse Sarah. Merci à mes petits aventuriers préférés sans qui aujourd'hui je ne gagnerai pas les concours de cicatrices (Matt, Thomas, Marion, Manu, Sylvain, Julien et Sherifa). Merci également à mes raclures adorées (Alex & Lucie, Ju & Laure, Ick, Alex & Lydie), qui m'ont fait découvrir la Guyane que j'aime et fait passer de belles fêtes annuelles. Merci également à tous ceux qui étaient loin géographiquement mais m'ont toujours soutenus. Je pense à Chris, Paco, Christel, Tony, Fer, Fred, Alex et Tintin. La confiance aveugle que j'ai en vous fait que vos conseils ont été très précieux pour moi et j'ai hâte de vous voir très très vite. Enfin, merci à ma famille ou mes familles..., et spécialement à Alain et Christine qui sont, sans aucun doute, à l'origine de mes aventures de biologiste marin.

# TABLE DES MATIÈRES

REME	ERCIEMENTS	3
LISTE	E DES FIGURES	13
LISTE	E DES TABLEAUX	19
AVAN	NT-PROPOS	23
VALC	DRISATION SCIENTIFIQUE	25
INTE	RODUCTION GÉNÉRALE	31
1.	Le mérou géant	31
2.	La Guyane	36
3.	CONTEXTE ET OBJECTIFS	
DIST	TRIBUTION SPATIALE ET ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU MÉROU O	GÉANT DE
GUY	ANE FRANÇAISE	47
1.	Introduction	47
2.	MATÉRIELS & MÉTHODES	50
	2. 1. Sites d'étude	50
	2. 2. Caméra acoustique	
	2. 3. Pêches scientifiques	
	2. 4. Mesure des paramètres abiotiques	
	2. 5. Marquage	
	2. 6. Mesures biométriques	
	2. 7. Contenus stomacaux	
	2. 8. Isotopes stables du carbone et de l'azote	62
3.	RÉPARTITION DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE	
	3. 1. Résultats	64
	3. 2. Discussion	73
4.	TERRITORIALITÉ DES MÉROUS GÉANTS	77
	4. 1. Résultats	77
	4. 2. Discussion	79
5.	ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU MÉROU GÉANT	82
	5. 1. Résultats	82
	5. 2. Discussion	
6.	SYNTHÈSE SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE ET L'ÉCOLOGIE TROP	
	mérous Géants	100
DED	DODUCTION DES MÉDOUS CÉANTS DE CUIVANE EDANGAISE	107
	RODUCTION DES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE	
1.	Introduction	
2.	MATÉRIELS ET MÉTHODES	
	2.1 Observation externe des orifices génitaux	111

	2. 2. Prélèvements des gamètes	
	2. 3. Suivi acoustique	
	2. 4. Suivi des migrations	
3.	3	
	3. 1. Résultats	
	3. 2. Aucun résultat : échec de l'échantillonnage ou véritable constat ?	
4.	À LA RECHERCHE DU SITE ET DE LA PÉRIODE DE REPRODUCTION	
	4. 1. Résultats	
_	4. 2. Discussion	
5.	CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS POUR LA GESTION DE L'ESPÈCE	135
Dyn	AMIQUE DE POPULATION DES MÉROUS GÉANTS DE G	UYANE
	NÇAISE	
1.	Introduction	141
2.	Matériels & Méthodes	145
	2. 1. Carnet de pêche	
	2. 2. Suivi des débarquements	
	2. 3. Pêches scientifiques	
	2. 4. Relation biométrique	
	2. 5. Estimation du stock de mérous géants par caméra acoustique	
	<ul><li>2. 6. Prélèvement et préparation des rayons épineux</li><li>2. 7. Préparation des otolithes</li></ul>	
	2. 8. Détermination de l'âge	
	2. 9. Paramètres de croissance	
	2. 10. Calcul de la mortalité	
3.		
٥.	PAR PÊCHE	-
	3. 1. Résultats	
	3. 2. Discussion	167
4.	ESTIMATION DU STOCKS DE MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE PAR	CAMÉRA
	ACOUSTIQUE	
	4. 1. Résultats	
	4. 2. Discussion	176
5.	3	
	5.4 D.4 L.	
	5. 1. Résultats	
_	5. 2. Discussion	
6.	CROISSANCE DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE	
	6. 1. Résultats	
_	6. 2. Discussion: comparaison avec les autres populations mondiales	
7.	TAUX DE MORTALITÉ TOTALE DES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAIS	
	<ul><li>7. 1. Résultats</li><li>7. 2. Discussion : rôle de la réserve naturelle de l'île du Grand Co</li></ul>	
	pour les mérous géants de Guyane	
O		
8.	IMPLICATIONS POUR LA GESTION DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇ	
9.	CONCLUSION	198

DISCUSSION GÉNÉRALE	203
CONCLUSION & PERSPECTIVES	215
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	219
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	221
ANNEXES	251
ANNEXE 1 : ARTICLE SOUMIS À LA REVUE ENDANGERED SPECIES RESEARCH  ANNEXE 2 : VALORISATION DES TRAVAUX DE RECHERCHE	

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Epinephelus itajara
Figure 2 : La Guyane française en Amérique du Sud
<b>Figure 3</b> : Carte schématique montrant la circulation des courants tropicaux majeurs d'Amérique du sud d'après Richardson <i>et al.</i> (1994)
Figure 4 : Débit moyen de l'Amazone entre 1969 et 1978 d'après Hu et al. (2004) 39
<b>Figure 5</b> : Les six bancs de vase majeurs des côtes de Guyane française. La partie émergée des bancs de vase forme des vasières intertidales. D'après Froidefond <i>et al.</i> (1988)
<b>Figure 6</b> : Habitats rocheux de Guyane française entre l'estuaire du Mahury et l'estuaire de l'Approuague.
<b>Figure 7</b> : Localisation des îles du Salut, composées de 3 îles distinctes : l'île du Diable, l'île Royale et l'île Saint Joseph
<b>Figure 8</b> : Schéma du champ de travail d'une caméra acoustique BlueView P900-130 installée à la proue d'un bateau d'après Artero <i>et al.</i> (2012)
<b>Figure 9</b> : Exemple de déploiement de la caméra acoustique autour de l'îlet La Mère (Guyane française) pour la recherche de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> )
<b>Figure 10</b> : Schéma du montage de la ligne de pêche au mérou géant <i>Epinephelus itajara</i>
Figure 11 : Schéma d'utilisation du ballon pour la pêche au mérou géant
<b>Figure 12</b> : Exemple de placements possibles à la pêche en fonction des courants à l'îlet La Mère (îlet Rémire) pour échantillonner les mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de Guyane. Flèche noire : sens du courant, trait jaune : emplacements possibles
Figure 13 : Installation des mérous géants (Epinephelus itajara) à bord des bateaux 56
<b>Figure 14</b> : Schéma de l'emplacement dorsal du tag spaghetti FIM-96 sur <i>Epinephelus itajara</i>
<b>Figure 15</b> : Prises de mesures sur les mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> lors des campagnes de pêche menées de 2010 à 2013
<b>Figure 16</b> : Échantillonnage du contenu stomacal des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) par régurgitation (à gauche) et prélèvement direct (à droite)
<b>Figure 17</b> : Image acoustique du fond de la mer obtenue par une caméra acoustique de type BlueView, modèle P900-130
<b>Figure 18</b> : Images acoustiques d'une raie (à gauche), une tortue (au milieu) et un requin (à droite) réalisées à partir d'une caméra acoustique BlueView P900-130 65
<b>Figure 19</b> : Image acoustique de poissons de Guyane obtenue à la caméra acoustique BlueView P900-130
<b>Figure 20</b> : Mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) détecté par une caméra acoustique BlueView P900-130 et son ombre portée

<b>Figure 21</b> : Signal acoustique obtenu par une caméra acoustique BlueView P900-130 (à gauche) et observation visuelle associée (à droite) d'un mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> )
<b>Figure 22</b> : Répartition des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) autour des îlets Rémire (A : Malingre, B : Le Père, C : La Mère et Mamelles), aux Battures du Connétable (D) et à la réserve de l'île du Grand Connétable (E : Grand Connétable, F : Petit Connétable). Nuance de gris : nature du fond (clair pour la vase et le sable ; foncé pour la roche). Points bleus : recensement par pêche, points roses : observations avec la caméra acoustique
<b>Figure 23</b> : Visibilité moyenne (cm) et écart-type autour des sites rocheux de Guyane française
<b>Figure 24</b> : Longueur moyenne des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) capturés sur différents sites rocheux de Guyane française de 2010 à 2013
<b>Figure 25</b> : Localisation des captures de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) recensées dans les rivières de Cayenne et de Montsinéry (Guyane française) à la saison sèche75
<b>Figure 26</b> : Pourcentage de chaque type de proie trouvé dans les contenus stomacaux (N=87) de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française de 2010 à 2012. Les proies sont des poissons (gris), des Crustacés (blanc) et des gastéropodes et cnidaires (vert)
<b>Figure 27</b> : Pourcentage d'estomacs vides parmi les classes de taille de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
<b>Figure 28</b> : Fréquence de proies par estomac $(N = 87)$ parmi les classes de taille de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
<b>Figure 29</b> : Pourcentage de Crustacés, de Téléostéens, et régime mixte (présence de Crustacés et de poissons) dans les contenus stomacaux des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
<b>Figure 30</b> : Schéma d'interprétation de la méthode graphique de Tokeshi (d'après Tokeshi, 1991) et son application pour les classes de taille des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
<b>Figure 31</b> : Évolution des valeurs de $\delta^{15}N$ (A) et $\delta^{13}C$ (B) selon la longueur totale des mérous géants ( <i>Epinephelus itajra</i> ) en Guyane française90
Figure 32 : Réseau trophique du mérou géant en Guyane française (A) et diagramme des signatures isotopiques stables des mérous géants et de leurs proies (B). Le triangle en trait plein représente les gammes de valeurs des signatures isotopiques du carbone et de l'azote des mérous géants ; le triangle en pointillé, les valeurs théoriques des signatures isotopiques des proies basées sur une valeur de fractionnement (+1‰ pour le carbone et +3,4‰ pour l'azote). Les cercles et les carrés représentent la valeur isotopique moyenne respectivement des poissons et des Crustacés avec les intervalles de confiance. Les classes d'âge de mérous géants sont représentés en dégradé de gris : blanc (< 100), gris pâle [100-120[, gris foncé [120-150[, noir (≥150) cm. D : détritivores, Z : zooplanctivores, H : herbivores, C : crustacivores, P : piscivores92
<b>Figure 33</b> : Orifices génitaux de mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) photographiés en période de reproduction en Floride (à gauche) et le reste de l'année (à droite)111
<b>Figure 34</b> : Prélèvement des gamètes d'un mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) par voie externe réalisé en Floride (États-Unis)

<b>Figure 35</b> : Photo d'un enregistreur DSG posés au fond de l'eau sur un site d'agrégation des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Floride
<b>Figure 36</b> : Exemple de répartition des stations d'écoute nocturnes des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) autour des Mamelles
Figure 37 : Tag satellitaire Mk10-PAT tag (Wildlife computers)
<b>Figure 38</b> : Schéma du déroulement du suivi des déplacements des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française au moyen de tag satellitaire PAT-tag 115
<b>Figure 39</b> : Programme de suivi par tag satellite des déplacements de 6 mérous géants de Guyane au cours de l'année 2013
<b>Figure 40</b> : Déplacements de 5 mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) capturés en Guyane française. Etoile blanche : site de marquage, étoile noire, site du mérou géant lors du largage de la balise satellite
<b>Figure 41</b> : Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) Sponge Bob du 21 juin au 21 juillet 2013 125
<b>Figure 42</b> : Interprétation de déplacement du mérou géant Sponge Bob réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag
<b>Figure 43</b> : Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) Donald du 21 juin au 23 août 2013
<b>Figure 44</b> : Interprétation de déplacement du mérou géant Donald réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag
<b>Figure 45</b> : Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) Inspecteur Gadget du 14 septembre au 2 octobre 2013
<b>Figure 46</b> : Interprétation de déplacement du mérou géant Inspecteur Gadget réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag
<b>Figure 47</b> : Interprétation de déplacement réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag resté à mi profondeur à la réserve de l'île du Grand Connétable pendant 3 mois
<b>Figure 48</b> : Interprétation de déplacement réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag resté à mi profondeur à la réserve de l'île du Grand Connétable pendant 3 mois. La profondeur enregistrée par le PAT-tag est considérée comme celle du fond de la mer à $\pm$ 10 m près
<b>Figure 49</b> : Schéma du suivi quotidien des débarquements de la pêche côtière en Guyane
<b>Figure 50</b> : Schéma de mise en place de la caméra acoustique BlueView P900-130 sur un navire pour la prospection de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
Figure 51 : Photo d'un rayon épineux de mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) inclus dans la résine

<b>Figure 52</b> : Schéma des stries visibles sur la coupe transversale d'un rayon épineux et comptages des zones transparentes et opaques associées
<b>Figure 53</b> : Schéma de la détermination des catégories de l'incrémentation marginale '-' strie au bord de l'épine, '+' petite zone transparente au bord de l'épine, '++' zone transparente au bord de l'épine et '+++' grande zone transparente au bord de l'épine. Le trait noir représente la strie opaque et le trait en pointillé le bord de l'épine
<b>Figure 54</b> : Nombre annuel de sortie pêche et nombre moyen de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) capturés par sortie d'un pêcheur professionnel de Guyane française entre 1990 et 2011
<b>Figure 55</b> : Nombre de sorties pêche par mois et captures par unité d'effort (CPUE) mensuel de mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> réalisés par un pêcheur professionnel de Guyane française de 1990 à 2011
<b>Figure 56</b> : Nombre de sorties et captures par unité d'effort (CPUE) moyennes des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) par un pêcheur professionnel sur les sites des Battures du Connétable et les îles du Salut (Guyane française) entre 1990 et 2011158
<b>Figure 57</b> : Débarquements totaux de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française de 2006 à 2013 et débarquements du 1 <sup>er</sup> et des 4 principaux navires professionnels pêchant cette espèce
<b>Figure 58</b> : Proportion moyenne des débarquements de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) dans les ports de Guyane française de 2006 à 2013
<b>Figure 59</b> : Débarquements mensuels moyen de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française entre 2006 et 2013, tous ports confondus
<b>Figure 60</b> : Nombre de mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés en Guyane française durant les pêches scientifiques de 2010 à 2013
<b>Figure 61</b> : Nombre de mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> moyen capturés par sortie pêche en Guyane française de 2010 à 2012
<b>Figure 62</b> : Nombre mensuel de mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés par sortie pêche entre 2010 et 2013 autour des sites rocheux de Guyane française
<b>Figure 63</b> : Taille moyenne annuelle de capture des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> en Guyane française
<b>Figure 64</b> : Évolution mensuelle des longueurs moyennes des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés en Guyane française de 2010 à 2013165
<b>Figure 65</b> : Distribution de taille des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés en Guyane française entre 2010 et 2013 pour les périodes : avril à juillet et août à décembre
Figure 66: Relation taille-poids chez  Epinephelus itajara  en Guyane française166
<b>Figure 67</b> : Relation taille – circonférence – poids chez le mérou géant <i>Epinephelus itajara</i> en Guyane française
<b>Figure 68</b> : Nombre de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) répertoriés par caméra acoustique autour des sites rocheux côtiers de Guyane en septembre 2011 et septembre 2012
<b>Figure 69</b> : Taille moyenne (cm) des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) mesurée à la caméra acoustique BlueView P900-130 sur les îles rocheuses de Guyane française 176

<b>Figure 70</b> : Schéma explicatif de l'erreur de mesure des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> avec une caméra acoustique
<b>Figure 71</b> : Fréquence de taille des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés en Guyane au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (noir) et hors réserve (en blanc)
<b>Figure 72</b> : Analyse semi-quantitative de l'épaisseur de la strie opaque sur le bord des rayons épineux des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> de Guyane française
<b>Figure 73</b> : Comparaison de l'âge estimé à partir de rayons épineux d' <i>Epinephelus itajara</i> de Guyane française entre deux lecteurs. La taille des points est proportionnelle au nombre de lectures
<b>Figure 74</b> : Fréquence d'âge des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> échantillonnés en Guyane française au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (noir) et hors réserve (blanc)
<b>Figure 75</b> : Fréquence d'âge réel et rétro-calculé des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> capturés en Guyane française au sein de la réserve naturelle du Grand Connétable (A) et hors réserve (B)
<b>Figure 76</b> : Régression de la courbe de croissance de von Bertalanffy basée sur la longueur et l'âge des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> de Guyane
Figure 77: Comparaison de la taille moyenne par âge d' <i>Epinephelus itajara</i> avec la courbe de croissance de von Bertalanffy pour le golfe du Mexique ( $\mathbf{o}$ ), la Floride ( $\mathbf{\Delta}$ ) et la Guyane française ( $\mathbf{\bullet}$ )
<b>Figure 78</b> : Détermination de la mortalité totale des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française
Figure 79 : Cycle de vie des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> en Guyane française.

# LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau I</b> : Paramètres abiotiques recensés sur chaque site d'étude
<b>Tableau II</b> : Échelle subjective du degré de digestion des poissons et des Crustacés d'après Zuev <i>et al.</i> (1985)
<b>Tableau III</b> : Sites de Guyane française où la présence de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) a été observée de 2010 à 2013
<b>Tableau IV</b> : Caractéristiques des habitats des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) recensés en Guyane française
<b>Tableau V</b> : Salinité moyenne $\pm$ écart-type de l'eau de mer au fond, mi-profondeur et surface autour des sites de vie des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de Guyane française
<b>Tableau VI</b> : Biodiversité associée sur les sites de vie du mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française (noms vernaculaires et scientifiques des espèces présentes autour des îles)
<b>Tableau VII</b> : Nombre de recaptures et de déplacement inter-sites recensés pour les mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de Guyane française entre 2008 et 2013
<b>Tableau VIII</b> : Temps moyen (± écart-type), minimum et maximum entre les captures et les recaptures de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de Guyane française
<b>Tableau IX</b> : Pourcentage du nombre (%N), du poids (%W), fréquence d'occurrence (F) et pourcentage de l'indice d'importance relative (%IRI) des proies observées dans les estomacs de mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) collectés en Guyane française entre avril 2010 et décembre 2012
<b>Tableau X</b> : Indice de similarité de Morisita comparant l'alimentation des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de différentes classes de taille (cm) en Guyane française. Les similarités significatives (indice > 0,6) sont en gras
<b>Tableau XI</b> : Étendue de la niche trophique des classes de tailles (cm) des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française. La mesure de Levins de l'étendue de la niche trophique (B) et sa valeur standardisée (B <sub>A</sub> ) calculée avec les données numériques. Nt est le nombre total de catégories de proies utilisées
<b>Tableau XII</b> : Valeurs moyennes des isotopes stables du carbone et de l'azote ( $\delta^{13}$ C et $\delta^{15}$ N) $\pm$ écart-type (ET) des proies d' <i>Epinephelus itajara</i> en Guyane française selon leur régime alimentaire. N est le nombre d'individus analysés dans chaque catégorie91
Tableau XIII : Précision estimée de la localisation des balises satellites de type Argos
<b>Tableau XIV</b> : Information sur la capture et le suivi satellitaire de cinq mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) équipés en Guyane française (taille, localisation, date et durée du marquage, localisation de l'animal à l'arrivée et distance parcourue)
<b>Tableau XV</b> : Nombre de sorties (totales et moyennes) et nombre de mérous géants capturés (total, moyen et CPUE moyen) sur les sites rocheux de Guyane entre 1990 et 2011 effectuées par un pêcheur professionnel

<b>Tableau XVI</b> : Nombre de bateaux total pêchant le mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française et nombre de bateaux représentant 80% des débarquements annuels
<b>Tableau XVII</b> : Nombre de sorties pêche scientifiques réalisées par site lors de l'étude du mérou géant <i>Epinephelus itajara</i> en Guyane française
<b>Tableau XVIII</b> : Débarquements (kg) recensés de la pêche commerciale, du Marché d'Intérêt Régional (MIR) et d'un pêcheur professionnel de mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) de Guyane française entre 2006 et 2013
<b>Tableau XIX</b> : Reproductibilité du comptage des mérous géants ( <i>Epinephelus itajara</i> ) par caméra acoustique BlueView P900-130
<b>Tableau XX</b> : Nombre de rayons épineux collectés mensuellement en Guyane sur les mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> entre 2010 et 2013
<b>Tableau XXI</b> : Comparaison de l'estimation de l'âge entre les rayons épineux et les otolithes d' <i>Epinephelus itajara</i> de Guyane française
<b>Tableau XXII</b> : Clé taille-âge des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> échantillonnés au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (Guyane française). Pourcentage d'individus par classe de taille de 10 cm. Les premières classes de taille et les dernières ont été fusionnées afin d'avoir un nombre d'individus (N) suffisamment grand.
<b>Tableau XXIII</b> : Clé taille-âge des mérous géants <i>Epinephelus itajara</i> échantillonnés sur les sites de pêche de Guyane française. Pourcentage d'individus par classe de taille de 10 cm. Les premières classes de taille et les dernières ont été fusionnées afin d'avoir un nombre d'individus (N) suffisamment grand et les deux individus > 189 cm ont été supprimés

## **AVANT-PROPOS**

Le présent travail de thèse a été réalisé au sein de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) de Guyane sous la direction du Professeur Claude Bouchon, de l'Université des Antilles et de la Guyane (Guadeloupe) et du Professeur Christopher Koenig, de l'Université de l'État de Floride (États-Unis). La responsabilité scientifique a été réalisée par le Docteur Luis Lampert de l'Ifremer (Guyane et Brest).

Cette thèse a été financée par la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL, Guyane) dans le cadre de l'appel à projets biodiversité marine.

Cette recherche a été réalisée en partenariat avec l'Association des Plaisanciers et Pêcheurs de Guyane (APPG) ainsi que la Réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (cogérée par le GEPOG et l'ONCFS) où s'est concentrée une partie de la recherche.

Ce projet présente un grand intérêt pour la Guyane puisque le mérou géant est une espèce exploitée sans pour autant connaître l'état du stock dans le département. Cette thèse vise également à déterminer le rôle de la Réserve naturelle de l'île du Grand Connétable dans la conservation de cette espèce.



## VALORISATION SCIENTIFIQUE

### **Publications scientifiques**

**Artero** C., Koenig C.C., Richard P., Berzins R., Guillou G., Bouchon C., et Lampert L. Ontogenetic dietary and habitat shifts in Goliath Grouper, *Epinephelus itajara*, from French Guiana. *Endangered Species Research* (soumis).

**Artero** C., Murie D., Koenig C.C., Berzins R., Bouchon C., et Lampert L. Age, growth and mortality of Goliath Grouper *Epinephelus itajara* in French Guiana. *Endangered Species Research* (en préparation).

**Artero C.**, Marchetti S., Bauer E., Viala C., Noël C., Koenig C.C., Berzins, R., Bouchon C., et Lampert L. Using a high resolution acoustic camera: an innovative and efficient approach to assess size and structure of Goliath Groupers population in the extremely turbid waters of French Guiana. *Fisheries Research* (en préparation).

**Artero** C., Koenig C.C., Hauselmann A., Alcide A., Betremieux L., Pineau K., Berzins R., Bouchon C., et Lampert L. The Goliath Grouper stock assessment in French Guiana reveals a need for an international management. *Endangered Species Research* (en préparation).

#### **Communication orale**

**Artero C.**, Hauselmann A., Alcide A., Marchetti S., Viala C., Bauer E., Noel C., et Lampert L. Importance of the Grand Connétable island natural reserve for the critically endangered French Guiana Goliath Grouper: the use of an acoustic camera (BlueView P900-130). III international marine protected area congress (IMPAC), October, 21-27, 2013, Marseille, France.

**Artero** C., Marchetti S., Viala C., Bauer E., Noel C., et Lampert L. Using an acoustic camera (BlueView P900-130) to assess size and structure of Goliath Groupers population in the extremely turbid waters of French Guiana. III International Congress on Biodiversity of the Guiana Shield, August, 6th 2013, Paramaribo (Suriname).

Noel C., Viala C., Marchetti S., Bauer E., Foulquie M., Dalias N., **Artero C.**, Brugneaux S. Cartographie et inventaire des zones côtières en Guyane. Colloque CARHAMB'AR CARtographie des HAbitats Marins Benthiques : de l'Acquisition à la Restitution, Mars 2013, Brest, France.

#### **Poster**

**Artero C.**, Murie D., Lampert L. et Koenig C.C. Non lethal aging of Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*) in French Guiana. 66<sup>th</sup> annual conference of Gulf and Caribbean Fisheries Institute (GCFI), November, 4-8, 2013, Corpus Christi, Texas, Etats-Unis.

**Artero C.**, Lampert L., Bouchon C., et Koenig C.C. Ecology and Biology of French Guiana Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). 64<sup>th</sup> Gulf and Caribbean Fisheries Institute (GCFI), October 31 – November 5, 2011, Yucatan peninsula, Mexico.

# INTRODUCTION GÉNÉRALE



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La Guyane française est connue pour ses forêts tropicales abritant une forte biodiversité faunistique et floristique. Cependant ce département côtier comprend également un vaste espace marin dont la faune et la flore sont très largement méconnue de la communauté scientifique. Un premier état des lieux sur les enjeux de gestion des ressources marines a été réalisé par l'Agence de Aires Marines Protégées (Brichet, 2010) et conclut à la nécessité de développer les connaissances sur la biodiversité et le fonctionnement de cet écosystème. Malgré ces lacunes, beaucoup d'espèces sont exploitées à des fins commerciales, de subsistance ou de loisirs sans que l'impact de tels prélèvements n'est été évalué. Or la gestion durable des ressources vivantes ne peut se faire qu'en connaissance de leur cycle de vie, de leur répartition et de leur abondance. C'est le cas du mérou géant, sujet de cette étude.

### 1. LE MÉROU GÉANT

Epinephelus itajara (Lichtenstein, 1822), communément appelé mérou géant, est l'une des espèces de mérous les plus grandes au monde avec *Epinephelus lanceolatus* (Block, 1790), et la plus grande de l'océan Atlantique. Ce Serranidé peut en effet atteindre 2,50 m pour un poids de 320 kg (Heemstra et Randall, 1993). Le mérou géant se distingue des autres espèces par sa coloration jaune vert tacheté de bande noire, sa large tête plate, ses yeux relativement petits, ses petites épines dorsales et sa nageoire caudale de forme arrondie (Figure 1).

Le mérou géant est une espèce peuplant les eaux tropicales et subtropicales de l'océan Atlantique. Initialement, il était reporté du Sénégal au Congo (Smith, 1981), dans la partie Est de l'océan Atlantique, et de la Floride au sud du Brésil en passant par la Guyane (Heemstra et Randall, 1993) dans la partie ouest, principalement dans le golfe du Mexique et les Caraïbes. Victime d'une surpêche dans les années 1980, sa distribution a grandement diminué, et de nos jours, le mérou géant n'est retrouvé que dans la partie ouest de son aire de répartition initiale, excepté aux Antilles, où sa présence est maintenant anecdotique.



Figure 1 : Epinephelus itajara

Suite à cette chute drastique des populations mondiales à la fin des années 1980 (McClenachan, 2009), l'espèce a été totalement interdite à la pêche dans tout le golfe du Mexique (Gulf of Mexico Fishery Management Council (GMFMC), 1990), et a été classée sur la liste rouge de l'Union Internationale de Conservation de la Nature (UICN) (2013) en « danger critique d'extinction ». En septembre 2002, l'espèce a également été protégée au Brésil grâce à une loi fédérale interdisant la capture de mérou géant dans tout le territoire (Hostim-Silva *et al.*, 2004 ; Gerhardinger *et al.*, 2006b). C'est à partir de ce moment que les études sur cette espèce et que les connaissances sur sa biologie et son écologie se sont développées.

Les mérous géants se trouvent aussi bien dans les baies, les estuaires et les eaux peu profondes côtières que plus au large sur des sites rocheux naturels ou artificiels (Thompson et Munro, 1978; Bullock et Smith, 1991; Heemstra et Randall, 1993; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2006b; Koenig *et al.*, 2007; Gerhardinger *et al.*, 2009). Ils supportent aussi bien les eaux marines que saumâtres (Gerhardinger *et al.*, 2006b; Gerhardinger *et al.*, 2009). Nagelkerken (1981) décrit les mérous géants comme préférant les grottes, les trous ou les lieux où ils peuvent trouver un abri. C'est d'ailleurs pour cette raison que les structures complexes des mangroves à palétuviers rouges *Rhizophora mangle* sont les habitats préférentiels des juvéniles (Bullock et Smith, 1991; Frias-Torres, 2006; Koenig *et al.*, 2007; Lara *et al.*, 2009). Les racines des palétuviers les protègeraient des prédateurs et le milieu riche des mangroves leur apporteraient la source de nourriture nécessaire à leur développement

(Koenig *et al.*, 2007). En effet, Koenig *et al.* (2007) ont mis en évidence une croissance des juvéniles plus rapide dans les mangroves que dans les rivières, mais uniquement lorsque l'habitat est préservé et que les conditions environnementales sont favorables (qualité des eaux, température). Les juvéniles restent dans cet habitat pendant les 5 à 6 premières années de leur vie durant lesquelles ils sont extrêmement sédentaires, et ne s'éloignent de leur site de vie que d'une centaine de mètres (Koenig *et al.*, 2007; Lara *et al.*, 2009). La profondeur est un facteur structurant de l'habitat des juvéniles, qui auraient besoin d'un minimum de 80 cm d'eau au dessus d'eux, même à marée basse (Frias-Torres, 2006). L'activité des juvéniles serait également liée à la profondeur puisqu'ils sont plus actifs à marée haute, moment où ils seraient à la recherche de nourriture (Frias-Torres *et al.*, 2007). Lorsqu'ils atteignent une taille d'environ 110 cm, les mérous géants émigrent vers des sites rocheux plus au large (Smith, 1976; Sadovy et Eklund, 1999; Koenig *et al.*, 2007). Toutefois, la baisse de la température peut parfois précipiter cette migration, les mérous géants ne supportant pas les eaux < 15°C (Sadovy et Eklund, 1999).

Au large, les individus sont définis comme solitaires ou grégaires et occupent des habitats pouvant aller jusqu'à 90 m de profondeur (Zinkowski, 1971; Sadovy et Eklund, 1999). Les mérous géants préfèrent des habitats rocheux à fort relief comme les tombants, où ils sont recensés en plus grand nombre (Koenig *et al.*, 2011), mais sont également communs autour d'épaves, de pylônes ou de fonds rocheux peu élevés (Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2009; Koenig *et al.*, 2011). L'abondance des mérous géants sur un site rocheux (surface non spécifiée) en Floride est en moyenne de 0,2 individu par site et cela augmente à 0,6 individu par site lorsque celui-ci présente de forts reliefs (Koenig et Coleman, 2013). Les individus peuplant les sites marins présentent également une fidélité élevée à leur site de vie excepté durant quelques mois de l'année où ils migrent vers leur site de reproduction (Pina-Amargós et González-Sansón, 2009; Koenig et Coleman, 2013).

Pina-Amargós et González-Sansón (2009) ont suivi les déplacements de cinq individus de la réserve « Jardines de la Reina Archipelago » à Cuba grâce à des tags classiques et ont mis en évidence des déplacements jusqu'à 168 km vers le sud-est pour rejoindre un site supposé de reproduction. Des déplacements ont également été mis en évidence par Koenig et Coleman (2013) entre les sites de vie et les sites de reproduction (distance maximale 437 km), sur lesquels les mérous géants retournent annuellement.

En effet, les mérous géants forment des agrégations de 20 à plus de 100 individus à la saison de la reproduction. Les agrégations durent quelques mois durant l'été ce qui correspond aux mois d'août à octobre en Floride (Koenig et Coleman, 2009 ; Koenig et al., 2011 ; Koenig et Coleman, 2012 ; 2013), septembre à octobre en Colombie (Colin, 1989 ; Sadovy et Eklund, 1999) et de décembre à février au sud du Brésil (Gerhardinger et al., 2006a ; Gerhardinger et al., 2006b ; Gerhardinger et al., 2009). Ces agrégations pour la reproduction sont difficiles à mettre en évidence, et généralement, ces sites sont déclarés par les pêcheurs ou les plongeurs (Phelan, 2008 ; Gerhardinger et al., 2009). Lorsque la ponte n'a pas été vérifiée, les sites d'agrégation sont dits « supposés » de reproduction comme à Cuba (Pina-Amargós et González-Sansón, 2009) et au nord du Brésil (Gerhardinger et al., 2009).

Des moyens indirects peuvent permettre de mettre en évidence un site de reproduction mais une observation visuelle du comportement du poisson est nécessaire. En effet, les femelles présenteraient un ventre bombé très reconnaissable (Gerhardinger *et al.*, 2009), le volume des gamètes matures atteignant jusqu'à 22 kg (Gerhardinger *et al.*, 2006b). Un changement de coloration de la tête est également reporté lorsque les mérous géants se promènent en duo autour de l'agrégation (Phelan, 2008) ce qui correspondrait à une parade nuptiale. Les mérous géants nagent de façon très serrés et se frottent le ventre. Par la suite, ils feront de rapides remontées vers la surface pour expulser leurs gamètes dans l'eau (Mann *et al.*, 2009), la fécondation se faisant par voie externe. La phase larvaire dure entre 30 et 80 jours (Lara *et al.*, 2009).

Mann *et al.* (2009) ont également identifié que les mérous géants émettent des sons sur les sites d'agrégation. Ces sons correspondent à la contraction du muscle sonique sur la vessie natatoire et consistent en une pulsation basse fréquence ou un unique 'boom' à environ 60 Hz, la plus basse fréquence émise par un poisson. La production de ces sons est corrélée au cycle lunaire, la production maximale étant située au moment de la nouvelle lune entre minuit et 3 h, et minimale au moment de la pleine lune. La mise en relation de la production de son et la collecte d'œufs de mérous géants en aval d'un site d'agrégation les soirs de nouvelle lune, permettent de confirmer que les mérous géants émettent ces sons au moment de la ponte. Ainsi, l'analyse acoustique des sites d'agrégation permettrait de vérifier si la ponte des individus a bien lieu et permettrait également d'estimer le nombre d'individus participant à la reproduction (Koenig et Coleman, 2013).

La biologie de la reproduction du mérou géant est encore très peu connue et son mode de reproduction (hermaphrodisme) n'a été mis clairement en évidence qu'en 2013 par Koenig et Coleman. La protogynie, les individus femelles changeant de sexe pour devenir mâles, est répandue chez les mérous. Cela impliquerait que les femelles soient en moyenne plus petites que les mâles. Cependant, Bullock et al. (1992) avaient mis en évidence une taille moyenne à maturité sexuelle plus petite chez les mâles (110-115 cm) que chez les femelles (120-135 cm). De plus, Smith (1971) avait mis en évidence un individu de 89 cm directement mature en tant que mâle. Les analyses gonadiques récentes ne permettent toujours pas de trancher sur la protogynie des mérous géants car les classes de taille des femelles, mâles, et hermaphrodites échantillonnés se chevauchent (Koenig et Coleman, 2013). Le changement de sexe, principalement induit par un facteur social, est initié pendant la saison de reproduction et continue après (Moe, 1969; Sadovy et Shapiro, 1987; Ferreira, 1993). Cependant, l'âge à maturité sexuelle est tardif et aux alentours de 6 ans (Bullock et al., 1992). D'ailleurs aucun individu inférieur à 6 ans n'a été recensé sur les sites de reproduction de Floride (Koenig et Coleman, 2013).

Les mérous géants de toutes tailles, se nourrissent principalement de Crustacés (crevettes, crabes et langoustes) mais ils sont également prédateurs de poulpes, de poissons et de juvéniles de tortues imbriquées (Longley et Hildebrand, 1941; Randall, 1983; Heemstra et Randall, 1993). La denture des mérous géants, composée de multitudes de petites dents (1 à 2 mm) serait adaptée à la consommation de Crustacés (Sadovy et Eklund, 1999). Leur corps imposant ne serait pas adapté à la poursuite de proies sur de longues distances, mais les mérous géants sont tout de même capables de faire de brusques accélérations (Bullock et Smith, 1991). C'est pourquoi les quelques analyses de contenus stomacaux trouvées dans la littérature reflètent la présence de poissons principalement lents comme les Diodontidés, les Dasyatidés et les Siluridés (Randall, 1967; Odum, 1971; Bullock et Smith, 1991; Koenig et Coleman, 2009).

La croissance des mérous géants est rapide pendant les premières années de leur vie puis, à partir de 7 ans, va ralentir. Ainsi, la croissance annuelle des individus inférieurs à 6 ans est >10 cm par an puis décline à 3 cm par an vers 15 ans (Bullock *et al.*, 1992). Le plus vieil individu échantillonné avait 37 ans (Bullock *et al.*, 1992), mais comme ce résultat a été trouvé après le déclin des populations, leur longévité est certainement plus grande.

Toutes ces caractéristiques (espèce longévive à maturité sexuelle tardive et formant des agrégations pour la reproduction) rendent les mérous géants particulièrement sensibles à la pêche et à la surpêche. De plus, le caractère paisible de cette espèce en fait une cible facile pour les chasseurs sous-marins. C'est ainsi que 95% de la population a été décimée en Floride (McClenachan, 2009) et que l'espèce n'est plus reportée sur les côtes Africaines depuis 15 ans. Après plus de 20 ans de protection totale, l'état des stocks est en hausse et la population se régénère. Cependant, à Belize où le mérou géant est toujours exploité par une pêcherie côtière traditionnelle, la population des mérous géants est décrite comme surexploitée et ayant un besoin urgent de gestion (Graham et al., 2009). Quelques individus arrivent en Guadeloupe chaque année, mais l'espèce ne fait toujours l'objet d'aucune règlementation. Les individus sont très rapidement chassés par les pêcheurs sous-marins, réduisant les chances de repeuplement. Aucune information sur le renouvellement des populations du Brésil n'a été trouvée dans la littérature, l'état des stocks y est donc inconnu. En Guyane, la population de mérous géants n'a jamais été étudiée et elle est toujours exploitée malgré son statut d'espèce « en danger critique d'extinction ».

Les populations du sud du Brésil (État de Bahia) et celles du Panama et de Belize ne seraient démographiquement plus connectées (Craig *et al.*, 2009), et devraient être considérées comme deux stocks distincts pour la gestion de l'espèce. La connectivité entre les anciennes populations des Antilles et celles du golfe du Mexique ou celles d'Amérique du sud n'a pas pu être étudiée. Au niveau de l'Amérique du sud, la connectivité des populations des mérous géants est peu connue, mais Benevides *et al.* (soumis) ont montré que les populations de Guyane et celles du nord du Brésil sont liées.

#### 2. LA GUYANE

Département français d'outre-mer, la Guyane est située en Amérique du sud entre 2°N et 6°N avec le Brésil en pays frontalier à l'est et au sud et le Suriname à l'ouest (Figure 2). Vaste région de près de 83 850 km², ce département côtier profite d'un climat équatorial, c'est-à-dire chaud (26 – 28°C) et humide. Les saisons sont influencées par les déplacements de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC), zone dépressionnaire entre l'anticyclone des Açores (au nord) et l'anticyclone de Sainte

Hélène (au sud), qui apporte de fortes précipitations. Ainsi, bien que les températures et les vents soient stables tout au long de l'année, quatres saisons sont distinguées :

- une petite saison des pluies : de mi-décembre à fin février où les précipitations sont abondantes et soutenues ;
- une petite saison sèche : durant le mois de mars où le climat est ensoleillé avec quelques averses en fin de journée ;
- une saison des pluies : d'avril à mi-juillet où les précipitations sont brèves mais fréquentes et intenses ;
- une saison sèche : de mi-juillet à mi-décembre où le soleil s'installe sur de longues périodes.

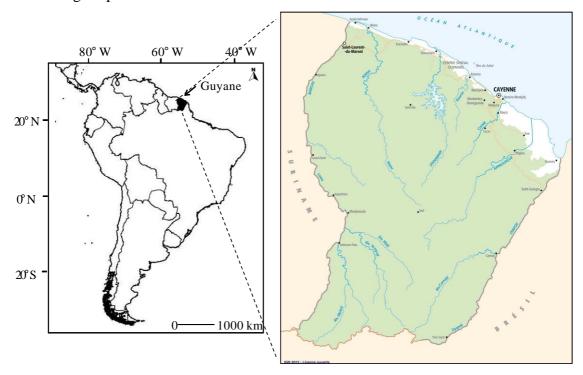


Figure 2 : La Guyane française en Amérique du Sud

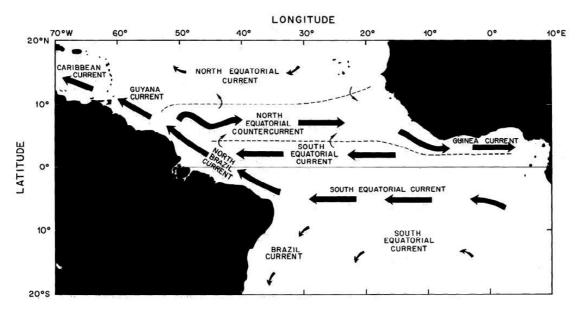
Principalement connue pour sa forêt équatoriale qui occupe 96 % du territoire, la Guyane possède également 320 km de façade maritime entre les fleuves de l'Oyapock (frontière Brésilienne) et du Maroni (frontière avec le Suriname). Le trait de côte est découpé par quelques grands estuaires (Oyapock et Approuague). La côte est marécageuse et la plupart du temps colonisée par la mangrove. Quelques pointes rocheuses ont échappé à l'enfouissement sous la couverture sédimentaire déterminant la présence d'îlots : les îles du Salut devant Kourou, les îlets Rémire devant Cayenne et les îlots du Grand Connétable et du Petit Connétable, au large de l'estuaire de l'Approuague (Bouysse *et al.*, 1977).

Le plateau continental guyanais s'étend à environ 150 km des côtes et sa pente est très faible (0,35m.km<sup>-1</sup>). En effet, la ligne de sonde des 20 m est située à plus de 7 km du rivage et atteint 100 m au début du talus continental (Moguedet, 1972).

#### **OCÉANOGRAPHIE**

Les alizés venant du nord-est sont constants presque toute l'année excepté d'avril à juillet où le temps calme est généralement interrompu par un vent d'est à sud-est. La direction des vents dominants et l'orientation de la côte induisent une dérive littorale qui s'effectue toujours en direction du nord-ouest.

Le grand courant 'sud-équatorial' originaire du golfe de Guinée se divise en deux parties au niveau du cap São Roque (Brésil) dont la partie nord est déviée vers le nordouest (Johns *et al.*, 1990 ; Stramma et Schott, 1999 ; Mémery *et al.*, 2000). Ce courant dit courant des Guyanes ou courant nord du Brésil longe l'Amazone et les côtes guyanaises avant d'atteindre les Antilles (Figure 3). La vitesse de surface maximale de ce courant atteint les 5 nœuds (Durand, 1959 ; Abbes *et al.*, 1972).



**Figure 3**: Carte schématique montrant la circulation des courants tropicaux majeurs d'Amérique du sud d'après Richardson *et al.* (1994)

La marée est de type semi-diurne régulier avec un marnage pouvant aller jusqu'à 3 m en marées de vives-eaux. Les courants de marée sont ressentis jusqu'à une dizaine de kilomètres de la côte (Bouysse *et al.*, 1977).

#### INFLUENCE DE L'AMAZONE

L'Amazone est le plus grand fleuve du monde et son débit apporte environ 20 % du débit total des fleuves dans l'océan mondial (Figure 4).

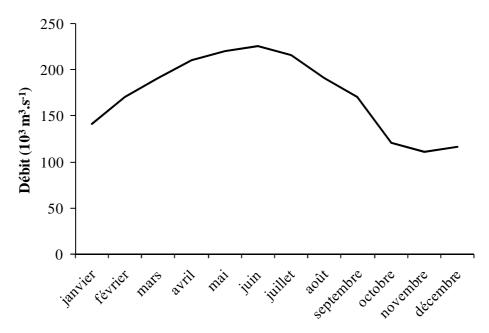


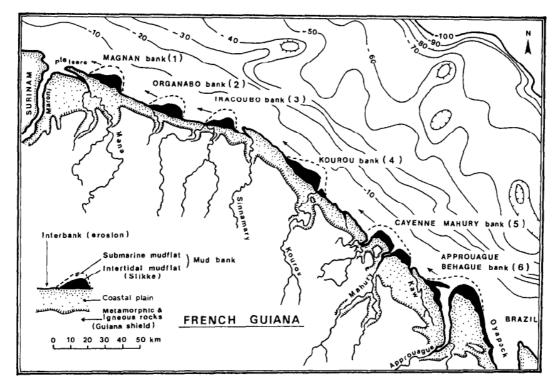
Figure 4 : Débit moyen de l'Amazone entre 1969 et 1978 d'après Hu et al. (2004)

Une faible part de la charge en sédiment solide de l'Amazone parcourt le plateau des Guyanes, sous forme de matière en suspension et alimente la grande vasière côtière guyanaise qui s'étire jusqu'à l'Orénoque (fleuve du Venezuela). L'eau d'origine amazonienne se prolonge en une veine saumâtre jusqu'à la hauteur du Maroni. De nos jours, la plus grande partie terrigène qui s'échappe de l'Amazone est aussitôt détournée vers le nord-ouest par la dérive littorale et le courant de l'Amazone pour former un prisme vaseux le long des rivages guyanais.

Ainsi, les eaux du littoral guyanais sont extrêmement influencées par les apports de l'Amazone, aussi bien pour la turbidité, qui est extrêmement élevée toute l'année, que pour la salinité, la signature des eaux amazoniennes se faisant ressentir toute l'année à plus de 20 m de profondeur au large (Ffield, 2005).

Une autre conséquence de l'arrivée massive de ces 100 millions de tonnes de sédiments charriés annuellement par l'Amazone est l'instabilité du trait de côte de la Guyane et la modification de la nature des fonds sous marins. En effet, 20 à 30 % des apports de l'Amazone sont redirigés vers les côtes guyanaises impliquant la création de bancs de vase de 10 à 60 km de long et 10 à 15 km de large (Gratiot *et al.*, 2008) ainsi

que la formation et la destruction de cordons littoraux. L'alternance des phases d'accrétion et d'érosion du littoral se fait sur un cycle estimé à une trentaine d'années. Ainsi, la dynamique littorale est très active (Figure 5), les bancs de vase se déplaçant à une vitesse moyenne de 1 km/an (Froidefond *et al.*, 1988).



**Figure 5** : Les six bancs de vase majeurs des côtes de Guyane française. La partie émergée des bancs de vase forme des vasières intertidales. D'après Froidefond *et al.* (1988)

Le dépôt de vase sur le plateau guyanais dépend essentiellement des alizés et non de l'intensité du débit du fleuve Amazone (Eisma *et al.*, 1991).

#### LES MANGROVES

Quatre espèces de palétuviers sont caractéristiques des mangroves guyanaises, *Avicennia germinans*, *Rhizophora spp*, *Laguncularia racemosa* et *Conocarpus erectus* (Cadamuro, 2004), ce qui contraste avec la diversité végétale de la forêt amazonienne. Les mangroves sont des écosystèmes très productifs de l'ordre de 6 à 10 tonnes.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>. Souvent zone de refuge et de nourriture des juvéniles de poissons marins, les mangroves sont également une source de matières organiques dissoutes et particulaires qu'elles exportent sur le plateau continental proche *via* les courants de marée ou côtiers. En Guyane, les mangroves suivent également un rythme d'expansion et de retrait qui serait lié au cycle des marées (18,6 ans) (Gratiot *et al.*, 2008).

#### LA FAUNE MARINE

Trois types de peuplements benthiques de crevettes Pénéides ont été recensés sur l'est du plateau continental guyanais. La succession de ces peuplements semble liée à la profondeur et à la nature du substrat. Ainsi, le peuplement à *Xyphopenaeus kroyeri* (seabob) est retrouvé sur les fonds de vase molle inférieurs à 20 m, *Penaeus subtilis* (crevette grise) sur les fonds vaseux plus compacts de 30 à 50 m et *Penaeus brasiliensis* (crevette royale rose) sur les fonds sableux de 60 à 80 m (Le Loeuff et von Cosel, 2000). L'instabilité du littoral guyanais semble régenter la dispersion de la faune benthique puisque peu d'espèces sont capables de supporter les contraintes imposées par les fortes quantités de vases fluides en perpétuel mouvement. Ainsi l'abondance des espèces benthiques est distribuée selon un gradient côte/large, avec une forte diversité près du talus continental et une faible diversité près des côtes (Le Loeuff et von Cosel, 2000; Schvartz, 2011).

Comme la macrofaune benthique, les distributions des populations de poissons dépendent des facteurs de bathymétrie, de la sédimentologie et de la salinité (Durand, 1959; Aizawa *et al.*, 1983; Guéguen, 2000; Le Loeuff et von Cosel, 2000). L'abondance des poissons diminue en allant vers le large mais la richesse spécifique augmente (Brichet, 2010).

Les fonds du plateau continental guyanais étant principalement sableux et vaseux, la majorité de la diversité halieutique est inféodée à ces zones, mais une cinquantaine d'espèces de poissons spécifiques des zones rocheuses sont tout de même présentes en Guyane, dont les familles les plus représentées sont les Lutjanidés, les Serranidés et les Carangidés (Léopold, 2005).

#### EXPLOITATION DES RESSOURCES MARINES

La pêche occupe une place très importante dans l'économie guyanaise puisqu'elle représente le premier poste d'exportation du secteur primaire (AFD, 2012) et la troisième force économique de la Guyane après l'industrie spatiale et celle de l'or. Il existe trois pêcheries qui se distinguent par les moyens mis en œuvre, les espèces ciblées et le secteur d'activité : la pêche crevettière, la pêche aux vivaneaux et la pêche côtière. Cette dernière représente les débarquements les plus importants avec plus de 2 500 tonnes de poissons débarqués par an depuis 2006 (Lampert, 2012 ; Cissé, 2013). Cependant la pêche côtière n'est suivie que depuis 2006 par le réseau mis en place par l'Ifremer. Le suivi de cette pêcherie artisanale est complexe puisque l'activité semble

peu organisée et que les modèles classiques utilisés en recherche halieutique sont peu adaptés au contexte d'une « pêcherie multi-métiers exploitant des stocks multi-spécifiques demandant de nombreuses données peu accessibles » (Blanchard, 1996).

Cette pêche artisanale est pratiquée par environ 200 petits navires côtiers classés selon quatre types : pirogue, canot créole, canot créole amélioré et les tapouilles (Bellail et Dintheer, 1992). L'engin de pêche le plus fréquemment utilisé est le filet maillant fixe ou dérivant. Une trentaine d'espèces appartenant à 13 familles distinctes sont principalement débarquées (Blanchard, 1996) dont les acoupas et notamment l'acoupa rouge (*Cynoscion acoupa*) sont les espèces les plus recherchées (Lampert, 2012). Les Siluridés représentent également une part importante des débarquements avec près de 500 tonnes.an<sup>-1</sup>.

Aucun quota spécifique n'existe pour les pêcheurs de poissons blancs, cependant des réglementations limitent la longueur et la maille des filets à 2 500 m et 40 mm respectivement. Un système de licence a également été mis en place depuis 1997 par le comité régional des pêches marines et des élevages marins de Guyane (CRPMEM) dans la zone des 12 milles. Toutefois à cela s'ajoute la pratique d'une pêche informelle principalement dans l'ouest guyanais. De plus, les pêcheurs locaux évitent les zones frontalières où est pratiquée une importante pêche illégale (Levrel, 2012). Enfin, depuis 1992, une zone marine autour de l'île du Grand Connétable a été mise en réserve afin de protéger les colonies d'oiseaux marins venant nicher sur l'île. Cette zone marine s'étend sur 7 852 hectares dans laquelle la pêche est strictement interdite.

# 3. CONTEXTE ET OBJECTIFS

Le mérou géant fait partie des espèces de poissons blancs exploitées par la pêche côtière. Cependant, mis à part le suivi des débarquements de la pêche côtière commencé en 2006, aucune information n'existe sur cette espèce au niveau local. Devant l'enjeu international de conservation des mérous géants et dans le but d'améliorer les connaissances sur cette espèce en Guyane, il est apparu important de développer un programme de recherche visant à statuer sur l'état du stock des mérous géants en Guyane française.

La première étape pour réaliser un diagnostic sur cette population a été de recenser et de caractériser les habitats des mérous géants. Pour des raisons logistiques, l'étude s'est concentrée sur la partie est du plateau continental, de Cayenne à l'embouchure de

l'Oyapock. Toutefois, les informations répertoriées sur les sites plus à l'ouest seront intégrées afin de compléter l'échantillonnage réalisé. L'interaction de l'espèce avec son milieu de vie sera mise en exergue à travers l'étude de son écologie trophique.

Par ailleurs, l'espèce étant particulièrement vulnérable à la pêche au moment de sa reproduction, les individus se réunissant en grand nombre sur un même site, il a paru primordial de s'intéresser à la reproduction des mérous géants en Guyane française. Aucune information n'existe sur la reproduction des mérous géants en Guyane, et les informations trouvées dans la littérature à ce sujet proviennent de localisations géographiquement éloignées. L'objectif principal de cet axe de recherche a donc été de déterminer la saison et le (ou les) site(s) d'agrégation de l'espèce en Guyane.

Enfin, le dernier objectif était de s'intéresser à l'état actuel de la population des mérous géants en Guyane par rapport à une situation antérieure, où l'exploitation était non quantifiée. Pour se faire, le taux actuel de capture par sortie pêche actuel a été comparé à celui des années 1990, la taille de la population de l'est guyanais actuelle a été estimée, ainsi que l'âge des individus et la mortalité totale de la population.

Ces premiers résultats replacés dans le contexte particulier de l'écosystème guyanais et comparés aux situations existantes des autres populations de mérous géants de l'océan Atlantique, permettront de faire des recommandations de gestion de l'espèce en Guyane française si l'état de la population actuelle le nécessite.

# DISTRIBUTION SPATIALE ET ÉCOLOGIE TROPHIQUE



# DISTRIBUTION SPATIALE ET ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU MÉROU GÉANT DE GUYANE FRANÇAISE

# 1. Introduction

Les mérous géants Epinephelus itajara (Lichtenstein, 1822), ont principalement été étudiés dans les eaux de la Floride et du Brésil (Gerhardinger et al., 2006a; Brusher et Schull, 2009 ; Koenig et Coleman, 2009), soit aux deux extrémités de son aire de répartition actuelle. Dans ces régions, où la visibilité rend possible le suivi des sites de vie et de reproduction par des techniques visuelles, les connaissances proviennent essentiellement de données collectées par des plongeurs et des chasseurs sous-marins (Koenig et al., 2011). En Guyane française, les sédiments de l'Amazone transportés par le courant du nord du Brésil (CNB), tout le long du plateau des Guyanes, rendent les eaux marines extrêmement turbides (Gratiot et al., 2008), et les observations sousmarines sont très limitées voire totalement impossibles à réaliser. De ce fait, la connaissance des espèces marines, et précisément du mérou géant, provient des pêcheurs, professionnels ou récréatifs, qui connaissent leurs sites de pêche et donc le milieu de vie des espèces qu'ils capturent. Toutefois, cette connaissance est peu exploitée et peut être biaisée par des estimations ou par l'interprétation de données acquises sans le couvert d'un protocole scientifique. Ainsi, cette étude est la première à s'intéresser aux aspects biologiques et écologiques de l'espèce Epinephelus itajara en Guyane. Le premier objectif est de repérer les sites de vie des mérous géants et d'obtenir des données sur les paramètres physico-chimiques caractérisant ces habitats.

Les mérous géants vivent généralement autour de sites naturels rocheux ou de récifs artificiels (Thompson et Munro, 1978; Bullock et Smith, 1991; Heemstra et Randall, 1993; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2006b; Koenig *et al.*, 2007; Gerhardinger *et al.*, 2009). Ils sont décrits comme se cachant dans les grottes ou les anfractuosités jusqu'à 90 m de profondeur (Zinkowski, 1971; Sadovy et Eklund, 1999). Plusieurs îles rocheuses bordent le littoral guyanais (jusqu'à 18 km des côtes) et quelques structures rocheuses immergées existent un peu plus au large (30 km des côtes) où les mérous géants sont connus pour y être pêchés. Ces informations venant de sources non scientifiques, il est nécessaire d'inventorier et de caractériser les sites de vie

du mérou géant en Guyane. Pour se faire, des pêches scientifiques à la ligne ont été organisées sur toutes les zones rocheuses entre l'embouchure du Mahury et l'embouchure de l'Oyapock. D'autres sites, plus à l'ouest, ont été également prospectés, mais de façon plus occasionnelle. La méthode du « catch and release » ou capture et relâcher d'individus, a été utilisée et permet de faire des mesures et des prélèvements biologiques sur l'espèce sans provoquer la mort de l'animal. Cette technique, couplée au marquage des poissons, permet l'acquisition de nombreuses informations (régime alimentaire, génétique, croissance, déplacement, territorialité) lors des recaptures. Cependant, l'échantillonnage par pêche à la ligne présente des biais non négligeables pouvant aboutir à des conclusions erronées telles que l'absence de mérous géants sur un site quand aucun individu n'a été capturé. Le succès d'une pêche est lié au comportement alimentaire du poisson. L'absence de « touche » lors de la pêche ne signifie pas que le poisson est absent, mais qu'il ne s'alimente pas à ce moment de la journée. Seules les techniques visuelles permettent de détecter avec certitude la présence ou l'absence d'individus sur un site, sans interférence avec leur comportement. En l'absence de visibilité, les sonars multifaisceaux à hautes fréquences ou « caméras acoustiques », compensent les systèmes optiques (vidéos classiques ou observations directes) (Moursund et al., 2003) et permettent l'acquisition de données (Belcher et Lynn, 2000 ; Graham et al., 2004 ; Kim et al., 2005). L'identification des espèces est notamment possible. Lorsque les poissons passent sur la trajectoire du faisceau acoustique, ils absorbent une partie du son émis et créent une ombre appelée « ombre portée » (Langkau et al., 2012). Cette ombre portée est très liée au contour du poisson et permet son identification à condition que les silhouettes soient dissociables d'une espèce à une autre. Pham et al. (2012) utilisent un sonar multifaisceaux à hautes fréquences de type « BlueView P900-2250 » pour distinguer différentes espèces de poissons et concluent qu'à une fréquence de 1 MHz, les nageoires et les queues des poissons peuvent faire écho et permettent leur identification.

Sur la base de ces études, les caméras acoustiques et la pêche à la ligne ont été utilisées dans cette étude, afin d'obtenir des données de répartition spatiale des mérous géants, ce qui constitue le premier objectif de ce chapitre.

Les mérous géants interagissent avec leur environnement et se nourrissent de proies dans leur milieu. Les informations sur le régime alimentaire de cette espèce sont limitées et aucune étude n'existe en Guyane. Cependant, des travaux en Floride et dans les Caraïbes ont montré que le mérou géant préfère se nourrir de Crustacés et de

poissons se déplaçant lentement (Longley et Hildebrand, 1941; Randall, 1983). Il se nourrit également d'autres espèces comme les poulpes, les gastéropodes, les échinodermes et les tortues marines (Bullock et Smith, 1991; Gerhardinger *et al.*, 2006b). Leur denture est composée de petites dents pointues destinées à maintenir les proies dans leur gueule. Leur morphologie générale correspond à un corps musclé avec une très grande bouche. Leur corps puissant autorise des accélérations courtes sur des distances limitées (Bullock et Smith, 1991). Cela, combiné à une alimentation par aspiration des proies, en fait des prédateurs efficaces à courte portée car ils ne sont pas adaptés à la poursuite de proies pélagiques (Smith, 1971; Randall, 1983; Bullock et Smith, 1991; Sadovy et Eklund, 1999). En raison de leur grande taille à l'âge adulte (maximum 250 cm), leurs seuls prédateurs sont les grands requins (Sadovy et Eklund, 1999).

Les études en écologie trophique se basent sur des observations visuelles in situ, sur l'analyse de contenus stomacaux et (ou) par l'analyse des isotopes stables. Les contenus stomacaux donnent des indications sur les proies ciblées et sur la prise alimentaire de la journée ou de la veille, alors que la méthode des isotopes stables renseigne sur l'intégration de leur régime alimentaire à long terme (Hesslein et al., 1993 ; Pinnegar et Polunin, 1999). Les contenus stomacaux donnent une image détaillée des préférences alimentaires mais ne sont pas fiables concernant l'importance relative des espèces proies à cause (1) des taux de digestion différents selon les espèces, (2) de la difficulté à identifier les proies partiellement digérées et (3) du fait que cette méthode ne renseigne pas sur l'origine des proies (Macdonald et al., 1982 ; Gearing, 1991 ; Polis et Strong, 1996 ; Lugendo et al., 2006). L'isotope stable du carbone est utilisé pour déterminer la composition alimentaire générale et sa source (Harrigan et al., 1989 ; Nagelkerken et van der Velde, 2004b). L'assimilation du carbone varie de quelques semaines à plusieurs mois selon les espèces et la taille du poisson (Gearing, 1991). L'isotope stable de l'azote renseigne sur la position relative du consommateur dans le réseau trophique (Owens, 1987; Vander Zanden et al., 1997; Post, 2002). De plus, les signatures isotopiques des tissus animaux reflètent les tendances du réseau trophique local. Ainsi, selon la vitesse à laquelle un tissu intègre la signature isotopique du carbone et les différences de signatures isotopiques entre les sources et le consommateur, les isotopes stables peuvent également être utilisés pour détecter les mouvements des organismes d'un habitat à un autre (Fry et al., 1999; Hobson, 1999).

Beaucoup d'études ont révélé des changements ontogénétiques de régime alimentaire chez les poissons (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Sanchez-Hernandez *et al.*, 2012 ; Burress *et al.*, 2013), mais aussi chez plusieurs espèces de mérous (Derbal et Kara, 1996 ; Eggleston *et al.*, 1998 ; Reñones *et al.*, 2002 ; Linde *et al.*, 2004). Les préférences alimentaires des mérous géants juvéniles (< 120 cm) étudiées par Koenig *et al.* (2007) dans les eaux de la Floride (États-Unis d'Amérique) montrent que les mangroves sont des habitats essentiels au cours des 5 premières années de leur vie. Ainsi, la seconde partie de ce chapitre a pour but d'étudier l'alimentation du mérou géant à différents stades ontogénétiques par l'étude d'individus de 60 cm jusqu'à des individus 195 cm, occupant les mêmes habitats. L'ensemble de ces résultats permettra de faire le lien entre la distribution spatiale et l'écologie trophique des mérous géants.

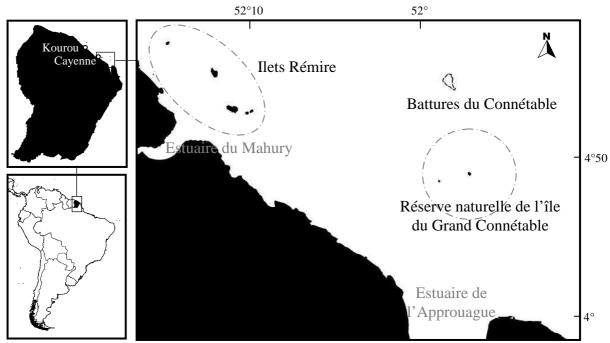
# 2. MATÉRIELS & MÉTHODES

# 2. 1. SITES D'ÉTUDE

Ce projet s'est concentré sur les sites marins de Guyane. Les mangroves, embouchures et rivières, où la capture de mérous a été mentionnée par des pêcheurs de plaisance n'ont pas été intégrées à l'échantillonnage, faute de moyens nautiques et humain.

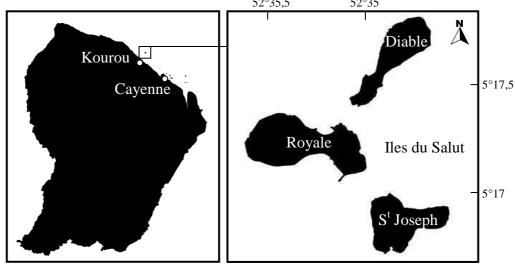
Trois zones d'étude principales ont été ciblées (Figure 8) :

- les îlets Rémire constitués de 5 îlets : Le Malingre, Le Père, La Mère et les
   Mamelles, cette dernière composée de deux petites îles très proches ;
- la Réserve naturelle de l'île du Grand Connétable composée de deux îles, le
   Grand Connétable et le Petit Connétable ;
- les Battures du Connétable, un site rocheux immergé d'1 km²



**Figure 6**: Habitats rocheux de Guyane française entre l'estuaire du Mahury et l'estuaire de l'Approuague.

Les îles du Salut (Figure 7), devant Kourou, n'ont pu être prospectées qu'à cinq reprises en raison de la distance trop importante entre ce site et le port d'attache des navires utilisés. La location fréquente d'un bateau était, quant à elle, trop onéreuse pour multiplier les sorties.



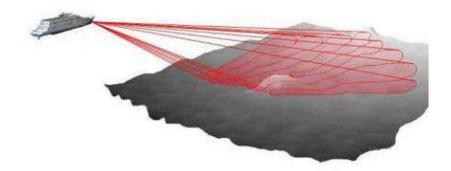
**Figure 7** : Localisation des îles du Salut, composées de 3 îles distinctes : l'île du Diable, l'île Royale et l'île Saint Joseph

La distribution spatiale des mérous géants a été cartographiée à partir des données géo-référencées des observations à la caméra acoustique (§ 2. 2) et des captures de pêches scientifiques (§ 2. 3). Les cartes ont été réalisées avec le graticiel Quantum GIS.

# 2. 2. CAMÉRA ACOUSTIQUE

# 2. 2. 1. Description du matériel

La caméra acoustique est un sonar à très haute fréquence permettant l'identification des objets immergés dans des eaux de faible visibilité grâce à la technologie du « Forward Looking Horizontal 2D ». La caméra acoustique de type BlueView P900-130 fournit de multiples images à haute résolution par seconde sur un champ de 130° d'ouverture latérale et 20° dans le plan vertical (Figure 8). La fréquence acoustique est de 900 kHz, correspondant à la diffusion de 768 faisceaux (s'ouvrant latéralement de 1°) espacés de 0,18° chacun. La portée maximale est de 100 m mais la portée optimale est atteinte entre 2 m et 60 m.



**Figure 8** : Schéma du champ de travail d'une caméra acoustique BlueView P900-130 installée à la proue d'un bateau d'après Artero *et al.* (2012).

Le dispositif de caméra acoustique utilisé inclut un ordinateur portable avec un disque dur de grande capacité qui enregistre en temps réel les images, le tout étant alimenté par une batterie de 12V. Pour les prises de vue, la caméra acoustique a été fixée à bâbord de l'embarcation, à l'extrémité d'une barre métallique (3 cm de diamètre) placée perpendiculairement à l'axe du bateau et permettant de la descendre à une profondeur d'environ 80 cm (légèrement supérieure au tirant d'eau du navire). Le bateau effectuait le tour des îles dans le sens inverse des aiguilles d'une montre afin que la caméra soit dirigée vers la côte et que la coque du bateau n'interfère pas avec le signal acoustique (Figure 9).



**Figure 9** : Exemple de déploiement de la caméra acoustique autour de l'îlet La Mère (Guyane française) pour la recherche de mérous géants (*Epinephelus itajara*)

Un système de géolocalisation GPS couplé à la caméra acoustique permettait de géo-référencer les images enregistrées.

## 2. 2. 2. Validation de la méthode

Une validation des images acoustiques par la vidéo classique n'étant pas possible en Guyane, les signaux acoustiques ont été validés en couplant l'utilisation de la caméra acoustique avec la pêche (§ 2. 3). Le signal acoustique du poisson au bout de la canne à pêche a été croisé avec l'identification du poisson en surface.

Le logiciel ProViewer permet de visualiser les fichiers acoustiques au format « .son » produits par la caméra acoustique. Plusieurs outils fournis avec le logiciel sont disponibles pour analyser les vidéos (réglage de la vitesse de défilement, mesure des objets, zoom, mode de représentation des ondes...), ce qui a permis d'identifier et géolocaliser les poissons filmés.

#### 2. 3. PÊCHES SCIENTIFIQUES

Les sorties de pêche scientifiques se sont déroulées soit à bord du bateau de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, soit à bord de bateaux de plaisanciers avec un minimum de deux personnes à bord, un capitaine et un pêcheur. Elles se sont déroulées de mai 2010 à décembre 2012, exceptés durant les mois de janvier à mars quand les conditions saisonnières de mer étaient défavorables. La fréquence des pêches a été au minimum de quatre par mois sauf cas de force majeure (immobilisation du bateau ou mauvaise condition de mer). Des campagnes de pêche ont également été

organisées durant l'année 2013, mais à un rythme moins soutenu (deux pêches par mois en moyenne), pour poursuivre certains objectifs de l'étude

Toutes les pêches ont été réalisées de jour entre 7h et 17h.

# 2. 3. 1. Techniques de pêche

Les mérous géants ont été pêchés avec une canne à pêche de type stand-up (Daiwa) équipée d'un moulinet à tambour tournant (Penn International série V 50VRW) avec du fil en nylon de 200 centièmes. Un montage spécifique à la capture du mérou (Figure 10) a été réalisé avec un plomb de 200 à 800 g selon la force du courant afin que l'appât se place au fond. Le bas de ligne d'une longueur de 1,50 m se terminait par un hameçon de type 'circle hook' 20/0 ou 14/0 pour cibler les individus de plus petites tailles. Ce type d'hameçon prend le poisson au niveau de la bouche et non au niveau de l'œsophage, ce qui empêche de causer des blessures mortelles (Graves et al., 2002; Horodysky et Graves, 2005). Les hameçons sont en acier oxydable afin qu'ils se dégradent en cas de perte du matériel pendant une pêche, et les ardillons sont pincés ou limés afin de ne pas blesser l'animal en retirant l'hameçon. Les appâts utilisés étaient principalement des poissons benthiques (Siluridae) de 20 à 80 cm, entiers ou coupés en deux et de préférence vifs ou frais, mais pouvait être également congelés. Les têtes d'acoupa (Cynoscion sp.), murènes vertes (Gymnothorax funebris), croupia (Anisotremus surinamensis), rouget (Lutjanus jocu) ainsi que d'autres poissons de roche ont également été utilisés comme appâts.

Cette technique (choix de l'appât, type de montage, profondeur de pêche) permet de cibler les mérous géants. Les captures accessoires, carpes rouges (*Lutjanus cyanopterus*), requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) ou murènes, étaient très occasionnelles.

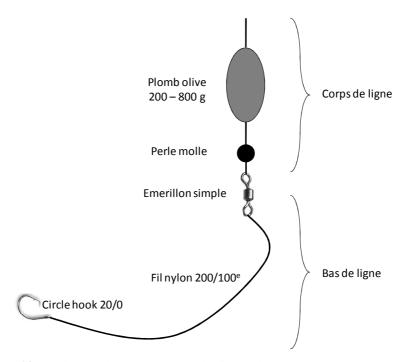


Figure 10 : Schéma du montage de la ligne de pêche au mérou géant *Epinephelus itajara* 

La pêche « au ballon » a également été pratiquée quelques fois (Figure 11). Une corde en polypropylène de 8 mm de diamètre a été équipée du même type de montage que la canne à pêche, mais ici, elle a été reliée en surface à un pare battage (60 cm de diamètre) servant de flotteur. Le mérou capturé s'épuise à essayer de couler le ballon et ne peut partir loin car la corde est amarée au bateau. L'utilisation de la corde en polypropylène, plus résistante que le nylon, permet de capturer de plus grands individus.

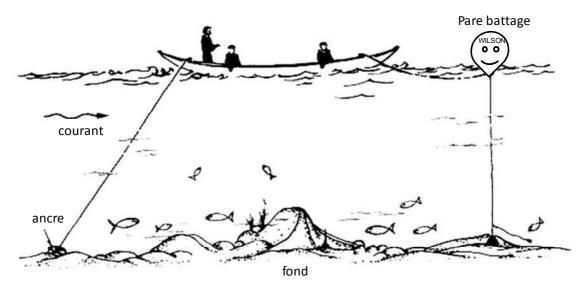


Figure 11 : Schéma d'utilisation du ballon pour la pêche au mérou géant

Il est nécessaire que les lignes de pêche dérivent vers la zone rocheuse. La position d'ancrage du bateau était donc décidée en fonction du courant, dont la direction est relativement régulière tout au long de l'année. Pour cette raison, la position de pêche généralement adoptée était sur le côté battu de l'île (Figure 12).



**Figure 12**: Exemple de placements possibles à la pêche en fonction des courants à l'îlet La Mère (îlet Rémire) pour échantillonner les mérous géants (*Epinephelus itajara*) de Guyane. Flèche noire : sens du courant, trait jaune : emplacements possibles

# 2. 3. 2. Maintien des mérous géants hors de l'eau

Les individus capturés étaient installés dans une civière placée sur une planche de 2m de long (Figure 13). Leurs yeux étaient recouverts d'un chiffon humide pour les protéger du soleil et une pompe assurait une circulation d'eau de mer au niveau des ouïes pour l'oxygénation. La durée moyenne des manipulations était en général inférieure à 5 minutes avant la remise à l'eau du poisson.



Figure 13 : Installation des mérous géants (Epinephelus itajara) à bord des bateaux

# 2. 4. MESURE DES PARAMÈTRES ABIOTIQUES

Afin de caractériser l'habitat et l'environnement des mérous géants en Guyane, les mesures des facteurs abiotiques (salinité, température, visibilité) ont été effectuées lors de chaque campagne en mer (Tableau I).

Tableau I : Paramètres abiotiques recensés sur chaque site d'étude

Paramètres	Description
Nature du fond	Lecture sur le sondeur (roche /vase)
Profondeur	Lecture sur le sondeur (m)
Visibilité	Estimée (cm)
Salinité	Mesuré avec une sonde YSI
Température	Mesuré avec une sonde YSI (°C)

La température et la salinité ont été mesurées en surface, à mi-profondeur et au fond de la colonne d'eau à l'aide d'une sonde YSI Pro 2030 dont l'étalonnage était effectué 1 fois par mois. La précision de la mesure est de  $\pm$  0,1 pour la salinité et de  $\pm$  0,2°C pour la température (données constructeur).

# 2. 5. MARQUAGE

Tous les mérous géants capturés lors des pêches scientifiques ont été marqués avec un « tag spaghetti » FIM-96 numéroté (Floy Tag & Manufacturing, Inc, Seattle, Washington, Etats-Unis) en plastique jaune. Le tag possède un dard anti-retour qui permet son accroche et son maintien sous la peau du poisson après insertion. Une incision au scalpel était effectuée sous une écaille située au niveau dorsal, sous la jointure de la première et de la deuxième nageoire dorsale (Figure 14). Le tag était introduit sous l'épiderme à l'aide d'un applicateur fabriqué artisanalement par un pêcheur de plaisance (Damien Menard).

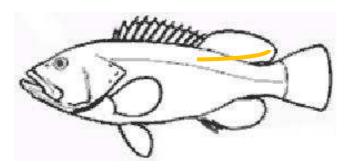


Figure 14 : Schéma de l'emplacement dorsal du tag spaghetti FIM-96 sur Epinephelus itajara

La recapture des individus marqués à l'aide de tags spaghetti a permis d'étudier les déplacements des mérous géants en comparant la position GPS de la recapture à la position de leur première capture. Les distances de déplacement des individus obtenues souligneront le caractère mobile ou territorial de l'espèce.

# 2. 6. MESURES BIOMÉTRIQUES

La longueur totale à la courbe, de la bouche à la queue, de chaque poisson a été mesurée au centimètre près ainsi que la circonférence derrière les nageoires pectorales (Figure 15).

Parmi tous les mérous géants capturés, 22% ont aussi été pesés (± 1 kg) à l'aide d'un peson de charge maximale égale à 150 kg (Figure 15).

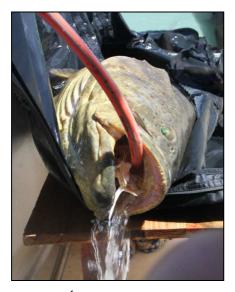


**Figure 15**: Prises de mesures sur les mérous géants *Epinephelus itajara* lors des campagnes de pêche menées de 2010 à 2013

#### 2. 7. CONTENUS STOMACAUX

Deux méthodes non létales de prélèvement stomacal ont été utilisées (Kamler et Pope, 2001) sur 154 individus selon leur taille : 1) pour les individus de taille < 120 cm, une régurgitation du contenu stomacal a été provoquée grâce à une pompe à eau et le contenu a été récupéré sur un tamis de 0,5 cm de vide de maille ; 2) pour les individus > 120 cm, les contenus stomacaux ont été directement prélevés en insérant une main ganté

dans leur estomac après avoir introduit un tube PVC dans la gueule du poisson (Figure 16). Les contenus stomacaux ont été mis en sachet de congélation et conservés dans de la glace, puis à -20°C jusqu'à l'analyse au laboratoire.





**Figure 16** : Échantillonnage du contenu stomacal des mérous géants (*Epinephelus itajara*) par régurgitation (à gauche) et prélèvement direct (à droite)

#### 2. 7. 1. Analyses des contenus stomacaux

Les contenus stomacaux ont été égouttés sur papier absorbant et pesés ( $\pm 0.1g$ ).

Les proies ont été identifiées au plus faible rang taxonomique possible selon Fischer (1978), Takeda et Okutani (1983) et Léopold (2005). Une collection de référence de squelettes de poissons locaux a été réalisée dans le but de faciliter l'identification des proies hautement digérées. Le degré de digestion a été classé en 6 catégories selon Zuev et al. (1985) (Tableau II).

La composition alimentaire a été étudiée selon les recommandations d'Hyslop (1980). Dans un premier temps, la fréquence d'occurrence (F), la composition numérique (N) et la composition en poids (W) ont été calculées pour chaque proie :

L'index d'importance relative IRI (Pinkas *et al.*, 1971) exprimé en pourcentage (Cortés, 1997), combine ces trois indices (Liao *et al.*, 2001) :

$$%IRI = (%N + %W) * %F$$

**Tableau II**: Échelle subjective du degré de digestion des poissons et des Crustacés d'après Zuev *et al.* (1985)

Catégories de digestion	Niveau de digestion	Poissons	Crustacés
1	Ingéré récemment	Pigmentation de la peau visible, peau intacte, muscles attachés aux arrêtes	Animal ou parties de l'animal non cassé
2	Peu digéré 5 – 15 %	Peau peu digérée, muscles attachés aux arrêtes mais commencent à se séparer	Carapace significativement altérée, animal spongieux, corps séparé en morceau
3	A moitié digéré 15 – 60 %	Muscles détachés des arrêtes, nageoires et membrane de l'estomac digérées	Toutes les pièces du corps sont séparées, œil partiellement digéré, tissus mous presque digérés
4	Très digéré 60 – 90 %	Tissus mous presque digérés, vertèbres séparées, nageoires seulement connectées à la base, écailles partiellement digérées	Seules les mandibules et le squelette extérieur sont visibles.
5	Presque entièrement digéré 90 – 100 %	Seul le centre des vertèbres est visible, les restes des arrêtes sont fins, les otolithes et les écailles sont déformées ou cassées	Seules les mandibules et des morceaux de pinces sont visibles, morceaux de carapace rares
6	Complètement digéré	Seulement du liquide dans l'estomac	

Les proies ont été classées de la valeur de %IRI la plus forte à la plus faible puis additionnées par ordre décroissant (Rosecchi et Nouaze, 1987) : les proies préférentielles ( $\sum$  %IRI = 50), les proies secondaires ( $50 < \sum$  %IRI  $\leq$  75) et les proies occasionnelles ( $\sum$  %IRI > 75).

Le coefficient de vacuité (Vc) a été calculé :

Vc = 100\* nombre d'estomacs vides / nombre total d'estomacs échantillonnés

L'alimentation des mérous géants a été analysée selon leur taille. Les individus mesurant de 73 cm à 189 cm ont été séparés en 9 classes de taille de 10 cm d'intervalle des individus de taille < 80 cm jusqu'aux individus de taille > 150 cm.

La composition numérique N, qui évite les biais induits par des taux de digestion des proies différents, a été utilisée pour comparer les régimes alimentaires en fonction

de la taille des individus. Les similitudes alimentaires entre les classes de tailles ont été évaluées avec l'indice de Morisita (1959) modifié par Horn (1966).

L'indice de Levins a été utilisé pour mesurer l'étendue de la niche alimentaire (B) :

$$B=1\,/\,\sum\,Pi^2$$

où Pi est la proportion de la proie i, ainsi que sa mesure standardisée (B<sub>A</sub>) (Krebs, 1989) :

$$B_A = (B - 1) / (Nombre de proie - 1)$$

La valeur de B varie de 1 au nombre de catégories de proies alors que l'indice standardisé de Levins prend des valeurs entre 0 et 1 ; des valeurs faibles indiquent que l'alimentation est dominée par quelques proies (prédateur spécialiste) alors que des valeurs élevées indiquent une alimentation généraliste (Navia *et al.*, 2007).

# 2. 7. 2. Représentation graphique des données

L'importance relative des proies et l'évaluation de la stratégie alimentaire des mérous géants ont été illustrées par la méthode graphique de Costello (1990). Cette méthode a été modifiée par Tokeshi (1991) dans le but d'améliorer l'interprétation de la stratégie alimentaire. Pour cela, la diversité alimentaire individuelle (ID) et la diversité alimentaire de la population (PD) ont été calculées :

$$ID = -\sum Pij \ln Pij / nombre total d'individus$$
  
 $PD = -\sum Pi \ln Pi$ 

Pij est la proportion de la proie i dans l'individu j et Pi est la proportion de la proie i dans l'échantillonnage global de la population.

# 2. 7. 3. Analyses statistiques des contenus stomacaux

Pour mettre en évidence les facteurs influençant les variations alimentaires des contenus stomacaux, une analyse canonique de redondance (ACR ou RDA en anglais) a été réalisée. Les facteurs spatiotemporels (sites, nature du sol, saisons, mois, année) et somatique (taille) ont formé la matrice des variables explicatives. L'ACR a été réalisée avec la librairie 'Vegan' du logiciel R (www.r-project.org). La proportion des types de proies a été comparée avec un test du  $\chi^2$ . En cas de non normalité et non égalité des variances, les moyennes ont été comparées grâce à des tests non paramétriques : analyse

de Kruskal-Wallis pour les échantillons multiples et coefficient de corrélation de rangs de Kendall (τ).

# 2. 8. ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

Le muscle blanc autour de l'épine dorsale a été utilisé pour les analyses d'isotopes stables. Ce tissu est considéré comme le meilleur pour une utilisation en écologie (Pinnegar et Polunin, 1999) à cause de son taux de renouvellement relativement bas (Guelinckx *et al.*, 2007 ; Buchheister et Latour, 2010 ; Ankjærø *et al.*, 2012).

Les proies potentielles des mérous géants vivant autour des îles rocheuses, mais n'ayant pas été trouvées dans les estomacs, ont également été collectées et leur muscle dorsal analysé. Les muscles des Crustacés trouvés dans les contenus stomacaux ont également été analysés. Enfin, la matière organique sédimentaire (MOS) et des algues vertes et rouges ont également été prélevées et examinées. Tous les échantillons pour les analyses en isotopes stables ont été congelés à -20°C dans un microtube jusqu'à lyophilisation et broyage en poudre fine au laboratoire.

#### 2. 8. 1. Extraction lipidique

Les lipides sont appauvris en  $^{13}$ C (DeNiro et Epstein, 1977). Ainsi, des proportions élevées de lipides dans les organismes biaisent les résultats des analyses de  $\delta^{13}$ C (Focken et Becker, 1998). Les muscles de mérous géants, riche en lipides, ont donc été préalablement « délipidés ».

Les lipides ont été extraits des muscles blancs avec du cyclohexane (Chouvelon *et al.*, 2011). Deux cycles d'extraction (1 heure d'agitation de 100mg de muscle blanc avec 4 ml de cyclohexane, suivie d'une centrifugation [10°C, 1200 x g, 10 min] pour éliminer le surnageant) ont été réalisés avant séchage dans un bain à sec à 40°C pendant 12 heures. La proportion lipidique dans les muscles des proies étant assez faible, seuls les lipides des mérous géants ont été extraits.

#### 2. 8. 2. Décarbonatation

Les carbonates inorganiques, également appauvris en <sup>13</sup>C comparés à d'autres fractions, peuvent interférer avec la détermination isotopique de la fraction organique (DeNiro et Epstein, 1978). Pour l'éviter, les échantillons contenant du carbonate de calcium, comme la MOS, ont été décarbonatés en ajoutant de l'acide chlorhydrique HCl 2N dans le sédiment (Fry, 1988 ; Nieuwenhuize *et al.*, 1994). Afin de minimiser les

erreurs d'estimation des valeurs de  $\delta^{13}$ C, les échantillons n'ont pas été rincés (Jacob *et al.*, 2005). Enfin, comme la teneur en azote est affectée par le lavage à l'acide (Bunn *et al.*, 1995), les échantillons de MOS ont été dupliqués pour mesurer les valeurs de  $\delta^{15}$ N sur des échantillon non acidifiés.

# 2. 8. 3. Mesure du ratio d'isotopes stables

Les échantillons séchés ont été pesés dans des capsules en étain  $(0,4\pm0,1\text{mg pour les})$  échantillons de muscles de poissons,  $1,4\pm0,1\text{mg}$  pour les algues et  $5\pm0,5\text{mg}$  pour la MOS). Les analyses ont été pratiquées avec un analyseur élémentaire Thermo Scientific Flash EA1112 couplé à un spectromètre de masse Delta V Advantage (Thermo Scientific). Les résultats sont exprimés en notation delta usuelle  $(\delta)$  en pour mille  $(\infty)$  rapportés à la valeur du standard VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) pour le  $\delta^{13}$ C et à l'azote atmosphérique pour le  $\delta^{15}$ N (Fry, 2006) :

$$\delta X = [(R_{\text{\'echantillon}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 10^3$$

où X est  $^{13}$ C ou  $^{15}$ N, R est le ratio correspondant,  $^{13}$ C/ $^{12}$ C ou  $^{14}$ N/ $^{15}$ N. À partir des mesures des réplicats réalisés sur les standards du laboratoire, la précision était respectivement inférieure à 0,15% et 0,20% pour  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N.

#### 2. 8. 4. Fractionnement et taux de renouvellement

Le fractionnement isotopique est la différence de valeur de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N entre l'aliment et le consommateur (DeNiro et Epstein, 1978 ; Vander Zanden et Rasmussen, 2001 ; Post, 2002). Les valeurs de fractionnement du carbone et de l'azote ( $\Delta\delta^{13}$ C et  $\Delta\delta^{15}$ N), dans la bibliographie, sont de 0,8 à 1‰ et 3,4‰ respectivement, à chaque niveau trophique (DeNiro et Epstein, 1978 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Post, 2002 ; McCutchan *et al.*, 2003). Ces valeurs sont discutées par la communauté scientifique (Sweeting *et al.*, 2007) mais acceptées pour les carnivores. L'interprétation des résultats a donc été basée sur ces valeurs théoriques.

Un autre paramètre important dans l'utilisation des isotopes stables est la période de temps requise pour atteindre la signature isotopique à l'équilibre avec la source alimentaire, usuellement appelé le taux de renouvellement (Hobson et Clark, 1992). La demi-vie (t<sub>1/2</sub>) est conventionnellement utilisée pour exprimer le taux de renouvellement isotopique (Tieszen *et al.*, 1983), qui est le temps nécessaire (en jours) pour atteindre la médiane entre la valeur initiale et la valeur à l'équilibre (Guelinckx *et al.*, 2007).

$$t_{1/2} = \ln(2) / \lambda$$

D'après les données recensées dans la littérature, Weidel *et al.* (2011) ont trouvé que le taux de renouvellement du carbone ( $\lambda$ ) dans les muscles blancs de poissons est lié au poids des poissons (g) par la relation : ln ( $\lambda$ ) = -3,65 – 0,2 ln (poids). Il est ainsi possible de calculer la demi-vie du carbone à partir du poids (W) des poissons :

$$t_{1/2 \text{ carbone}} = \ln (2) / \exp [-3,65 - 0,2 \ln (W)]$$

#### 2. 8. 5. Analyses statistiques des données d'isotopes stables

Les graphiques reliant les valeurs de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N ont été utilisés pour examiner la proximité trophique des mérous géants à leurs proies potentielles et à la signature des sources. Un test t de Student a été utilisé pour analyser les variations temporelles et spatiales des signatures isotopiques ainsi que l'effet de la taille sur les ratios isotopiques. En absence de normalité et d'égalité des variances, les valeurs ont été comparées avec un test non paramétrique de Mann et Withney.

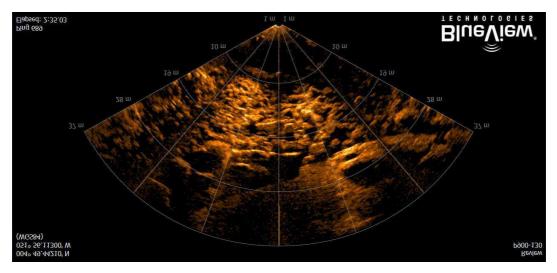
# 3. RÉPARTITION DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE

#### 3. 1. RÉSULTATS

Le recensement des sites de vie des mérous géants a été réalisé grâce aux campagnes de pêche et a été complété par les observations réalisées avec la caméra acoustique.

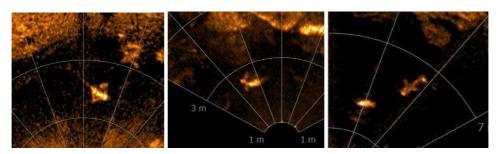
#### 3. 1. 1. Identification acoustique des mérous géants

Les images transmises par la caméra acoustique de type BlueView ressemblent à celles d'une échographie. Sur la figure ci-dessous (Figure 17) est présentée une image type avec un angle d'ouverture latérale de 130°, où la distance entre la caméra et les objets figure sur une échelle métrique. L'image renvoyée est normalement inversée par rapport à la réalité, mais pour plus de compréhension, l'image présentée a été retournée verticalement. Ainsi : la surface est en haut de l'image, le fond est en bas. A partir de 10 m de la surface, les reflets des roches et cailloux du fond de la mer sont distinguables.



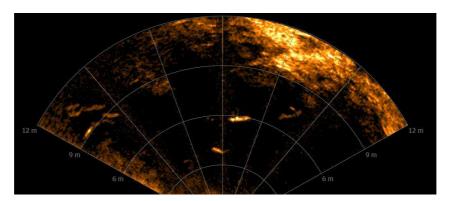
**Figure 17**: Image acoustique du fond de la mer obtenue par une caméra acoustique de type BlueView, modèle P900-130

Les objets dans le champ de vision de la caméra acoustique reflètent un signal qui est, selon les espèces, facilement identifiable comme celui des raies, des tortues et des requins (Figure 18), ou moins distinguable, comme celui des poissons.



**Figure 18**: Images acoustiques d'une raie (à gauche), une tortue (au milieu) et un requin (à droite) réalisées à partir d'une caméra acoustique BlueView P900-130

Le signal acoustique émis par les poissons, à lui seul, ne permet pas leur identification (Figure 19) puisqu'il ne donne qu'une forme ovale sans distinction particulière (ou presque).

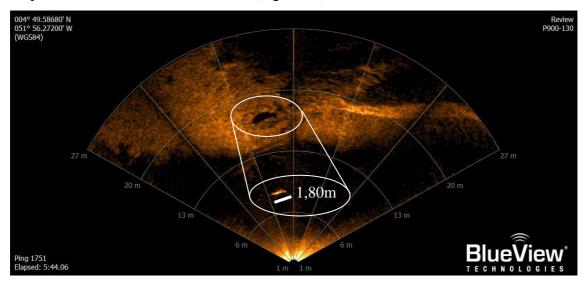


**Figure 19** : Image acoustique de poissons de Guyane obtenue à la caméra acoustique BlueView P900-130

L'identification des poissons n'est pas possible sans la connaissance préalable de la morphologie des poissons, et de leur comportement natatoire, notamment celui des mérous géants.

Le signal acoustique des mérous géants a été identifiée grâce à la prise en compte de (1) l'ombre portée, (2) la longueur du poisson, et (3) le comportement de nage.

- L'ombre portée, reflet de la silhouette du poisson, est formée par absorption de l'onde acoustique par l'animal. L'ombre portée du signal acoustique de forme ovale correspondait à la silhouette d'un mérou (Figure 20).



**Figure 20**: Mérou géant (*Epinephelus itajara*) détecté par une caméra acoustique BlueView P900-130 et son ombre portée

- Pour minimiser les erreurs d'identification, la taille a été considérée comme un paramètre discriminant ainsi que le comportement de nage du poisson. En effet, le mérou géant a une nage très reconnaissable (lente, ondulation de la queue) par rapport aux autres poissons pouvant atteindre des tailles similaires comme le thazard (*Scomberomorus* sp.) ou le tarpon (*Megalops atlanticus*). Les individus inférieurs à 40 cm n'ont pas été pris en compte dans ce travail pour éviter toute erreur d'interprétation du signal avec des espèces benthiques de même taille.

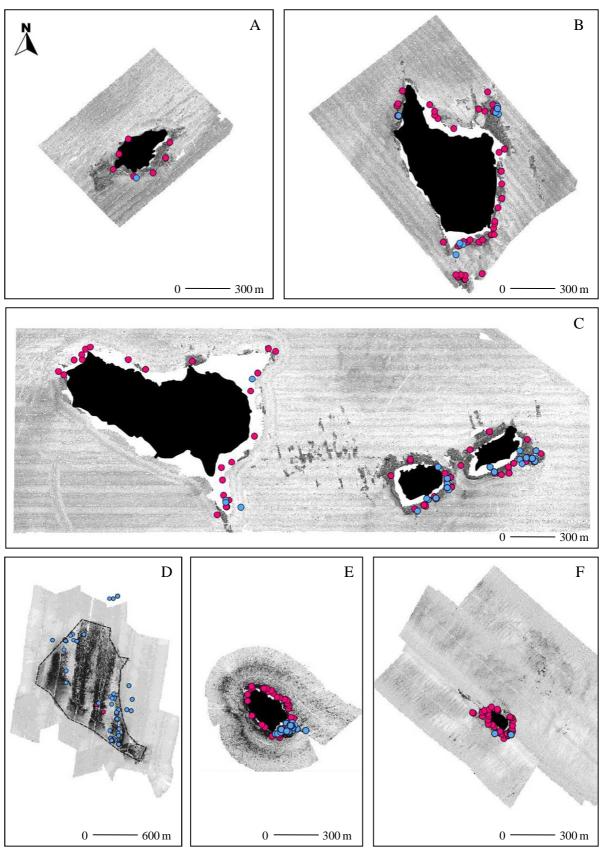
Le couplage de la caméra acoustique et de la pêche a permis de valider l'identification des mérous géants par la caméra acoustique. En effet, cela a permis de relier un signal acoustique à une observation visuelle directe. Ainsi, un poisson, reflétant le signal acoustique présumé d'un mérou (signal acoustique ovale, nage lente) a été pêché et remonté à bord du bateau (Figure 21). Cette vérification a été réalisée à sept reprises



**Figure 21**: Signal acoustique obtenu par une caméra acoustique BlueView P900-130 (à gauche) et observation visuelle associée (à droite) d'un mérou géant (*Epinephelus itajara*)

# 3. 1. 2. Recensement des habitats des mérous géants

Les sites de vie marins du mérou géant ont été recensés et caractérisés par caméra acoustique et par pêche. Les observations à la caméra acoustique s'étendent sur un périmètre plus important que les observations par pêche, beaucoup plus localisées (Figure 22).



**Figure 22**: Répartition des mérous géants (*Epinephelus itajara*) autour des îlets Rémire (A : Malingre, B : Le Père, C : La Mère et Mamelles), aux Battures du Connétable (D) et à la réserve de l'île du Grand Connétable (E : Grand Connétable, F : Petit Connétable). Nuance de gris : nature du fond (clair pour la vase et le sable ; foncé pour la roche). Points bleus : recensement par pêche, points roses : observations avec la caméra acoustique

La présence de mérous géants a été vérifiée sur tous les sites rocheux prospectés de Guyane, îles ou reliefs rocheux sous-marins (Figure 22) qu'ils soient très côtiers (îlets Rémire à 4,5 km des côtes) ou beaucoup plus éloignés (Battures à 22 km des côtes) (Tableau III). Aucun individu n'a été observé sur des fonds vaseux éloignés de roches ni sur les façades orientées sud-ouest des îlets Le Père, La mère et Les Mamelles.

**Tableau III**: Sites de Guyane française où la présence de mérous géants (*Epinephelus itajara*) a été observée de 2010 à 2013

Sites	Description	Distance à la côte (km)
Îles du Salut	3 îles rocheuses	12,5
Îlets Rémire	5 îles rocheuses	4,5
Enfant Perdu	1 île rocheuse	9,5
Battures du Connétable	Rocheux sous marine	22
Réserve du Grand Connétable	2 îles rocheuses	13,5

# 3. 1. 3. Caractéristiques de l'habitat du mérou géant

Les mérous géants vivent autour de gros blocs, éboulis ou tombant rocheux naturels entre 0,5 et 20 m de profondeur (Tableau IV). En fonction de la forme et de l'orientation de l'île, elle présente une façade plus ou moins exposée au courant marin où les roches sont présentes et une façade plus sensible à l'envasement.

**Tableau IV** : Caractéristiques des habitats des mérous géants (*Epinephelus itajara*) recensés en Guyane française

Site	Orientation	Périmètre (km)	Profondeur (m)	Faciès		
Îles du Salut						
Royale	E - O	2,8	1 - 10	gros bloc		
Diable	NE - SO	2,2	3 - 16	éboulis, gros bloc		
Saint Joseph	E - O	2	3 - 16	éboulis, gros bloc		
Îlets Rémire						
Mamelles	NE - SO	2,3	0,5-4,5	éboulis rocheux		
La Mère	E - O	4,4	1,5-5	éboulis, gros bloc		
Le Père	NO - SE	3	1,5-7	gros bloc, tombant		
Malingre	NE - SO	1,1	1 - 5	tombant, gros bloc		
Enfant perdu	-	0,3	-	tombant		
Battures du	N-S	5,1	5 - 20	tombant, gros bloc		
Connétable						
Réserve de l'île du Grand Connétable						
Grand Connétable	NO - SE	0,8	4 - 10	tombant, gros bloc, faille		
Petit Connétable	-	0,3	5 – 9	tombant		

Les paramètres abiotiques mesurés (température et salinité) ne varient pas en fonction des sites d'étude (ANOVA, p > 0.05).

D'avril 2010 à décembre 2012, la température de l'eau est restée constante, quel que soit le mois de l'année ou la hauteur dans la colonne d'eau (du fond jusqu'en surface) avec  $27.9 \pm 0.6$ °C (ANOVA, p > 0.05).

La salinité varie de 20 à 35,8 selon le mois de l'année et la couche d'eau considérée (fond ou surface). La couche du fond et de surface était significativement moins salée à la saison des pluies, d'avril à juillet, que durant la saison sèche, d'août à novembre (ANOVA, p < 0,05) (Tableau V).

**Tableau V**: Salinité moyenne  $\pm$  écart-type de l'eau de mer au fond, mi-profondeur et surface autour des sites de vie des mérous géants (*Epinephelus itajara*) de Guyane française

	Salinité de fond	Salinité à mi-profondeur	Salinité de surface
Saison des pluies	$28,4 \pm 4,1$	$29.9 \pm 4.4$	$26 \pm 5.0$
Saison sèche	$32,2 \pm 1,9$	$32.3 \pm 1.7$	$31.8 \pm 2.1$

La visibilité moyenne sur les sites de pêche était égale à  $46.7 \pm 28.4$  cm. La visibilité ne varie pas significativement entre les mois de l'année (Kruskal-Wallis, p > 0.05) mais est significativement différente selon les sites (Kruskal-Wallis, p < 0.05).

En effet, la visibilité moyenne annuelle aux îlets Rémire est égale à 26 ,2  $\pm$  11,8 cm alors qu'elle est égale à 45,4  $\pm$  25,2 cm à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et à 85,5  $\pm$  82,6 cm aux Battures du Grand Connétable (Figure 23).

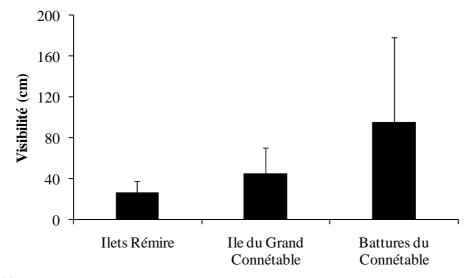


Figure 23 : Visibilité moyenne (cm) et écart-type autour des sites rocheux de Guyane française

# 3. 1. 1. Biodiversité associée aux habitats des mérous géants

Les espèces observées par acoustique ou pêchées sur les sites d'étude où les mérous géants ont été recensés sont listées Tableau VI.

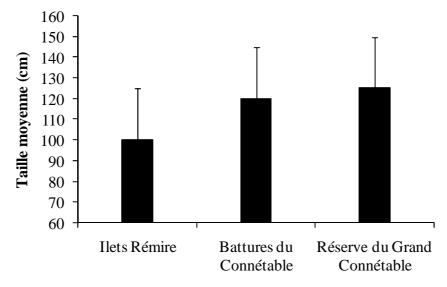
**Tableau VI**: Biodiversité associée sur les sites de vie du mérou géant (*Epinephelus itajara*) en Guyane française (noms vernaculaires et scientifiques des espèces présentes autour des îles)

Espèces	Îlets Rémire	Battures du Connétable	Réserve du Grand Connétable
Requin pointes noires (Carcharhinus limbatus)		X	
Requin marteau (Sphyrna tudes)		X	
Requin marteau tiburo (Sphyrna tiburo)		X	
Grand requin marteau (sphyrna mokarran)		X	
Requin nourrice (Ginglymostoma cirratum)	X	X	X
Raie long nez (Dasyatis guttata)	X	X	
Raie mourine américaine (Rhinoptera bonasus)	X		
Raie chupare ( <i>Himantura schmardae</i> )	X		
Raie léopard (Aetobatus narinari)		X	
Raie manta (Manta birostris)		X	
Murène verte (Gymnothorax funebris)	X	X	X
Murène ocellée (Gymnothorax ocellatus)		X	
Serpenton (Ophichtus cylinfroideus)	X		
Carpe rouge ( <i>Lutjanus cyanopterus</i> )		X	X
Thazard (Scromberomorus brasiliensis)	X	X	X
Thazard barré (Scromberomorus cavalla)		X	
Palika (Megalops atlanticus)		X	X
Acoupa rouge (Cynoscion acoupa)	X	X	
Acoupa aiguille (Cynoscion virescens)	X		
Acoupa chasseur (Macrodon ancylodon)	X		
Acoupa canal (Cynoscion microlepidotus)	X		
Carangue (Caranx hippos)	X	X	
Permit (Trachinotus falcatus)		X	
Poisson assiette (Selene vomer)	X	X	
Poisson papillon (Chaetodon ocellatus)		X	
Portugaise (Chaetodipterus faber)	X		
Poisson pilote ( <i>Echeneis naucrates</i> )		X	
Croupia (Anisotremus surinamensis)	X	X	
Lippu rondeau (Anisotremus virginicus)		X	
Croupia roche (Genyatremus luteus)	X	X	
Gorette chercher (Haemulon steindachneri)		X	
Rouget (Lutjanus jocu)	X	X	
Barbure (Polydactylus oligodon)	X		
Loubine jaune (Centropomus ensiferus)	X		
Loubine rivière (Centropomus parallelus)	X		
Courbine (Micropogonias furnieri)	X		
Bécune (Sphyraena guachando)	X	X	
Poisson savon (Rypticus saponaceus)		X	
Coulibarou (Kyphosus incisor)		X	
Coné ouatalibi (Cephalopholis fulva)		X	
Cagna rayée (Conodon nobilis)		X	
Poisson chirurgien ( <i>Acanthurus chirurgus</i> )		X	
Gros ventre à bandes (Colomesus psittacus)	X		

Coco (Bagre bagre)	X	X	
Grondé (Natarius grandicassis)	X		X
Machoiran blanc ( <i>Hexanematichthys proops</i> )	X		
Tit'gueule (Aspitor quadriscutis)	X		
Coco soda (Pseudauchenipterus nodosus)	X		
Poisson crapeau (Batrachoides surinamensis)	X	X	
Gorgone (Leptogorgia punicea)		X	X
Gorgone (Pacifigorgia elegans)		X	
Balanes	X	X	X
Algues vertes (Chaetomorpha sp.)	X		X
Éponges indéterminées		X	
Ascidies indéterminées		X	

# 3. 1. 2. Distribution spatiale des tailles des mérous géants

La taille moyenne des mérous géants capturés est égale à  $120,3 \pm 26,2$  cm. Les individus capturés aux îlets Rémire sont significativement plus petits ( $105,5 \pm 24,6$  cm) que ceux des Battures du Connétable et de la réserve de l'île du Grand Connétable avec respectivement  $120 \pm 24,8$  cm et  $125,2 \pm 24,7$  cm (Figure 24).



**Figure 24** : Longueur moyenne des mérous géants (*Epinephelus itajara*) capturés sur différents sites rocheux de Guyane française de 2010 à 2013

Les mérous géants échantillonnés aux Îles du Salut mesuraient en moyenne  $136,3 \pm 29,9$  cm et n'étaient pas de longueurs significativement différentes de ceux peuplant la réserve de l'île du Grand Connétable et les Battures du Connétable (Mann-Withney, p > 0,05).

#### 3. 2. DISCUSSION

#### 3. 2. 1. Détectabilité des mérous géants à la caméra acoustique

C'est la première fois qu'une caméra acoustique a été déployée en Guyane française. Toutes les zones rocheuses côtières de Guyane entre Cayenne et l'embouchure de l'Oyapock ont été prospectées et filmées avec la caméra acoustique BlueView P900-130 (soit environ 12 km de côtes). Cette caméra acoustique a permis de détecter la présence de plusieurs espèces marines malgré l'absence totale de visibilité dans l'eau. C'est la première méthode qui permet de s'affranchir des limites imposées par la turbidité. Les espèces avec une forme caractéristique ont pu être aisément identifiées sur le terrain (raie, tortue, requin). La caméra acoustique peut permettre une identification plus précise de ces familles si les espèces diffèrent par leur morphologie (exemple la raie long nez et la raie manta) mais l'identification à l'échelle spécifique, pour la totalité des espèces marines, reste probablement utopique avec la BlueView P900-130. Cependant, la possibilité de mesurer les individus observés pourrait augmenter les connaissances sur la répartition spatiale des juvéniles et des adultes des espèces caractéristiques, comme les tortues marines, autour des îles rocheuses de Guyane. Des dauphins ont été aperçus pendant les travaux, mais n'ont pas été identifiés avec certitude sur les images acoustiques pendant le visionnage des vidéos au laboratoire. Leurs tailles et leurs silhouettes devraient être reconnaissables à la caméra acoustique, mais il est probable qu'ils détectent les ondes acoustiques et les évitent. Aucune étude concernant les mammifères marins n'a d'ailleurs été trouvée dans la littérature indiquant l'utilisation de caméras acoustiques.

Les poissons, de par leurs petites tailles ou leurs silhouettes allongées similaires (croupia, anchois, grondin etc...) ne peuvent être différenciés avec la BlueView P900-130. Seule une caractéristique morphologique, une taille ou un comportement particulier permettrait de les distinguer. En effet, beaucoup d'études utilisant une caméra acoustique ont pour objectif d'étudier l'abondance globale de poissons (Maxwell et Gove, 2007; Boswell et al., 2008; Becker et al., 2011; Kang, 2011) ou alors s'intéressent à une espèce morphologiquement différenciable des autres espèces présentes dans l'environnement (Pavlov et al., 2009; Pipal et al., 2010). Toutefois, il serait intéressant de réaliser les mêmes prospections avec une caméra acoustique de plus haute fréquence (> 900 kHz) pour vérifier si la silhouette des poissons serait plus nette. En effet, les études qui ont permis l'identification au niveau spécifique ont été menées

avec une caméra acoustique de marque DIDSON qui peut atteindre une fréquence de 1,8 MHz (Moursund *et al.*, 2003 ; Langkau *et al.*, 2012), soit le double de la fréquence de la BlueView P900-130.

De par sa grande taille, le mérou géant est une espèce détectable à la caméra acoustique. Cependant, une validation est nécessaire mais ne peut être réalisée par une vidéo classique. Le signal acoustique transmis par un mérou a donc été validé par la combinaison de trois paramètres (1) l'ombre portée, (2) l'identification par pêche et (3) le comportement des poissons visualisés. L'association de l'ombre portée et du comportement de nage ont été les deux critères majeurs utilisés pour comptabiliser les mérous géants. Une vidéo est donc indispensable plutôt qu'une simple image acoustique. Morphologiquement, la carpe rouge (*Lutjanus cyanopterus*) est une espèce très semblable au mérou géant et occupe les mêmes habitats, ils sont donc difficilement différenciables à la BlueView. Cependant, la carpe rouge a un comportement plus agité que le mérou géant et sa nage est plus rapide. De plus, cette espèce n'est pas présente aux îlets Rémire et son abondance est faible à la réserve de l'île du Grand Connétable. Il se peut que des erreurs d'identification aient été commises dans cette étude, mais cela ne biaiserait pas les résultats. Le visionnage des vidéos par un spécialiste des espèces marines de Guyane est donc essentiel pour minimiser les erreurs d'identification.

#### 3. 2. 1. A-t-on identifié tous les sites de vie des mérous géants en Guyane ?

Les sites rocheux explorés par pêche entre l'estuaire du Mahury et l'Oyapock ont tous été identifiés comme site de vie des mérous géants. Ainsi, le Malingre, l'îlet Le Père, l'îlet La Mère, les Mamelles, l'île du Grand Connétable, le Petit Connétable et les Battures du Connétable abritent des mérous géants. A l'heure actuelle, aucun autre site rocheux n'est répertorié dans ce secteur (Marchetti *et al.*, 2012) et l'échantillonnage réalisé lors de cette étude est considéré comme exhaustif à partir de 4,5 km des côtes. Les îlets Dupont, ainsi que les multiples roches immergées plus proche de Cayenne et Rémire-Montjoly n'ont pas été échantillonnées, ce qui n'exclut pas la présence de l'espèce puisque la présence d'adultes a été décrite par Heemstra et Randall (1993) dans les baies et dans les ports. D'ailleurs, certains pêcheurs récréatifs de bord de mer ont capturé des individus autour des roches en bordure de plage, mais les localisations exactes des captures ne sont pas connues.

Des mérous géants ont également été recensés par des pêcheurs récréatifs ou professionnels dans les fleuves, notamment dans la rivière de Montsinéry (Figure 25).



**Figure 25** : Localisation des captures de mérous géants (*Epinephelus itajara*) recensées dans les rivières de Cayenne et de Montsinéry (Guyane française) à la saison sèche

Il y a beaucoup de structures immergées dans cette partie du fleuve (épaves de bateau, piliers du pont, mangrove) qui pourraient représenter des habitats propices pour les mérous géants. En effet, la capture d'individus de longueur supérieure à 1 m de longueur au niveau du pont du Larivot, n'est pas rare, même si cela est généralement reporté à la saison sèche où l'influence haline de la mer se fait ressentir à plus de 20 km en amont de l'embouchure (Habert, 2012). La capture de jeune juvénile (≈ 40cm) a été signalée à 18km en amont de l'embouchure dans la rivière de Montsinéry. Il se pourrait donc que les mangroves de bords de fleuve jouent le rôle de nurserie pour les mérous géants. Les remontées d'eau salée se font sur une distance plus grande pour les rivières de Montsinéry, de l'Approuague et de l'Oyapock. L'installation de larves de mérous géants dans ces trois fleuves est donc probable et serait à vérifier et quantifier.

Plus à l'est de Cayenne, les structures rocheuses n'ont pas été toutes échantillonnées. L'Enfant Perdu et les îles du Salut (îles Saint Joseph et Diable) abritent des mérous géants, mais ne sont certainement pas les seuls sites de vie de l'espèce de l'est Guyanais. Les Battures du Malmanoury et le fond rocheux de Lamotte Picquet (au nord des îles du Salut) seraient des sites de vie potentiels de l'espèce également.

A l'échelle d'un site, les mérous géants ont majoritairement été pêchés sur les façades est et sud-est des îles. Aucun mérou n'a été capturé le long des façades ouest et nord-ouest, à l'abri du courant. Les courants marins dominants sont orientés vers le nord-ouest à cause du courant des Guyane (Johns *et al.*, 1990 ; Stramma et Schott, 1999

; Mémery *et al.*, 2000). Les côtes est des îles sont dites battues, alors que les côtes ouest sont protégées, la houle y est moins forte et la mer plus calme. La présence de fonds vaseux du côté ouest des îles pourrait être à l'origine de l'absence de capture à ces endroits. Cependant, ceci pourrait également être expliqué par la technique de pêche, le placement sur la façade ouest n'étant pas optimal lorsque le courant amène les appâts vers les fonds vaseux. Une technique de pêche alternative (méthode des « trappes » : même méthode que celle du ballon, mais le pare-battage est déposé près de la roche sans être relié au bateau) doit être employée pour confirmer l'absence des mérous dans les zones abritées des îles.

#### 3. 2. 2. Facteurs influençant la répartition des mérous géants

La caméra acoustique a été un bon complément à l'échantillonnage par pêche et a permis d'identifier d'autres sites de vie de l'espèce. La présence de mérou géant a été confirmée le long de toutes les façades rocheuses des îles, du côté battu ou abrité de celles-ci, contrairement à la méthode par pêche. La présence de l'espèce tout au long de l'année sur les sites rocheux indique que les mérous géants supportent des changements de salinité entre 20 et 35,8, ce qui confirme les observations de Graham *et al.* (2009) et Heemstra et Randall (1993) et expliquerait sa présence dans les fleuves Guyanais. Bien que le mérou géant soit principalement signalé dans les eaux claires des Caraïbes ou de Floride (Sadovy et Eklund, 1999; Koenig et Coleman, 2009), la turbidité ne semble pas être un frein à leur installation en Guyane où la visibilité peut être réduite à moins de 30 cm toute l'année.

La présence de l'espèce est fortement liée à la présence de structures rocheuses. D'ailleurs, Nagelkerken (1981) et Roberts et Ormond (1987) ont montré que la structure de l'habitat influait significativement sur la distribution spatiale des poissons récifaux. Parmi les campagnes scientifiques de chalutage, sur des fonds sableux et vaseux, menées entre 1975 et 2009 couvrant plus de 8000 km² du plateau continental de Guyane, seul un mérou géant a été capturé (données Ifremer). Ce résultat souligne bien l'absence des mérous sur les zones sédimentaires.

Les mérous géants des îlets Rémire sont de tailles inférieures aux mérous géants échantillonnés à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et aux Battures du Connétable. Outre le taux d'exploitation qui diffère entre ces sites, la profondeur maximale des sites et leur éloignement par rapport à la côte sont les autres facteurs discriminants. Chez d'autres espèces de mérous, la répartition des individus est similaire

à celle des petits individus observés près des côtes et les plus grands, au large (Moe, 1969; Thompson et Munro, 1978; Ross et Moser, 1995; Sluka et Reichenbach, 1996). De même, à Tulear (Madagascar), les jeunes mérous sont trouvés sur des sites à bas relief à la côte alors que les adultes sont principalement autour de reliefs plus pentus au large (Vivien, 1973). Les profondeurs trouvées autour des îlets Rémire sont rarement supérieures à 5 m, excepté à l'îlet Le Père où la profondeur atteint 7 mètres. Les autres sites sont plus profonds, avec une profondeur maximale de 20 m aux Battures du Connétable. L'influence de la profondeur des sites sur la répartition spatiale des mérous a également été mise en évidence pour le Red Hind Epinephelus guttatus par Sadovy et al. (1994). Les juvéniles de mérous géants fréquentent les eaux peu profondes des mangroves (Frias-Torres et al., 2007), puis au-delà d'une certaine taille, ils quittent cet habitat devenu trop restreint pour leur gabarit et leur besoin nutritionnel. Les îlets Rémire présentent des éboulis rocheux parfaitement adaptés pour le développement de mérous géants de petites tailles, par contre, la faible profondeur autour de ces îles, pourrait être un facteur limitant pour accueillir les grands individus, qui préfèrent des eaux plus profondes.

#### 4. TERRITORIALITÉ DES MÉROUS GÉANTS

#### 4. 1. RÉSULTATS

Un total de 87 recaptures (15,8% des mérous marqués) ont été géo-référencées entre 2008 et 2013. Un individu a été recapturé jusqu'à trois fois, 13 ont été recapturés deux fois et 59 ont été recapturés une seule fois.

Certaines informations sur la pêche de quelques individus sont manquantes (site, date, ou position GPS de la capture). Ainsi, 85 recaptures peuvent être analysées pour les déplacements inter-sites mais seulement 53 sont exploitables pour calculer des distances de déplacements.

#### 4. 1. 1. Distance entre deux captures

Un changement de site a été constaté seulement pour 2 individus, soit 3 % des recaptures. Ces deux individus de 160 cm et 100 cm avaient été capturés à l'île du Grand Connétable et ont été recapturés aux Îles du Salut (Tableau VII). Ces deux recaptures ont été faites par deux pêcheurs récréatifs de Kourou.

**Tableau VII**: Nombre de recaptures et de déplacement inter-sites recensés pour les mérous géants (*Epinephelus itajara*) de Guyane française entre 2008 et 2013

Sites de marquage	Recapture	Déplacement	Nouveau site	Distance (km)
Mamelles	14	0	-	-
La Mère	0	-	-	-
Le Père	1	0	-	-
Malingre	0	-	-	-
Île du Grand Connétable	44	2	Îles du Salut	88
Battures	26	0	-	-
Îles du Salut	0	-	-	-

La moyenne des distances entre deux captures est de  $157 \pm 357$  m. Sur 54 individus recapturés, 59% (32 individus) étaient à moins de 50 m de leur site de capture initial, 20% (11 individus) étaient distants de moins de 100 m, 15% (8 individus) s'étaient déplacés de 100 à 1000 m et 6% (3 individus) s'étaient déplacées de plus de 1000 m.

La distance parcourue par un individu entre deux captures n'est pas corrélée au temps qui les sépare ( $R^2=0,1$ ). En revanche, les distances moyennes parcourues par un mérou résidant aux Battures du Connétable par rapport à un individu résidant à la réserve de l'île du Grand Connétable diffèrent (Kruskal-Wallis, p<0,05). Au Grand Connétable, les individus étaient recapturés à une distance moyenne de  $34\pm22$  m de la précédente capture. Aux Battures du Connétable cette distance était de  $401\pm549$  m.

#### 4. 1. 2. Temps entre deux captures

Le temps entre deux captures varie de 1h jusqu'à 766 jours. Le temps moyen entre deux recaptures est de  $136,5 \pm 174,7$  jours soit 4,5 mois (Tableau VIII). Lorsque les individus ont été capturés plusieurs fois, seul le temps entre la première et la dernière capture a été pris en compte. Les temps séparant les recaptures ne sont pas significativement différentes entre les sites d'étude (ANOVA, p > 0,05) et ne varient pas en fonction du mois de capture (Kruskal-Wallis, p > 0,05).

**Tableau VIII**: Temps moyen (± écart-type), minimum et maximum entre les captures et les recaptures de mérous géants (*Epinephelus itajara*) de Guyane française

	Recapture 1	Recapture 2	Recapture 3	Total
Nombre d'individus	73	14	1	73
Temps moyen (jours)	$111,3 \pm 140,2$	$125,5 \pm 151,7$	86	$136,5 \pm 174,7$
<b>Temps minimum</b> (jours)	0	7	-	0
Temps maximum (jours)	629	390	-	766

La majorité des recaptures (62%) se sont faites dans les trois mois qui ont suivi la première capture, 30% des individus ont été recapturés dans l'année qui a suivi et seulement 8% ont été observés plus d'un an après. Deux individus ont été recapturés deux ans (25 mois maximum) après leur première capture, mais aucun au-delà de ce temps.

La taille moyenne des mérous géants qui ont été recapturés était égale à  $108,5 \pm 27,1$  cm, soit 16 cm en dessous de la taille moyenne globale des individus capturés. Les individus recapturés sur le même site, plus d'un an après mesuraient en moyenne  $98 \pm 45,9$  cm (de 55 à 162 cm).

Les individus de taille < 120 cm ont été recapturés en moyenne  $155 \pm 184$  jours après leur première capture. Les 27 individus > 120 cm qui ont été recapturés, à l'exception de deux individus qui sont restés 465 et 629 jours, ont été recapturés en moyenne après  $70 \pm 89,5$  jours. Aucun individu mesurant > 120 cm n'a été recapturé plus d'une fois, et le temps séparant deux captures est deux fois moins élevé que les individus de taille < 120 cm. Le délai entre deux captures n'est cependant pas corrélé à la taille des mérous ( $R^2 = 0,09$ ).

#### 4. 2. DISCUSSION

#### 4. 2. 1. Les biais du marquage

Pour étudier les déplacements des mérous géants dans leur territoire, ceux-ci ont été marqués avec des tags spaghetti en plastique. Cinq cent cinquante individus ont été marqués et 73, soit environ 13%, ont été recapturés dont certains à plusieurs reprises. Parallèlement au marquage, le prélèvement de rayons épineux (expliqué au Chapitre 3 § 2. 6) a engendré une cicatrice, correspondant à un second marquage des individus. Ainsi 229 individus ont été doublement marqués, ce qui a permis d'étudier le taux de perte des tags. Parmi les 73 individus recapturés, 12 avaient été doublement marqués (5% des mérous géants avec une double marque) et aucun n'avait perdu son tag. Le tag spaghetti a été inséré en position postérieure (Figure 14, § 2. 5), où le corps du poisson est moins volumineux. Cadigan et Brattey (2003) ont conclu que la marque en position postérieure sur des morues avait un taux de perte moindre qu'une marque insérée à l'avant de l'animal où le corps est plus épais. Cette position du tag (proche des nageoires dorsales et sur la partie postérieure) diminuerait les contacts avec les roches que le poisson peut

frôler et ainsi le taux de perte du tag. Cependant, l'impact de l'émersion des poissons pendant les prélèvements ou leur marquage n'est pas connu et le taux de survie des poissons relâchés non plus.

Quatre-vingt deux retours de tag sur 87, soit 94%, ont été observés par l'équipe de marquage (pêcheurs récréatifs et scientifiques). Seulement 6% des recaptures ont été réalisées par des pêcheurs professionnels ou récréatifs extérieurs à l'étude. Le taux de participation des pêcheurs professionnels était donc très bas malgré les récompenses mises en place pour acquérir des informations standards (site de pêche, date de la capture, taille du poisson). Il est probable que les récompenses de 30 euros et le nombre de poissons marqués n'était pas suffisant pour représenter une plus-value financière significative pour le pêcheur. Le manque de participation des pêcheurs professionnels à l'étude de marquage est un biais significatif dans l'emploi de cette méthode pour acquérir des informations sur l'écologie des mérous géants. Il est difficile de déterminer si le taux de recapture total est de 13% ou si ce chiffre est sous-estimé. Des débarquements de mérous géants marqués ont été constatés au Marché d'Intérêt Régional (MIR, site de vente de poisson au public), sans que le vendeur accepte de nous restituer la marque. Les gens de la profession ont peur d'apporter des informations menant potentiellement à une réglementation de pêche qui leur serait défavorable.

#### 4. 2. 2. Utilisation du territoire

Un individu a été capturé deux fois dans la même journée, ce qui met en évidence une activité de recherche alimentaire après les manipulations effectuées sur le bateau (marquage, prise d'échantillon) qui ne semblent pas avoir affecté l'individu.

Les mérous géants sont décrits comme sédentaires (Sadovy et Eklund, 1999) occupant un site de vie de taille limitée (Eklund et Schull, 2001; Koenig *et al.*, 2007) avec très peu de mouvement entre les sites (Heemstra et Randall, 1993). Smith (1976) a également décrit le suivi d'un individu au même endroit pendant plus d'un an. Les recaptures faites en Guyane confirment le comportement territorial des mérous géants puisque 98% des recaptures ont été faites sur le site de leur première capture et que les individus sont retrouvés jusqu'à 766 jours (25 mois) plus tard sur le même site. Les distances moyennes parcourues par un individu entre deux captures varient d'un site à l'autre, à cause de l'étendue du site lui-même et non à cause d'un changement de comportement des individus.

La majorité des mérous géants de taille > 120 cm a été recapturée dans les deux mois suivant leur première capture, mais sont rarement observés après à l'exception de 2 individus. De manière générale, aucune recapture n'a été faite au-delà de deux ans. Cela signifie que les poissons ne se sont jamais fait reprendre, ou que passé deux ans soit les mérous géants migrent, soit ils meurent par mort naturelle ou par pêche.

#### 4. 2. 3. Déplacements inter-sites

Deux mérous géants marqués à l'île du Grand Connétable ont été repêchés aux Îles du Salut, 88 km plus à l'ouest. Ce sont les deux seules recaptures signalées par des pêcheurs n'étant pas impliqués dans le « projet mérou ». La fiabilité de ces informations peut être discutée étant donné que le site de marquage initial était la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et qu'aucun autre déplacement n'a été constaté. Cependant, le retour d'information des pêcheurs récréatifs étant basé sur le volontariat, aucune raison valable n'apparait pour soupçonner une éventuelle falsification des données. Une hypothèse pouvant expliquer ces déplacements est le repeuplement des sites guyanais à partir de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable. En effet, ce site est une réserve marine où la pêche est interdite. Un des effets attendus d'une réserve marine est l'augmentation de l'abondance des poissons à l'intérieur de la réserve, et le repeuplement de zones adjacentes (Kramer et Chapman, 1999 ; Halpern, 2003). Il est alors envisageable que ces deux individus étaient à la recherche d'un nouveau site de vie. Cependant, comme ce sont les deux seuls déplacements observés durant les quatre ans d'étude, cette hypothèse reste à prouver.

Deux types de déplacements sont décrits chez les mérous géants ; le premier est la migration des juvéniles quittant les mangroves vers les sites rocheux plus au large (Smith, 1976 ; Sadovy et Eklund, 1999 ; Koenig *et al.*, 2007) et le second concerne la migration pour la reproduction (Pina-Amargós et González-Sansón, 2009 ; Ellis, 2013). Étant donné que le site de marquage est un site de vie de mérous géants allant jusqu'à 189 cm, une migration des juvéniles est peu probable et suggère une migration pour la reproduction (si l'animal n'a pas été pêché ou s'il n'est pas mort naturellement). Lors de la recapture de l'un des individus, un intervalle de 18 jours (entre fin juillet et début août) séparait les captures. Si ce déplacement était pour se rendre vers son site de reproduction, il se pourrait que la migration ait lieu à cette période de l'année. Le mouvement s'est effectué vers les Îles du Salut, où la pêche professionnelle au mérou géant est la plus intense en Guyane (Chapitre 3 § 3. 1. 2). Cependant, aucun individu

pêché n'a jamais été observé avec des « œufs » (pêcheurs professionnels, com pers). Si le déplacement mis en évidence est celui d'une migration pour la reproduction, il est supposé que les îles du Salut ne sont qu'une étape sur la route migratoire des mérous géants.

### 5. ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU MÉROU GÉANT

#### 5. 1. RÉSULTATS

5. 1. 1. Régime alimentaire des mérous géants par l'analyse des contenus stomacaux

La majorité des contenus stomacaux échantillonnés proviennent de poissons pêchés à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable avec 133 échantillons. Seulement 16 estomacs ont été échantillonnés aux Îlets Rémire et 5 aux Battures du Connétable. Le pourcentage d'estomacs vides était de 44% ce qui réduit à 87 le nombre d'estomacs pleins. Parmi ces estomacs pleins, 66% contenaient une seule proie, 20% deux proies et 14% plus de deux proies.

Principaux groupes de proies ingérées

Les 150 proies collectées dans les estomacs appartenaient à 49 espèces pouvant être divisées en deux groupes principaux, les Téléostéens (30 espèces) et les Crustacés (17 espèces). Seulement trois Gastéropodes et Cnidaires ont été trouvés (Tableau IX).

Les Téléostéens et les Crustacés représentaient respectivement 36% et 62% du nombre de proies, mais la biomasse des Téléostéens étant supérieure à celle des Crustacés, ils peuvent être considérés comme l'alimentation principale des mérous géants (IRI = 59%) suivi des Crustacés (IRI = 41%).

**Tableau IX**: Pourcentage du nombre (%N), du poids (%W), fréquence d'occurrence (F) et pourcentage de l'indice d'importance relative (%IRI) des proies observées dans les estomacs de mérous géants (*Epinephelus itajara*) collectés en Guyane française entre avril 2010 et décembre 2012

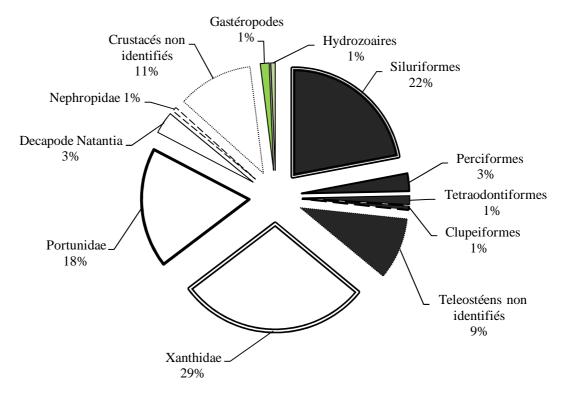
Items alimentaire	% N	% W	F	% IRI
Osteichtyens	36,00	74,46	62,07	58,70
Clupéiformes	0,67	0,05	1,15	0,01
Engraulidae	0,67	0,05	1,15	0,02
Indéterminé	0,67	0,05	1,15	0,05
Perciformes	2,67	7,78	4,60	0,65
Haemulidae	0,67	4,98	1,15	0,18
Anisotremus surinamensis	0,67	4,98	1,15	0,41
Mugilidae	1,33	1,58	2,30	0,18
Mugil incilis	1,33	1,58	2,30	0,42
Sciaenidae	0,67	1,22	1,15	0,06
Cynoscion sp.	0,67	1,22	1,15	0,14
Siluriformes	22,00	50,76	37,93	37,43
Ariidae	14,00	49,02	24,14	41,65
Cathorops rugispinis	1,33	3,62	2,30	0,72
Aspitor quadriscutis	6,00	20,95	10,34	17,53
Hexanematichthys couma	2,67	21,70	4,60	7,04
Hexanematichthys herzbergii	0,67	1,67	1,15	0,17
Hexanematichtys sp.	3,33	1,10	5,75	1,60
Auchenipteridae	3,33	0,36	5,75	0,58
Pseudauchenipterus nodosus	3,33	0,36	5,75	1,33
Indéterminé	4,67	1,38	8,05	1,33
S1	0,67	0,47	1,15	0,08
S2	0,67	0,15	1,15	0,06
<b>S</b> 3	0,67	0,05	1,15	0,05
S4	1,33	0,45	2,30	0,26
S6	0,67	0,20	1,15	0,06
S7	0,67	0,06	1,15	0,05
Tetraodontiformes	1,33	7,23	2,30	0,27
Tetraodontidae	1,33	7,23	2,30	0,54
Colomesus psittacus	1,33	7,23	2,30	1,24
Ostéichtyens indéterminés	9,33	8,65	16,09	3,92
I1	1,33	4,08	2,30	0,78
I2	0,67	0,02	1,15	0,05
I3	0,67	2,23	1,15	0,21
I4	0,67	1,50	1,15	0,16
I5	0,67	0,14	1,15	0,06
I6	0,67	0,37	1,15	0,07
I7	0,67	0,02	1,15	0,05
18	0,67	0,02	1,15	0,05
<b>I</b> 9	0,67	0,18	1,15	0,06

110	0.67	0.01	1 15	0.05
I10	0,67	0,01	1,15	0,05
I11	0,67	0,01	1,15	0,05
I12	0,67	0,04	1,15	0,05
II3	0,67	0,01	1,15	0,05
Crustacés Décapodes Natantia	<b>62,00</b> 3,33	<b>25,37</b> 0,34	<b>55,17</b> 5,75	<b>41,27</b> 0,29
Aristeidae	0,67	0,34	1,15	0,29
Indéterminé	0,67	0,14	1,15	0,05
Penaeidae	2,67	0,14	4,60	0,36
Penaeus	0,67	0,20	1,15	0,36
Indéterminé	2,00	0,03		0,03
	58,67		3,45	57,39
Reptantia Carcinidae		25,03	50,57	0,03
Carcinus sp.	0,67 0,67	0,18	1,15 1,15	0,03
Portunidae	18,00	0,18 12,16	20,69	17,09
Callinectes bocourti	0,67	2,56	1,15	0,23
				0,23
Callinectes sp. Cronius ruber	0,67	0,24	1,15	
	14,00	5,47	17,24	21,09
<i>Cronius</i> sp. Indéterminé	0,67	3,70	1,15	0,32
	2,00	0,19	2,30	0,32
Xanthidae	28,67	12,22	31,03	34,74
Sp1	17,33	4,87	21,84	30,46
Sp2	4,67	2,24	8,05	3,49
Sp3	3,33	2,25	5,75	2,02
Sp4	0,67	0,28	1,15	0,07
Sp5	2,00	2,50	3,45	0,98
Indéterminé	0,67	0,07	1,15	0,05
Nephropidae	0,67	0,28	1,15	0,03
Enephrops sp.	0,67	0,28	1,15	0,07
Indéterminé	10,67	0,18	10,34	7,05
Gastéropodes	1,33	0,14	2,30	0,03
Archaeogastropoda Turbinidae	1,33	0,14	2,30	0,09
Turbo canaliculatus	1,33	0,14	2,30	0,21
Cnidaires	0,67	0,04	1,15	0,01
Hydrozoa	0,67	0,04	1,15	0,02
Indéterminé	0,67	0,04	1,15	0,05

Parmi les Téléostéens, les mérous géants ingèrent des Siluriformes (82,5%), des Perciformes (10%), des Tetraodontiformes (5%) et des Clupéiformes (2,5%) (Figure 26).

Parmi les Crustacés, les Décapodes Reptantia (crabes) représentent le taxon principal avec 93% des Crustacés ingérés suivi des décapodes Natantia (crevettes) avec

7%. Les crabes observés dans les estomacs proviennent majoritairement de deux familles : Xanthidae (IRI = 34,7%) et Portunidae (IRI = 17%).



**Figure 26**: Pourcentage de chaque type de proie trouvé dans les contenus stomacaux (N=87) de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française de 2010 à 2012. Les proies sont des poissons (gris), des Crustacés (blanc) et des gastéropodes et cnidaires (vert)

Au niveau spécifique, les proies principales sont les Xanthidae (sp1) (IRI = 30%) et les Portunidae (*Cronius ruber*) (IRI = 21%). Le poisson chat Arridae, *Aspitor quadriscutis* (IRI = 17%) est la troisième proie majoritaire ingérée par les mérous géants. Un autre Arridé *Hexanematichthys couma*, (%IRI = 7) peut être considéré comme proie secondaire. Toutes les autres proies sont considérées comme des proies occasionnelles (Tableau IX).

#### Niche trophique et comportement alimentaire

L'indice de Levins qui détermine l'étendue de la niche trophique est égal à 13,6.

Le statut de l'estomac (plein ou vide) n'était pas lié aux heures de la journée (corrélation de rangs de Kendall, N=154, p>0,05) ni au degré de digestion ( $R^2=10^{-5}$ ). Il n'y avait pas de corrélation significative entre la hauteur de la marée au moment de la capture et le statut de l'estomac (corrélation de rangs de Kendall, N=154, p>0,05), ni avec le degré de digestion des proies (corrélation de rangs de Kendall, N=134, p>0,05).

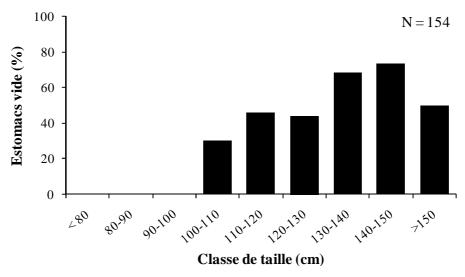
#### Facteurs influençant l'écologie trophique du mérou géant

Les variables abiotiques (sites, mois, saison, année, profondeur, condition de mer, climat) introduit dans l'ACR expliquent seulement 12% de la variance de l'alimentation des mérous géants. Le facteur principal expliquant la variance observée est la taille des mérous géants (37%).

## 5. 1. 2. Changement ontogénétique de l'alimentation des mérous géants révélés par les contenus stomacaux

#### Proportion des estomacs vides

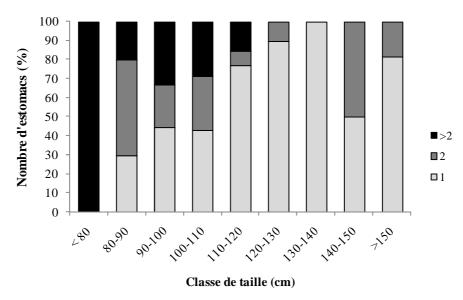
L'indice de vacuité augmente significativement avec la longueur des poissons (test du  $\chi^2$ , N=9, p<0,05). Les petits individus avaient une proportion d'estomacs vides significativement inférieure à celles des grands individus (Figure 27).



**Figure 27**: Pourcentage d'estomacs vides parmi les classes de taille de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

#### Nombre de proies

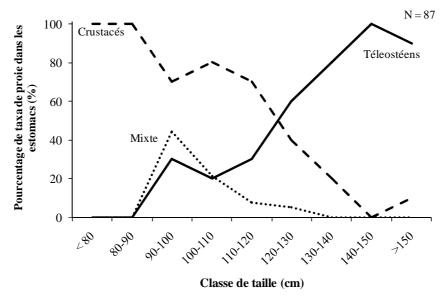
Le nombre moyen de proies dans les estomacs des mérous géants décroit avec la taille (corrélation de rangs de Kendall, N=86, p<0.05) (Figure 28). Les individus de taille <120 cm avaient généralement plus de deux proies et les individus de taille >120 cm avaient rarement plus d'une proie dans leur estomac.



**Figure 28**: Fréquence de proies par estomac (N = 87) parmi les classes de taille de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

#### Groupes principaux de proies

L'alimentation bascule de 'Crustacés dominants' à 'poisson-dominants' au sein des classes de tailles examinées (Test du  $\chi^2$ , N=9, p<0,05). La proportion de Crustacés décroît selon les classes de taille (corrélation de rangs de Kendall, N=9, p<0,05) alors que la proportion de Téléostéens augmente (corrélation de rangs de Kendall, N=9, p<0,05). Les mérous géants intègrent les Téléostéens à leur alimentation à partir de 90 cm pour devenir totalement piscivores vers 140 cm (Figure 29). Seulement deux Crustacés ont été trouvés dans les 21 estomacs des individus de taille > 140 cm.



**Figure 29**: Pourcentage de Crustacés, de Téléostéens, et régime mixte (présence de Crustacés et de poissons) dans les contenus stomacaux des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

Les plus forts indices de similarité des proies trouvées dans les estomacs ont été observés au sein des petites classes de taille (Tableau X). Les petits mérous géants semblent sélectionner les mêmes proies, principalement le Portunidé *Cronius ruber* et les crabes Xanthidés.

**Tableau X**: Indice de similarité de Morisita comparant l'alimentation des mérous géants ( $Epinephelus\ itajara$ ) de différentes classes de taille (cm) en Guyane française. Les similarités significatives (indice > 0.6) sont en gras

Indice de Morisita groupe \ espèces	< 80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130-140	140-150	> 150
< 80	_	0,06	0,00	0,12	0,27	0,09	0,00	0,00	0,16
80-90	0,94	_	0,62	0,78	0,67	0,32	0,00	0,00	0,02
90-100	0,85	0,89	_	0,71	0,70	0,37	0,03	0,00	0,06
100-110	0,96	0,97	0,96	_	0,81	0,47	0,02	0,04	0,11
110-120	0,91	0,93	0,99	0,99	_	0,00	0,00	0,16	0,12
120-130	0,50	0,52	0,85	0,68	0,00	_	0,08	0,37	0,64
130-140	0,19	0,19	0,60	0,39	0,51	0,93	_	0,00	0,06
140-150	0,00	0,00	0,42	0,20	0,33	0,81	0,97	_	0,49
> 150	0,10	0,10	0,52	0,30	0,42	0,88	0,99	0,99	_

L'indice de Morisita est faible entre la classe de taille < 80 cm et les autres classes car beaucoup de proies n'ont pas été identifiés.

Les valeurs de l'indice de similarité ne sont pas significatives entre les plus grandes classes de taille. Neuf valeurs sur dix sont en dessous de 0,6 entre les classes de taille suivantes : 110-120, 120-130, 130-140, 140-150, et > 150 cm.

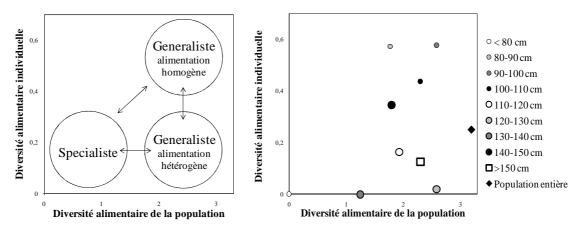
#### Niche trophique et stratégie alimentaire

L'indice de Levins atteint une valeur maximale de l'étendue de la niche trophique pour les mérous géants mesurant entre 140 et 150 cm alors que la classe de taille < 80 cm représente celle du prédateur le plus spécialisé (Tableau XI). Tous les mérous supérieurs à 120 cm ont une plus grande niche trophique que ceux inférieurs à cette taille.

**Tableau XI**: Étendue de la niche trophique des classes de tailles (cm) des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française. La mesure de Levins de l'étendue de la niche trophique (B) et sa valeur standardisée (B<sub>A</sub>) calculée avec les données numériques. Nt est le nombre total de catégories de proies utilisées

Classe de taille des mérous géants	Nt	В	$\mathbf{B}_{\mathbf{A}}$
< 80	8	1,28	0,28
80-90	22	4,50	0,40
90-100	25	9,33	0,56
100-110	30	7,37	0,49
110-120	19	5,91	0,54
120-130	22	11,52	0,75
130-140	6	3,00	0,66
140-150	7	7,00	1,00
> 150	13	8,89	0,78

La représentation graphique de Tokeshi met en évidence plusieurs stratégies d'alimentation selon le stade de développement des mérous géants. Les plus petits individus sont spécialistes alors que les individus de 80 à 110 cm sont généralistes, consommant des proies peu diversifiées. Les mérous géants au-delà de 110 cm, également généralistes, se nourrissent d'une plus grande diversité spécifique de proies (Figure 30).



**Figure 30**: Schéma d'interprétation de la méthode graphique de Tokeshi (d'après Tokeshi, 1991) et son application pour les classes de taille des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

#### 5. 1. 3. Composition en isotopes stables des mérous géants

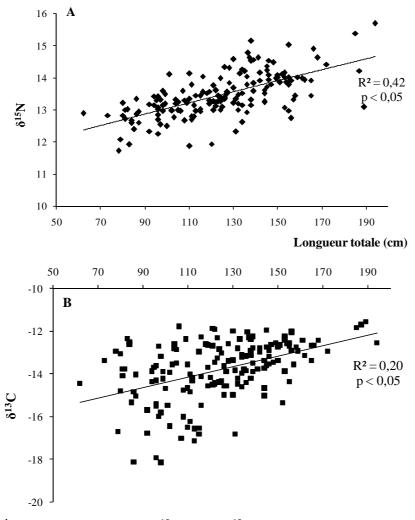
Les valeurs de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N des mérous géants en Guyane française s'étendaient respectivement de -18,9 à -11,5‰ et de 11,3 à 15,7‰.

La valeur de demi-vie variait de 151 jours pour un poisson de 6 kilogrammes (~ 70 cm) à 289 jours pour un poisson de 150 kg (~ 195 cm). Donc, pour cette étude, le taux de renouvellement du carbone peut être considéré comme étant égal à un an.

Il n'y avait pas de différence significative des valeurs moyennes de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N entre les années (ANOVA, N = 164, p > 0,05), saisons (ANOVA, N = 164, p > 0,05), ou les sites d'étude (Wilcoxon, N = 164, p > 0,05).

Les valeurs de  $\delta^{15}N$  augmentaient avec la taille des mérous géants (corrélation de rangs de Kendall,  $N=164,\ p<0.05$ ) (Figure 31A) ainsi que les valeurs de  $\delta^{13}C$  (corrélation de rangs de Kendall,  $N=164,\ p<0.05$ ) (Figure 31B).

La valeur maximale de  $\delta^{13}C$  était stable autour de -12‰ le long des classes de taille alors que les valeurs minimales augmentaient avec la taille. Donc, la corrélation positive des valeurs de  $\delta^{13}C$  avec la taille est partiellement expliquée par la diminution de l'étendue des valeurs.



**Figure 31**: Évolution des valeurs de  $\delta^{15}N$  (A) et  $\delta^{13}C$  (B) selon la longueur totale des mérous géants (*Epinephelus itajra*) en Guyane française

#### 5. 1. 4. Composition isotopiques des proies

Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N des Crustacés proies collectés étaient égales respectivement à -15,2 ± 1,2‰ et 9,7 ± 0,9‰. Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}$ C pour les poissons proies collectés sont similaires à celles des Crustacés avec -14,9 ± 0,9‰ alors que les valeurs de  $\delta^{15}$ N étaient légèrement supérieures avec 11,5 ± 0,9‰.

Les taxa de proies potentielles (espèces assumées comme proies des mérous géants, mais non trouvées dans les échantillons stomacaux) ont été divisés selon leur régime alimentaire : détritivores, herbivores, crustacivores, zooplanctivores et piscivores (Tableau XII).

**Tableau XII**: Valeurs moyennes des isotopes stables du carbone et de l'azote  $(\delta^{13}C$  et  $\delta^{15}N)$   $\pm$  écart-type (ET) des proies d'*Epinephelus itajara* en Guyane française selon leur régime alimentaire. N est le nombre d'individus analysés dans chaque catégorie

Proies potentielles	N	$\delta^{13}C + ET$	$\delta^{15}N + ET$
Crustacés	34	-15.22 ± 1.19	$9.68 \pm 0.88$
Détritivores Penaeidae	4	$-14.89 \pm 0.45$	$9.95 \pm 0.48$
Herbivores Portunidae Xanthidae	30	$-15.26 \pm 1.25$	$9.65 \pm 0.91$
Téléostéens	76	$-14.94 \pm 0.95$	$11.54 \pm 0.96$
Détritivores Auchenipteridae	4	$-15.82 \pm 0.42$	$10.9 \pm 0.59$
Zooplanctivores Clupeidae Engraulidae	2	$-15.04 \pm 1.08$	$10.97 \pm 1.29$
Crustacivores Ariidae Haemulidae Ophichthidae Pimelodidae	34	-15.12 ± 1.18	$11.74 \pm 0.77$
Piscivores Ariidae Carangidae Carcharhinidae Lutjanidae Megalopidae Muraenidae Sciaenidae Scombridae	36	$-14.88 \pm 3.55$	11.41 ± 1.67

Les Crustacés détritivores avaient la signature de l'isotope stable de l'azote la plus basse  $(9.6 \pm 0.9\%)$  suivis des Crustacés herbivores  $(9.9 \pm 0.5\%)$ . Les poissons détritivores et zooplanctivores présentaient à peu près la même valeur de  $\delta^{15}N$  (10,9 ± 0,6% et 11 ± 1,3%, respectivement). Les piscivores et les crustacivores avaient les valeurs de  $\delta^{15}N$  les plus élevées avec respectivement 11,4 ± 1,7% et 11,7 ± 0,8% (Figure 32).

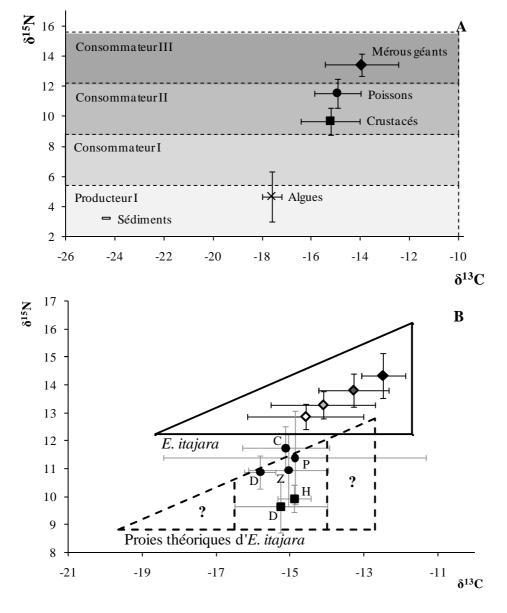


Figure 32: Réseau trophique du mérou géant en Guyane française (A) et diagramme des signatures isotopiques stables des mérous géants et de leurs proies (B). Le triangle en trait plein représente les gammes de valeurs des signatures isotopiques du carbone et de l'azote des mérous géants ; le triangle en pointillé, les valeurs théoriques des signatures isotopiques des proies basées sur une valeur de fractionnement (+1‰ pour le carbone et +3,4‰ pour l'azote). Les cercles et les carrés représentent la valeur isotopique moyenne respectivement des poissons et des Crustacés avec les intervalles de confiance. Les classes d'âge de mérous géants sont représentés en dégradé de gris : blanc (< 100), gris pâle [100-120[, gris foncé [120-150[, noir (≥150) cm. D : détritivores, Z : zooplanctivores, H : herbivores, C : crustacivores, P : piscivores

Les sédiments avaient un  $\delta^{13}$ C égal à -24,37‰ et un  $\delta^{15}$ N égal à 3,2‰. Les signatures isotopiques des producteurs primaires, les algues, étaient de -17,6 ± 0,4‰ pour le carbone et 4,7 ± 1,7‰ pour l'azote.

Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}$ C des Crustacés proies n'étaient pas significativement différentes selon les sites (Kruskal Wallis, N=34, p>0,05) ou les saisons (Kruskal Wallis, N=34, p>0,05). De même, les valeurs moyennes de  $\delta^{15}N$  des Crustacés proies n'étaient pas différentes selon les sites (Kruskal Wallis, N=34, p>0,05) et les saisons (Kruskal Wallis, N=34, p>0,05).

Les signatures isotopiques du carbone et de l'azote des poissons proies n'étaient pas significativement différentes entre les sites (Kruskal Wallis  $\delta^{13}$ C, N = 78, p > 0,05;  $\delta^{15}$ N, N = 78, p > 0,05). Les variations saisonnières n'ont pas pu être testées car les poissons ont été échantillonnés uniquement à la saison sèche, mais il est assumé qu'il n'y a pas de variation temporelle des valeurs de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N des mérous géants à cause du taux de renouvellement très lent des muscles.

#### 5. 2. DISCUSSION

#### 5. 2. 1. Écologie trophique des mérous géants en Guyane française

Les contenus stomacaux et les valeurs d'isotopes stables soulignent que les mérous géants de Guyane française consomment deux groupes majeurs de proies, les poissons Téléostéens et les Crustacés. Les Cnidaires et les Gastéropodes sont considérés comme des proies occasionnelles. Dans les contenus stomacaux, les Téléostéens sont moins abondants mais leur biomasse est plus élevée que celle des Crustacés, ce qui les placent comme groupe majeur de proie. Le régime alimentaire du mérou géant de Guyane est similaire à ce qui a déjà été observé dans les études précédentes dans d'autres régions, comme la Floride (Odum, 1971; Bullock et Smith, 1991). D'autres études indiquent que les mérous géants se nourrissent d'une grande diversité de proies : vertébrés et invertébrés (Randall, 1967; Odum, 1971; Randall, 1983; Bullock et Smith, 1991; Sadovy et Eklund, 1999). Cependant, dans les Caraïbes les mérous géants se nourrissent également de langoustes (Randall, 1967), ce qui n'a pas été observé en Guyane. Aussi, contrairement aux observations de Randall (1967), Randall (1983) et Bullock et Smith (1991) ni tortue, ni poulpe, n'ont été trouvés dans les contenus stomacaux. L'alimentation du mérou géant de Guyane est considérée comme étant moins diversifiée que celle rapportées pour des populations des Caraïbes (Randall, 1983) ou de Floride (Koenig et Coleman, 2012). Les langoustes et les juvéniles de tortues marines étaient également mentionnés dans l'alimentation d'Epinephelus lanceolatus (Bloch 1790), le second plus grand mérou du monde (Heemstra et Randall, 1993). Aucune prédation sur les jeunes tortues n'a été observée en Guyane, malgré que cette région constitue l'un des sites de ponte de tortues marines le plus important du monde (Girondot et Fretey, 1996). Il est difficile de déterminer la cause de la faible diversité alimentaire des mérous géants de Guyane. Celle-ci peut être due à une faible richesse spécifique de l'environnement (la diversité de la faune benthique des zones côtières de Guyane est faible (Schvartz, 2011)), au fait que les mérous géants n'ont pas besoin de diversifier leur régime alimentaire car leurs proies préférentielles sont abondantes, ou à des difficultés à trouver les proies dans des eaux extrêmement turbides. En effet, les sédiments de l'Amazone, apportant un panache d'eau très turbide, sont transportés vers le Guyana par le courant des Guyanes (Muller-Karger et al., 1988 ; Gratiot et al., 2008). Il est donc probable que les organismes marins côtiers en Guyane se nourrissent principalement en utilisant les sens de l'odorat, de l'ouïe, du toucher et de la ligne latérale dans ces eaux turbides où la détection visuelle des proies est quasiment impossible (Bateson, 1890 ; Janssen et al., 1995; Montgomery et al., 1995; Hartman et Abrahams, 1999; Bonner et Wilde, 2002; Pohlmann et al., 2004; Meager et al., 2005). De Robertis et al. (2003), Meager et al. (2005) et Utne-Palm (2002) ont démontré que la turbidité affecte la détection, la localisation et la capturabilité des proies pour les poissons prédateurs.

Les valeurs de  $\delta^{15}N$  des mérous géants sont équivalentes aux valeurs de consommateurs tertiaires. Cependant, davantage d'organismes à la base du réseau trophique (algues, filtreurs, microorganismes) devront être collectés pour confirmer ce résultat. Cette espèce n'a pas de prédateur connu excepté les grands requins (Sadovy et Eklund, 1999), il peut donc être caractérisé comme un top-prédateur dans les eaux de Guyane française.

Le temps de demi-vie du carbone dans le muscle des mérous géants a été estimé entre 151 et 289 jours. Comme le temps de demi-vie du carbone donne des indications sur le temps d'intégration de la nourriture, pour les mérous géants, les valeurs de  $\delta^{13}$ C reflètent la nourriture assimilée sur environ un an. Selon Weidel *et al.* (2011), le poids des poissons est un bon indicateur du taux de renouvellement du carbone. Madigan *et al.* (2012) ont trouvé que la demi-vie de l'isotope stable du carbone du thon rouge du Pacifique, avec une longueur à la fourche de 2 m (Collette, 1995), était d'environ 255 jours, ce qui est comparable avec les valeurs du mérou géant en Guyane.

Les signatures isotopiques du carbone et de l'azote des mérous géants et de leur proies (Crustacés et Téléostéens), ne diffèrent pas entre les sites ni avec les saisons. Il est impossible d'évaluer les changements saisonniers d'alimentation en utilisant les isotopes car le taux de renouvellement du muscle blanc du mérou géant excède la durée des saisons. Cependant, aucune variation saisonnière n'a été mise en évidence à partir des contenus stomacaux. Vraisemblablement, les saisons (sèches ou humides) ne changent pas de façon marquée la structure du réseau trophique dans les eaux de Guyane française. En effet, les variations induites par le cycle des marées ajoutées à la faible profondeur (< 15m), favorisent le mélange des masses d'eau toute l'année (Pujos et Froidefond, 1995; Bourret et al., 2005; 2008; Chevalier et al., 2008). Les espèces marines vivant en Guyane française subissent des conditions extrêmes : eau saumâtre, température et turbidité élevées, changement rapide de salinité, etc. Peu d'espèces benthiques s'adaptent à ces conditions environnementales et la diversité benthique dans les zones côtières est faible (Schvartz, 2011). La diversité spécifique des poissons reste, elle, inchangée durant l'année (Gray, 2002). Ainsi, la disponibilité de la nourriture apparait être constante tout au long de l'année.

#### 5. 2. 2. Comportement alimentaire

Les Serranidés sont décrits comme des prédateurs diurnes ou crépusculaires (Meurer et Andreata, 2002 ; Gibran, 2007). Cependant, certaines espèces, comme le mérou brun (*Epinephelus marginatus*, Lowe 1834), peuvent aussi se nourrir la nuit (Gibran, 2007). Dans cette étude, aucune relation n'a été trouvée entre le coefficient de vacuité ou le degré de digestion avec l'heure de la journée, ce qui suggère que le mérou géant s'alimente à n'importe quelle heure du jour et de la nuit. Cette hypothèse pourra être confirmée en menant des campagnes d'échantillonnage au cours de la nuit.

93% des proies trouvées dans les estomacs des mérous géants en Guyane étaient des espèces démersales. Le mérou géant se nourrit donc principalement près du fond, un comportement également observé dans d'autres études (Randall, 1967; Bullock et Smith, 1991; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2006b). Beaucoup de proies identifiées vivent sur la vase près des roches, suggérant que le mérou géant ne s'aventure pas très loin de son site de vie pour se nourrir, comme l'ont observé Koenig et al. (2007) pour les juvéniles (<120 cm). Les proies se déplaçant lentement, comme les crabes ou les poissons chats, sont les plus abondantes dans leur alimentation alors que les proies rapides, comme les espèces de la famille des Sciaenidés, sont plus rares, bien

qu'elles occupent les mêmes zones que le mérou géant (Artero, obs pers.). Cela suggère que les proies ne sont pas chassées, mais plutôt happées quand elles nagent à proximité du mérou. Ce type de nutrition serait attendu dans des eaux extrêmement turbides (Utne-Palm, 2002; De Robertis *et al.*, 2003), comme celles de Guyane française.

#### 5. 2. 3. Changement ontogénétique du régime alimentaire

Cette étude montre que le régime alimentaire des mérous géants change selon leur taille. Tout d'abord, les corrélations positives entre le coefficient de vacuité et la taille suggèrent que les petits individus mangent plus souvent que les grands individus. Deuxièmement, les individus de taille < 120 cm ont deux fois plus de proies dans leurs estomacs que les individus de taille > 120 cm. Troisièmement, les valeurs des isotopes stables du carbone et de l'azote augmentent avec la taille des mérous géants et enfin, les Crustacés sont plus abondants chez les mérous géants de taille < 120 cm que chez les plus grands individus.

Les valeurs de  $\delta^{15}$ N augmentent avec la taille du poisson essentiellement car la taille des proies ingérées est determinée par la taille de la bouche du prédateur (Badalamenti *et al.*, 2002 ; Reñones *et al.*, 2002 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003 ; Linde *et al.*, 2004) donc, les plus grands mérous peuvent manger de plus grandes proies correspondant à de plus hauts niveaux trophiques.

L'augmentation des valeurs de  $\delta^{13}$ C avec la taille n'a pas été démontrée pour le mérou brun (*Epinephelus marginatus*) (Reñones *et al.*, 2002) mais a été observée chez d'autres espèces comme la lotte (*Lophius budegassa*) (Badalamenti *et al.*, 2002). Chez les mérous géants, un accroissement des valeurs de  $\delta^{13}$ C peut être expliqué par la diminution de l'étendue des valeurs avec la taille. Cela suggère qu'au cours de leur croissance, les mérous géants augmentent graduellement leur dépendance aux grandes espèces de poissons et moins aux espèces de Crustacés (ou de proies provenant d'autres habitats). Machado *et al.* (2008) ont reporté une tendance similaire pour *Epinephelus marginatus* dans le sud du Brésil. Ils ont indiqué que les besoins nutritionnels sont satisfaits en mangeant des proies de plus grande taille plutôt qu'un nombre de proies plus élevé.

Les changements liés à la taille soulignés dans cette étude (crustacivores devenant piscivores) n'ont pas été rapportés pour les mérous géants de par le monde. Dans les autres études, les mérous géants continuent de se nourrir de langoustes et de crabes,

même à l'âge adulte (Randall, 1967; 1983; Bullock et Smith, 1991; Koenig et Coleman, 2009). Il est impossible de déterminer la disponibilité des proies pour les différentes tailles de mérous géants à cause du manque de connaissance sur l'abondance et la diversité des Crustacés en Guyane française. Néanmoins, des changements de régime alimentaire peuvent se produire chez d'autres espèces de mérous (e.g. Derbal et Kara, 1996; Harmelin et Harmelin-Vivien, 1999; St John, 1999; Reñones et al., 2002; Linde et al., 2004) ou d'autres espèces de poissons (e.g. Sanchez-Hernandez et al., 2012). Linde et al. (2004) ont montré que l'alimentation du mérou brun, E. marginatus (< 50 cm) était dominé par des Crustacés alors que la proportion de Céphalopodes et des autres taxa augmentait avec la taille (taille maximale de 105 cm). Le changement progressif du régime alimentaire des mérous géants semble donc lié à la disponibilité des proies dans son habitat. Les petits mérous vivant autour des îles de Guyane doivent se nourrir entre les roches et sous les roches où il y a des crabes, alors que les plus grands mérous doivent se nourrir sur des zones plus dégagées, autour de l'habitat rocheux, plus fréquentée par les poissons. Au cours de la croissance du mérou, les trous deviennent moins accessibles et le poisson s'aventure plus loin, hors de la protection des roches, car le risque de prédation décroît avec sa taille (Wootton, 1990). Peu à peu, les fonds vaseux autour des roches deviennent l'habitat d'alimentation principal. En Guyane, l'alimentation est donc une relation complexe entre le comportement des proies, le comportement du prédateur, incluant évitement, risque de prédation et accessibilité des proies pour le prédateur (Werner et al., 1983).

#### Niche trophique

Les mesures de niche trophique de Levins (1968), quoi que communément employées en écologie, ne donnent pas un aperçu de la diversité de l'alimentation d'un organisme par rapport aux ressources alimentaires disponibles dans l'environnement (Saikia, 2012). Cependant, quand l'indice de Levins est combiné avec les graphiques de Tokeshi (1991) il est clair que les mérous géants sont des consommateurs généralistes disposant d'une grande niche trophique. Navia *et al.* (2007) ont estimé que les prédateurs (requins) avaient un indice de Levins inférieur à 4,6. Les mérous géants ont une niche trophique beaucoup plus vaste avec une valeur égale à 13,6. Lorsque les mérous géants commencent à attraper des proies plus grandes, l'alimentation d'abord homogène (une à deux proies) devient hétérogène (plus grande variété de proies). Les graphiques de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N et les isotopes stables mettent en évidence le changement

progressif de niche trophique des mérous géants (Hammerschlag-Peyer et al., 2011). Les petits mérous géants ont une niche trophique deux fois moins vaste que les grands. Cela pourrait être expliqué par le comportement très territorial des juvéniles de mérous géants (Koenig et al., 2007). Les individus de taille < 100 cm sont connus pour occuper un habitat très peu étendu dans les mangroves (Koenig et al., 2007). Les mérous géants en Guyane française pourraient se comporter de manière similaire et exploiter une zone de vie et une ressource alimentaire limitées. Pour autant, quand le poisson grandit et que son risque de prédation diminue, ils sont libres d'exploiter une ressource alimentaire plus variée (Reñones et al., 2002). Le développement typique des mérous géants, comme l'a décrit Koenig et al. (2007), montre les cinq premières années de leur vie benthique, confinés dans les mangroves (taille maximale de 100 cm). Ensuite le poisson migre vers le large et rejoint la population d'adultes. En Guyane française, ce fonctionnement semble incertain, puisque les adultes et les juvéniles occupent le même habitat rocheux autour des îles. Dans ces conditions, le changement ontogénétique de l'alimentation peut faciliter la vie commune d'individus de taille très différente pour se partager les ressources alimentaires.

#### 5. 2. 4. Changement ontogénétique de l'habitat

Les méthodes de marquage ne sont pas toujours efficaces pour déterminer les déplacements entre les habitats des juvéniles et des adultes à cause du grand nombre d'individus qui doivent être marqués pour avoir un échantillonnage suffisant (Gillanders *et al.*, 2003). Par conséquent, d'autres méthodes ont été développées, comme l'utilisation des isotopes stables, pour étudier les déplacements entre plusieurs habitats. Par exemple, Nagelkerken et van der Velde (2004b) ont utilisé les isotopes stables pour discriminer les habitats alimentaires (mangroves et herbiers) de différentes espèces de poissons.

Dans cette étude, 20 mérous géants de taille < 115 cm sur 62 (32%) ont présenté des valeurs isotopiques qui ne sont pas expliquées par une alimentation de Crustacés ou de poissons vivant autour de sites rocheux. Ces individus, dont les valeurs de  $\delta^{13}$ C sont comprises entre -18,9 et -15,5‰, devraient se nourrir de proies dont les signatures isotopiques du carbone seraient comprises entre -19,9 et -16,5‰ (avec un fractionnement de 1‰) (Figure 32B). Cependant les proies identifiées, toutes prélevées autour des îles rocheuses, ont des valeurs de  $\delta^{13}$ C plus élevées (entre -16,2 et -14‰). Que mangent ces mérous géants ? Plusieurs hypothèses sont possibles : (1) les mérous

géants mangent des proies qui n'ont pas été identifiées ou (2) les mérous capturés proviennent d'un autre habitat où ils s'alimentaient de proies dont la ligne de base des valeurs isotopiques était différente. Comme les contenus stomacaux n'ont révélé aucune source alimentaire majeure autre que les Crustacés et les poissons, un changement d'habitat au sein des individus de taille < 115 cm semble l'explication la plus probable.

Nakamura  $et\ al.\ (2008)$  ont trouvé que les poissons avec des signatures isotopiques de carbone inférieures à -16‰ (-23 to -17‰) étaient issus des mangroves. De même, Nagelkerken and van der Velde (2004a) ont trouvé des valeurs de  $\delta^{13}$ C de poissons de mangroves des Caraïbes entre -27 et -15‰. Ces valeurs sont similaires aux signatures isotopiques des mérous géants dont l'alimentation n'a pas été définie dans cette étude. D'autres études sur les isotopes stables conduites sur des poissons de mangroves ont aussi montré une signature appauvrie en carbone (Rodelli  $et\ al.$ , 1984 ; Marguillier  $et\ al.$ , 1997 ; Lee, 2000 ; Sheaves et Molony, 2000). D'ailleurs, Lugendo  $et\ al.\ (2006)$  a défini les mangroves comme des environnements appauvris en  $^{13}$ C. Il est alors probable que certains mérous géants vivant autour des sites rocheux marins aient migré des mangroves vers les sites rocheux.

De façon similaire, les proies des mérous géants avec des valeurs de  $\delta^{13}$ C au-delà de -12,8‰ (50 individus de toutes classes de taille) n'ont pas été identifiées. Les lipides n'ayant pas été enlevés pour les analyses isotopiques des proies, les valeurs  $\delta^{13}$ C des proies riches en lipides pourraient être inférieures à ce qui était attendu.

Les mangroves abritent souvent une haute densité de juvéniles et sont considérées comme des nurseries (Robertson et Duke, 1987; Little *et al.*, 1988; Parrish, 1989). Il est bien documenté que les juvéniles de mérous géants grandissent d'abord dans les mangroves puis migrent par la suite vers leurs habitats (Bullock *et al.*, 1992; Koenig *et al.*, 2007; Lara *et al.*, 2009). En Guyane, les mangroves couvrent la majeure partie du littoral et quelques pêcheurs plaisanciers pêchent des petits mérous dans ces habitats en rivière. Dans cette étude, environ un tiers des mérous géants échantillonnés de taille < 115 cm (considérés comme juvéniles) semble venir de mangroves. Les autres deux tiers se développent probablement dans les habitats rocheux où ils ont été échantillonnés (le mérou le plus petit échantillonné dans les habitats marins rocheux mesurait 38 cm). Donc il est possible que les mérous géants de Guyane puissent se développer dans les mangroves et sur les récifs rocheux. Les petits mérous géants des mangroves rejoindraient les habitats rocheux, plus au large, à cause d'un excès d'eau douce durant

la saison des pluies. Le rôle des mangroves de Guyane française doit être plus amplement étudié du fait de leur importance comme nurserie.

### 6. SYNTHÈSE SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE ET L'ÉCOLOGIE TROPHIQUE DES MÉROUS GÉANTS

L'utilisation de la caméra acoustique a complété les données acquises par la pêche. Cela a permis d'explorer tout le contour des îles, les limites imposées par les courants ou la recherche alimentaire du poisson étant éliminées. C'est la première fois que cette technologie est employée en Guyane et elle a permis une avancée significative dans la compréhension de l'habitat des mérous géants et de leur répartition de par la visualisation des structures rocheuses en elles-mêmes. Cependant, l'utilisation d'un sonar de plus haute fréquence pourrait permettre d'améliorer le signal acoustique des poissons et par conséquent d'affiner la détection des mérous géants. La visualisation des animaux comme les raies, les tortues et les requins ouvrent des possibilités nouvelles pour des études sur l'écologie de ces espèces. De plus, les signaux reçus, même non identifiables, pourraient servir à quantifier l'abondance totale des poissons dans les eaux guyanaises. Renouveler dans les années à venir, cette technique pourrait permettre de suivre l'évolution de l'abondance totale des poissons en Guyane, ce qui permettrait, entre autre, de s'intéresser aux conséquences du réchauffement climatique global dans cette partie du globe.

Comprendre le lien entre les variations d'une population et les variabilités physiques et biologiques de l'environnement au cours de son cycle de vie est le but de tout écologiste (Gaines et Roughgarden, 1985 ; Eggleston et Armstrong, 1995). L'intégration de ces paramètres est particulièrement importante pour les espèces récifales qui ont une longue phase larvaire pélagique (quelques semaines à plusieurs mois) et se dispersent sur de grandes distances pour s'établir dans différents habitats (Leis, 1991 ; Victor, 1991). L'établissement des poissons démersaux est la conséquence de processus biologiques et physiques opérant sur les différents stades larvaires durant la transition entre la larve pélagique et une existence benthique (Eggleston, 1995). L'intensité du recrutement est déterminé par le nombre de larves qui atteignent un habitat et s'y développent. Les courants influencent l'installation des larves peu mobiles (Kingsford et Choat, 1986 ; Eggleston et Armstrong, 1995) alors que le substrat va être

déterminant pour les larves mobiles (Marliave, 1977). Habituellement, les mérous géants s'établissent dans les mangroves (Koenig et al., 2007) qui servent de nurserie à de nombreuses espèces (Weinstein et Heck, 1979; Morton, 1990). Ces habitats procurent une ressource alimentaire abondante et une protection contre les prédateurs (Parrish, 1989). En Guyane, les mangroves bordent tout le littoral et s'étendent sur environ 380 km de côtes. L'influence saline se faisant ressentir également à l'intérieur des terres, les palétuviers bordent également les rives des fleuves jusqu'à parfois une distance de 30 km de l'embouchure (Habert, 2012). Les mangroves de Guyane, quoi que non échantillonnées, semblent être un des habitats pour le développement des juvéniles de mérous géants, ceci jusqu'à une distance de 20 km en amont de l'embouchure des fleuves, où la salinité peut encore atteindre une valeur de 20 (Habert, 2012). Les juvéniles du Gag Grouper (Mycteroperca microlepsis) se développent également dans des eaux polyhalines, même si les eaux de haute salinité sont préférées (Ross et Moser, 1995). Le facteur déclencheur d'une émigration massive des juvéniles vers leurs habitats marins est décrit comme la chute rapide de la température (Ross et Moser, 1995). En Guyane, la température de l'eau reste constante toute l'année, le facteur déclenchant la migration serait plutôt la dessalure rapide des eaux lors du retour de la saison des pluies.

Le recrutement des mérous géants de Guyane semble également se faire directement sur les sites marins où juvéniles et adultes partagent les mêmes sites. Ce phénomène a été constaté pour au moins une autre espèce de mérou *Epinephelus cruentatus* en Floride et à Curaçao (Luckhurst et Luckhurst, 1977; Sluka et Sullivan, 1996). Mais ce constat est différent des descriptions de répartition spatiale habituelle pour l'espèce, où les jeunes individus se trouvent presque exclusivement dans les mangroves et montrent ensuite un changement ontogénétique de l'habitat en migrant vers des sites plus au large (Ross et Moser, 1995; Sluka et Sullivan, 1996). Les sites marins côtiers et du large du plateau continental guyanais semblent apporter l'habitat et les ressources nécessaires aussi bien au développement des juvéniles (ressources alimentaires, protection) qu'au maintien des adultes.

Au sein d'un site de vie, la répartition des poissons est liée à la présence et aux caractéristiques des espèces compétitrices avec lesquelles ils partagent l'espace et les ressources alimentaires (Schoener, 1974; Fishelson, 1980; Werner et Gilliam, 1984). L'organisation de ce partitionnement peut être régi par un temps d'activité différent (entre le jour et la nuit par exemple) (Smith et Tyler, 1972), l'occupation de supports

différents (rocheux / sableux) ou par la prédation sur des espèces différentes (Shpigel et Fishelson, 1989). Pour Nagelkerken (1981), le facteur de répartition le plus important des espèces semble le type d'habitat (roche, corail etc). Werner et Gilliam (1984) insistent quant à eux sur l'importance de la taille des espèces pour la gestion de l'espace et de la ressource alimentaire. En Guyane, la présence des petits individus et des grands individus sur les mêmes sites pourrait créer une compétition intraspécifique pour la ressource et pour l'espace. La compétition pour la ressource alimentaire au sein de l'espèce est réduite par un changement ontogénétique de l'alimentation : les individus de taille < 120 cm se nourrissant principalement de Crustacés et les individus de taille > 120 cm se nourrissant principalement de poissons. Ce changement de régime alimentaire se traduit par un second changement ontogénétique de l'habitat, vers de plus grandes profondeurs, où les poissons sont plus abondants. Green (1996) avait également identifié la profondeur comme changement ontogénétique spatial chez des Labridés. L'interaction des mérous géants avec les autres espèces de leurs écosystèmes est inconnue en Guyane, le partage de la ressource et de l'habitat des mérous géants est à approfondir.

Les îlets Rémire abritent des individus de plus petites tailles que les Battures du Connétable et la réserve de l'île du Grand Connétable, situées plus au large. Ce type d'organisation spatiale entre sites côtiers et au large est typique des espèces de mérous atteignant de grandes tailles (Sluka et Sullivan, 1996) et est certainement lié à la structure de l'habitat. En effet, les sites rocheux plus au large présentent des reliefs plus marqués avec des failles et des tombants alors que les îlets Rémire ont un dénivelé plus faible.

Les roches présentes devant Kourou (îles du Salut, Battures du Malmanoury, roche immergées de Lamotte Picquet) présentent les mêmes caractéristiques que les sites étudiés. La présence de mérous géants y est donc fortement probable, même si elle n'a pas été vérifiée. Leur répartition spatiale devrait y être sensiblement similaire à celle trouvée autour des îlets Rémire, de la réserve de l'île du Grand Connétable et des Battures du Connétable. Cependant, pour préciser les spécificités de ces sites rocheux, un échantillonnage doit y être également mené.

La séparation des niches trophiques et l'organisation spatiale des mérous géants trouvées en Guyane est tout à fait singulière pour l'espèce par rapport à la description qui en est fait sur ses autres sites de vie. Les particularités de la Guyane, variabilité de la

salinité, turbidité et instabilité des fonds marins expliquent peut-être les différences écologiques identifiées.

## REPRODUCTION



# REPRODUCTION DES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE

#### 1. Introduction

La connaissance de la biologie de la reproduction d'une espèce permet d'obtenir des informations sur les stocks de poisson, données nécessaires pour une meilleure gestion (Skud, 1977; Trumble *et al.*, 1990).

Les mérous sont le plus souvent décrits comme des espèces hermaphrodites protogynes (Shapiro, 1987; Heemstra et Randall, 1993), c'est-à-dire qu'au cours de leur vie, ils peuvent changer de sexe et de femelle devenir mâle. Pour les mérous géants, l'hermaphrodisme a été longtemps controversé puisque Smith (1959) avait mis en évidence des ovocytes en régression dans les testicules d'un mâle de 160 cm de longueur mais ce caractère n'avait pas été retrouvé par Sadovy et Shapiro (1987) parmi presque 500 individus échantillonnés. Dernièrement, Koenig et Coleman (2013) ont confirmé l'hermaphrodisme des mérous géants et ont montré la présence de 16% d'individus hermaphrodites sur les sites de reproduction en Floride. Toutefois, la protogynie n'est toujours pas prouvée pour cette espèce car les classes de taille des femelles, des mâles, et des hermaphrodites présentent de forts chevauchements.

Les mérous géants s'agrègent autour de sites rocheux naturels ou de récifs artificiels (exemple : épaves) au moment de la reproduction. Ces regroupements sont composés par quelques individus à plus de 150 individus (DeMaria, 1996 ; Sadovy et Eklund, 1999 ; Koenig et Coleman, 2013). Ces regroupements se font en été (Sadovy et Eklund, 1999 ; Gerhardinger *et al.*, 2006a ; Koenig et Coleman, 2009) et durent quelques mois. Ainsi, en Floride (partie nord de l'aire de répartition de l'espèce), la reproduction se déroule du mois d'août au mois d'octobre (Sadovy et Eklund, 1999 ; Koenig et Coleman, 2009), et au sud du Brésil (extrémité sud de l'aire de répartition), de décembre à février (Gerhardinger *et al.*, 2006b). Jusqu'à présent, 6 zones de reproduction ont été identifiées ; Knight Key (Key West) en Floride (Schroeder, 1924), au large de Naples au sud-est de la Floride (Colin, 1994), au large de West Palm Beach en Floride (Koenig et Coleman, 2009 ; 2013), English Cay à Belize (Auil-Marshalleck, 1993 ; Domeier et Colin, 1997), au large de Cartagena en Colombie (Colin, 1989) et au

large de l'état de Santa Catarina au sud du Brésil (Gerhardinger *et al.*, 2006a). À ces sites de reproduction connus peut s'ajouter le site de Cabo Cruz à Cuba (Pina-Amargós et González-Sansón, 2009) où la reproduction des mérous géants est suspectée. Plus récemment, Giglio et Gerhardinger (com. Pers.) ont identifié des sites d'agrégation au Brésil qui ont de fortes présomptions d'être des sites de ponte des mérous géants devant les états de Paraná, Bahia, Sergipe, Pará et Maranhão. Aucun site de ponte potentiel ou reconnu n'a été trouvé dans la littérature entre le nord du Brésil et la Colombie.

Les sites d'agrégation sont décrits comme peu profonds, entre 30 et 46 mètres de profondeur (Colin, 1994; Sadovy et Eklund, 1999), et dans des eaux à 28 °C (Koenig, com. pers). En Guyane, la température de l'eau est constante toute l'année à environ 28°C mais les fonds marins (roche, structures artificielles) sont moins profonds (2 à 20 m). Malgré ces conditions environnementales différentes, la présence de nombreux mérous géants en Guyane laisse supposer que cette espèce se reproduit dans la région. Cependant, jusqu'à présent, aucun pêcheur professionnel ou récréatif n'a trouvé d'individus en phase de reproduction (présence de gonades développées dans les viscères), il n'existe donc aucune indication sur une période ou un lieu de reproduction en Guyane. L'un des objectifs de cette étude était d'identifier le site et la période de reproduction des mérous géants de Guyane. Lors de la reproduction, l'orifice génital des mérous géants est gonflé et de couleur rouge (Koenig, com. pers.) et ils émettent des sons à basses fréquences (60 Hz) lors de la ponte (Koenig et Coleman, 2009 ; Mann et al., 2009; Koenig et Coleman, 2013). La production de ces sons est cyclique et corrélée au cycle lunaire, la production maximale étant au moment de la nouvelle lune entre minuit et 3 h et minimale au moment de la pleine lune. Les techniques d'observation visuelles des orifices génitaux externes des individus et les écoutes acoustiques permettraient donc l'identification de la saison de reproduction des mérous géants en Guyane (Koenig et Coleman, 2013).

Parallèlement, une technique d'échantillonnage non létale des gonades par voie externe (Koenig, com. Pers.), devrait permettre de sexer les individus, d'étudier les stades de maturité sexuelle, de définir les longueurs de poissons à maturité sexuelle, et de calculer le sex-ratio de la population (Holden et Raitt, 1974). Cependant cette méthode présente des limites puisque les mâles et les immatures sont difficilement échantillonnés (Koenig et Coleman, 2013; Sadovy, com pers).

Les mérous géants sont connus pour migrer afin de rejoindre leurs sites d'agrégation où ils restent quelques mois avant de retrouver leurs sites de vie (Bullock

et al., 1992 ; Sadovy et Eklund, 1999 ; Ellis, 2013 ; Koenig et Coleman, 2013). De plus, Benevides et al. (soumis) ont étudié les liens génétiques existant entre les différentes populations de mérous géants du Brésil (sur toute la façade Brésilienne) et de Guyane française à partir de marqueurs ISSR (génome nucléaire). Les mérous géants semblent se scinder en deux groupes : les mérous géants du sud du Brésil (état de Santa Catarina) forment un premier groupe et les mérous géants de l'état de Paraná à la Guyane constituent un second groupe. La population de mérous géants de Guyane française est donc génétiquement liée à celles du nord du Brésil.

Åkesson (2002) recommande l'utilisation de tag satellite pour étudier la biologie de la reproduction, les échanges génétiques entre populations et les migrations des poissons encore peu connus. La technique la plus répandue pour étudier les migrations de poissons est celle du marquage-recapture avec un tag numéroté classique. Cependant les informations apportées par marquage/recapture sont limitées car elles ne renseignent pas sur la route migratoire des individus (Metcalfe et Arnold, 1997; Dunn et Pawson, 2002; Hunter et al., 2003; Bolle et al., 2005) ou sur leur comportement au large (Seitz et al., 2003) et peuvent être biaisées par la perte du tag ou par l'étendue des sites de pêche des pêcheurs faisant les recaptures (Rijnsdorp et Pastoors, 1995; Miranda et al., 2002 ; Cadigan et Brattey, 2003 ; McDonald et al., 2003 ; Pine et al., 2003). En Guyane, comme cela a été mentionné au chapitre précédent, les pêcheurs professionnels participent très peu aux études de marquage malgré les récompenses offertes en échange d'informations (site de pêche et taille de l'individu capturé). Les pêcheurs professionnels participant à ce travail fournissent le plus souvent des données approximatives. Pour contourner ces difficultés, l'utilisation de tags munis de capteurs électroniques mesurant un ou plusieurs paramètres de l'environnement (profondeur, température ambiante, niveau de lumière, vitesse de nage), se développe de plus en plus. Plusieurs types de tags existent, acoustiques, tag d'archivage (qui nécessitent de recapturer l'animal) ou les pop-up archival transmitting (PAT) tag. Ce matériel a déjà été déployé sur de grands animaux marins pour suivre leur mouvement comme les tortues (Godley et al., 2002; Hays et al., 2004; Broderick et al., 2007), les mammifères (Teo et al., 2004), mais leur application aux poissons a été jusqu'à présent limité aux grands pélagiques, requins (Heyman et al., 2001; West et Stevens, 2001; Wilson et al., 2006; Wilson et al., 2007), thons (Block et al., 2001; Block et al., 2005) ou marlins (Graves et al., 2002; Horodysky et Graves, 2005) qui passent beaucoup de temps en surface. Ce comportement permet une transmission régulière des données par satellite et

le suivi de leur déplacement quasiment en temps réel. La pose de ces tags sur les poissons est limitée par la taille de l'animal, souvent insuffisante pour supporter le poids des tags satellites (Arnold et Dewar, 2001; Block *et al.*, 2005), mais la taille et le poids des mérous géants sont suffisants pour supporter le poids de ce matériel. L'avantage des tags satellites par rapport à d'autres matériels (tag spaghetti, tag d'archivage) est qu'il ne nécessite pas la recapture des individus et que les distances migratoires peuvent être alors mesurées de façon indépendante des pêcheries (Block *et al.*, 1998). Grâce à ces tags satellites, davantage d'informations sur les déplacements des poissons sont connues avec un nombre moindre d'individus marqués (Sedberry et Loefer, 2001).

La seconde partie de ce chapitre vise alors à étudier les éventuelles migrations des mérous géants en Guyane à l'aide de tag satellites, le but étant de vérifier l'existence ou non d'un site de reproduction commun entre le Brésil et la Guyane. Plusieurs hypothèses ont alors été émises pour ce travail :

- 1) les individus sexuellement matures (entre 110 et 135 cm) migrent pour se reproduire (Bullock *et al.*, 1992);
- 2) les agrégations de reproduction se forment annuellement (Bullock et al., 1992; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger et al., 2006a; Koenig et Coleman, 2013). Il a donc été supposé qu'en Guyane les individus mâtures migrent également annuellement. Le suivi des migrations doit donc idéalement durer toute une année pour déterminer la période de reproduction de l'espèce en Guyane;
- 3) les périodes de reproduction des mérous géants s'étendent de décembre à février au sud du Brésil, et d'août à octobre, en Floride (Gerhardinger *et al.*, 2006a; Koenig *et al.*, 2011). En Guyane, le succès de capture des mérous est plus faible durant les mois d'août à septembre (Chapitre 3 §3. 2. 3). Il est possible que cette baisse soit corrélée à une migration d'individus;
- 4) s'il y a migration annuelle pour la reproduction, la majorité des individus matures de la population devraient migrer en même temps. La mise en évidence du déplacement d'un individu peut être considérée comme représentative d'un groupe d'individus.

Les mesures des paramètres environnementaux enregistrées par le tag peuvent ensuite être comparées aux paramètres environnementaux d'une région ou site connu (Arnold et Dewar, 2001). Le processus pour faire correspondre les positions géographiques aux mesures environnementales peut être réalisé de manière analytique,

déductive ou les deux (Hunter *et al.*, 2003 ; Neuenfeldt *et al.*, 2007). Par exemple, les positions géographiques peuvent être estimées en utilisant le niveau de lumière pour déterminer la latitude et la longitude (Block *et al.*, 2001). En effet, la longueur du jour permet de déterminer la latitude, et la longitude est déterminée en faisant correspondre l'heure locale au zénith. Pour les autres paramètres environnementaux, les techniques de géolocalisation peuvent établir où se trouve l'animal ou, au contraire, où il ne se trouve pas (Righton et Mills, 2008).

#### 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

#### 2. 1. OBSERVATION EXTERNE DES ORIFICES GÉNITAUX

Pendant la période de reproduction, les orifices génitaux externes des mérous géants sont gonflés et de couleur rouge (Figure 33). Au cours des pêches, l'orifice génital de chaque individu a été observé et son aspect (gonflé et rouge, ou normal) a été noté ainsi que la date de l'observation.



**Figure 33**: Orifices génitaux de mérou géant (*Epinephelus itajara*) photographiés en période de reproduction en Floride (à gauche) et le reste de l'année (à droite)

#### 2. 2. Prélèvements des gamètes

Sur les poissons pêchés, un tube de 3 mm de diamètre est inséré dans la fente génitale du poisson afin de prélever les gamètes. La deuxième extrémité du tube est reliée à une pompe manuelle provoquant une aspiration. Les gamètes sont aspirés dans le tube (Figure 34).



**Figure 34** : Prélèvement des gamètes d'un mérou géant (*Epinephelus itajara*) par voie externe réalisé en Floride (États-Unis)

Les gamètes sont ensuite placés dans un tube fermé, dans du formol à 10% pour conserver l'échantillon jusqu'à son analyse.

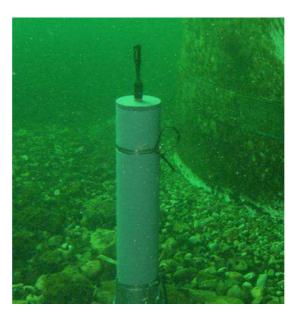
Aucune gamète n'a été prélevé, la suite du protocole n'est donc pas décrit (voir discussion § 3).

#### 2. 3. SUIVI ACOUSTIQUE

Deux types de suivis ont été mis en place pour écouter les sons émis par les mérous géants, un suivi stationnaire et permanent à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et un suivi occasionnel nocturne autour des îlets Rémire.

#### 2. 3. 1. Les écoutes à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable

Les enregistreurs DSG, anciennement appelés LARS (Long-Term Acoustic Recording System), permettent d'enregistrer les sons dans l'eau (Figure 35). Ce sont des microprocesseurs installés dans un caisson étanche et connectés à un hydrophone. Une carte mémoire (de type compact flash) permet d'enregistrer les sons dans une gamme de fréquences voulue, entre 10-100 Hz pour les mérous géants.



**Figure 35**: Photo d'un enregistreur DSG posés au fond de l'eau sur un site d'agrégation des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Floride

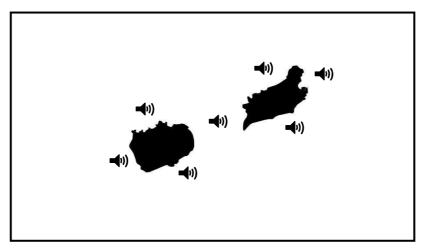
Un hydrophone de ce type a été attaché à un corps mort de 150 kg préalablement coulé au milieu du site de vie principal des mérous géants de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable. Aucune bouée de surface n'a été installée pour éviter le vol du matériel par les pêcheurs venant illégalement à la réserve. Cependant, pour faciliter la récupération du matériel, un parcours sous-marin a relié ce corps mort, à la bouée d'amarrage présente sur le site de la réserve.

L'hydrophone a du être mal fixé au corps mort. Il s'est détaché et a été retrouvé huit mois plus tard sur une plage du Texas.

#### 2. 3. 2. Les écoutes aux Îlets Rémire

Un deuxième type d'enregistreur portatif cette fois, le MicroTrack II, a été relié à un hydrophone HTI-96-MIN (High Tech, Inc) avec 10 mètres de câble pour écouter les sons des organismes marins à partir d'une embarcation.

Afin de localiser un regroupement éventuel pour la reproduction autour des îlets Rémire, quatre stations par île ont été prospectées (Figure 36), excepté à l'îlet La Mère, de périmètre plus grand, où une station supplémentaire a été ajoutée. Au total 20 stations ont été effectuées. A chaque station, deux enregistrements de 5 minutes espacés de 5 minutes ont été effectués. Le temps passé par station est donc d'un quart d'heure pendant lequel les moteurs du bateau sont à l'arrêt pour éviter toute perturbation sonore.



**Figure 36**: Exemple de répartition des stations d'écoute nocturnes des mérous géants (*Epinephelus itajara*) autour des Mamelles

La période de reproduction de l'espèce en Guyane étant inconnue, ce suivi acoustique devait être répété deux fois par mois pendant un an à compter du 13 septembre 2011, la nuit.

Pour des raisons logistiques (panne du matériel), humaines et la dangerosité de la navigation nocturne, ce suivi a été interrompu au bout de trois sorties.

#### 2. 4. SUIVI DES MIGRATIONS

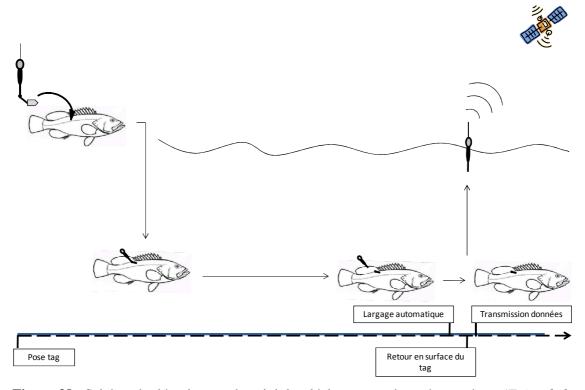
#### 2. 4. 1. Les balises satellites

Des tags satellitaires, ou pop-up (Mk10-PAT tag, Wildlife computers), ont été installés sur des mérous géants pour étudier leurs déplacements - migrations. Ces tags sont équipés de capteurs de niveau de lumière, température et pression et enregistrent ces paramètres à une fréquence et à une durée choisies par l'expérimentateur.



Figure 37 : Tag satellitaire Mk10-PAT tag (Wildlife computers)

Le tag de forme cylindrique se termine par une petite bouée qui permet au matériel de flotter lorsqu'il se détache de l'animal (Figure 37). Le tag est relié par un câble (0,2 cm de diamètre) à une lame en titane qui permet l'insertion et l'accroche du dispositif dans l'animal. Le tag est programmé pour déclencher, à une date choisie, une corrosion rapide du câble, libérant le matériel de l'animal. En surface, le pop-up émet un signal, reçu par les satellites Argos, ce qui permet sa localisation et le transfert des données enregistrées (Figure 38).



**Figure 38** : Schéma du déroulement du suivi des déplacements des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française au moyen de tag satellitaire PAT-tag

Tous les paramètres du pop-up se programment grâce au logiciel Mk10-host :

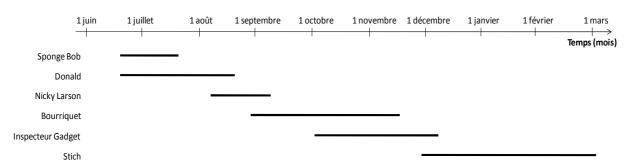
- la date de mise en route du matériel ;
- la fréquence de mesure et d'enregistrement des paramètres ;
- les données transmises : les données envoyées aux satellites correspondent au pourcentage de temps journalier (24h) passé à différentes classes de profondeur ou de température ;
- le largage anticipé: si le poisson reste à une même profondeur pendant plusieurs heures, il est alors considéré comme mort. La profondeur du plateau Guyanais variant très peu et le mérou étant un poisson démersal, le largage prématuré a été réglé à 192 h si la profondeur reste constante (± 1 m);

- la date et l'heure du largage automatique du matériel.

Afin de maximiser les chances de détecter la migration d'un individu et conformément aux hypothèses émises en introduction :

- seuls les individus ≥ 140 cm ont été équipés de PAT-tag ;
- les mérous géants ont été équipés de tags satellites sur une période de 8 mois, entre les mois de juillet et février, couvrant la période de migration la plus probable;
- 1 à 2 individus ont été suivis simultanément durant toute la durée de migration potentielle ;
- les balises ont été programmées sur des durées comprises entre 30 et 94 jours, de façon à multiplier les chances de recevoir des données (plus le temps entre la pose de la balise et son largage est long, plus les probabilités de récupération des données sont réduites).

La planification a donc été la suivante (Figure 39) :



**Figure 39**: Programme de suivi par tag satellite des déplacements de 6 mérous géants de Guyane au cours de l'année 2013

#### 2. 4. 2. Traitement des enregistrements

Dès que la balise est en surface et tant qu'elle dispose de suffisamment de batterie, elle transmet le résumé des données qu'elle a enregistrées aux satellites ainsi que sa position GPS. Ainsi, la localisation du point de largage de la balise est connue. Cette information est essentielle pour déterminer si oui ou non, le mérou géant a effectué un déplacement. Cette localisation est plus ou moins précise (Tableau XIII).

Tableau XIII : Précision estimée de la localisation des balises satellites de type Argos

Classe de localisation	Erreur estimée (m)
3	< 250
2	[250; 500]
1	[500; 1500]
0	>1500
A/B	Pas d'estimation précise

Les données reçues sont décodées et analysées par l'entreprise CLS (Collecte Localisation Satellites) qui estime les trajectoires en combinant un modèle de mouvement des poissons, les données de niveau de lumière, les mesures de température et les contraintes de profondeurs (Anonymous, 2013). Les trajectoires résultantes minimisent les erreurs de localisation Les intervalles de confiance (IC) des localisations sont représentés sur les cartes par des ellipses grises foncées (IC = 50%) et des ellipses grises claires (IC = 95%).

Par ailleurs, les capteurs fournissent des données de température et de profondeur. La température des eaux Guyanaise étant constante toute l'année (Chapitre 1 § 0), toute variation de température significative sera considérée comme une évidence de déplacement du poisson hors des eaux guyanaises. Enfin, le plateau Guyanais présente de faibles variations de profondeur (Moguedet, 1972). Des variations de profondeurs entre 1 et 20 mètres seront considérées comme le signe d'un déplacement des individus entre les sites rocheux côtiers de Guyane et au-delà de 20 mètres, une évidence de déplacement plus au large ou hors de Guyane.

### 3. Une reproduction en Guyane française?

#### 3. 1. RÉSULTATS

#### 3. 1. 1. Développement gonadique

Parmi les 549 mérous géants capturés entre mai 2010 et décembre 2013, aucun ne présentait un orifice génital avec les caractéristiques extérieures d'un individu en phase de reproduction. Aucun abdomen particulièrement gonflé, pouvant refléter la présence d'un développement gonadique, n'a été observé.

La fente génitale des poissons, dans laquelle doit être insérée le tuyau pour le prélèvement des gamètes, n'était pas développée. L'insertion du tuyau n'a été possible dans aucun individu.

#### 3. 1. 2. Les sons des mérous géants lors de la reproduction

Les enregistrements de mérous géants de l'hydrophone n'ont pas été analysés, son détachement ayant eu lieu juste après la pose du matériel.

Les sorties nocturnes autour des îlets Rémire ont permis d'acquérir 3h34 d'enregistrements sonores en septembre et octobre 2011. Aucun son de mérou n'a été entendu sur ces bandes sons.

Aucune des méthodes usuelles pour mettre en évidence l'existence d'une reproduction chez le mérou géant n'a donc abouti.

## 3. 2. AUCUN RÉSULTAT : ÉCHEC DE L'ÉCHANTILLONNAGE OU VÉRITABLE CONSTAT ?

La réserve naturelle de l'île du Grand Connétable avait été identifiée comme le site potentiel de reproduction des mérous géants en Guyane française en raison de l'abondance de mérous géants constatée à chaque fin d'année (Hansen, com. pers). Les pêches scientifiques menées au sein de la réserve, n'ont pas permis de trouver des individus avec un orifice génital particulièrement gonflé et rouge, comme il l'est en saison de reproduction. Par ailleurs, les tentatives d'insertion d'un tube pour prélever les gamètes ont toutes échouées. Il est très difficile de prélever par voie externe les gamètes des individus qui ne se sont pas reproduit au moins une fois (Sadovy, com. pers). D'ailleurs, Koenig et Coleman (2013) ont étudié les prélèvements gonadiques des mérous géants sur leurs sites de reproduction et spécifient que les mâles et les immatures sont plus difficiles à échantillonner que les femelles. Cependant, même si les prélèvements sont difficiles sur les mâles, le sperme s'écoule de l'orifice génital lorsque l'abdomen est comprimé, ce qui permet de les sexer. Le spermiducte ou l'oviducte se forment au moment de la maturité sexuelle (Johnson et al., 1998). Ainsi, il est probable que les individus échantillonnés en Guyane française ne se soient jamais reproduits, ce qui expliquerait l'échec du prélèvement de gamète.

Par ailleurs, les pêcheurs locaux n'ont pas identifié la saison de reproduction des mérous géants en Guyane. Pourtant, les pêcheurs et les usagers de la ressource halieutique connaissent habituellement très bien la biologie des espèces qu'ils pêchent et notamment les saisons de reproduction car les gonades des poissons sont alors développées et facilement identifiables par tous. Tous les pêcheurs interrogés, récréatifs ou professionnels, déclarent n'avoir jamais pêché de mérou géant avec des « œufs », ce qui laisse supposer que les mérous géants de Guyane ne rentrent pas dans un cycle de développement gonadique.

Les facteurs déclenchant le développement des gonades sont peu connus. Si la reproduction est sous l'influence de facteurs environnementaux (température, durée du jour et de la nuit) ou de facteurs physiologiques (hormones), la maturité sexuelle sera atteinte au même moment ou avec une variabilité inter individuelle.

L'augmentation de la photopériode a été décrite comme un facteur déclenchant du développement gonadique chez *Epinephelus morio* (Johnson *et al.*, 1998). Le cycle de la lune semble également intervenir dans la reproduction puisque cela influence le rythme de ponte chez beaucoup d'espèces de poissons (Takemura *et al.*, 2010). En Guyane, la photopériode, comme la température, sont quasiment constantes tout au long de l'année, ce qui pourrait ne pas déclencher de reproduction.

Dans le cas contraire, les facteurs déclenchant le développement gonadique pourraient être les variations de salinité (mais cela n'a pas été reporté dans la littérature scientifique), ou une induction hormonale. En effet, les changements de sexe chez les mérous protogynes peuvent être induits par des androgènes (testostérone) (Johnson *et al.*, 1998 ; Yeh *et al.*, 2003) et l'ovulation par des gonadotropines (Kuo *et al.*, 1988 ; Marino *et al.*, 2003). Cependant, pour Shapiro (1987), le changement de sexe chez les mérous (protogynes ou protandriques) n'intervient pas à une taille ou un âge précis (Liu, 1944) mais est plutôt induit par un facteur social, c'est-à-dire la présence ou l'absence du sexe opposé dans le groupe social, et plus particulièrement, par la disparition de cet individu (Liu et Sadovy, 2004). La hiérarchie sociale intervient également (Baroiller *et al.*, 1999), ainsi, pour les mérous protogynes, la disparition d'un mâle dans le groupe social va induire le changement de sexe de la femelle dominante (Baroiller *et al.*, 1999).

Cependant, le groupe social interagit par *stimuli* visuels (Ross *et al.*, 1983 ; Ross, 1987). La turbidité du milieu marin guyanais empêche ces interactions visuelles et pourrait alors altérer la reproduction des mérous géants.

Trois explications sont possibles suite à ces constats.

(1) Il y a une omission de reproduction des mérous géants en Guyane française.

Les omissions de reproduction se rencontrent particulièrement chez les poissons d'eau douce mais ce phénomène existe aussi chez les poissons marins (Rideout *et al.*, 2000). L'omission de reproduction peut être temporaire ou permanente et les mécanismes inductifs dépendent du moment d'interruption du cycle de développement des gamètes (Rideout *et al.*, 2005). Il peut y avoir un problème, avant la saison de reproduction, dans la vitellogenèse ('resting') ou un problème au niveau des ovocytes entrant en vitellogenèse ('reabsorbing'), souvent causé par des facteurs non favorables comme une température trop basse ou une sous-nutrition (Rideout *et al.*, 2005). Pendant la saison de reproduction, les gamètes matures ne sont pas toujours expulsés (le 'retaining') à cause de mauvaises conditions sociales.

En Guyane, à aucun moment de l'année, des gamètes développés n'ont été observés dans les mérous géants. Il est donc possible que les gonades ne se développent pas. Cependant, la mise en évidence d'une omission de reproduction est difficile (Rideout *et al.*, 2005) et nécessite souvent le sacrifice du poisson pour faire une analyse histologique des gonades. La taille des immatures est un bon indicateur d'omission de reproduction (Rideout *et al.*, 2005) car les grands immatures peuvent raisonnablement être considérés comme des adultes non reproducteur (Burton, 2008). Cependant, il est difficile de distinguer les immatures (qui n'ont jamais pondu) des individus non reproducteurs (qui se sont reproduits au moins une fois dans leur vie), et seules des analyses histologiques permettraient de confirmer leur statut. La meilleure méthode pour mettre en évidence une omission de reproduction chez des poissons en milieu naturel est de suivre leurs déplacements (Rideout, 2011).

Le manque de nourriture est la cause la plus fréquente d'omission de reproduction, mais en Guyane, cela ne peut-être considéré comme le facteur limitant, les poissons à la côte étant présents en abondance (Brichet, 2010). Plusieurs autres facteurs peuvent influer sur la reproduction, comme une forte concentration de congénères durant la saison de reproduction, le contrôle par des phéromones (Swingle, 1955) ou le manque de mâle dans la population (Trippel et Harvey, 1990). Cependant ce phénomène réduit le nombre d'individus reproducteurs durant une année, mais ne provoque pas une omission de reproduction chez tous les individus. Les facteurs environnementaux, comme l'acidification de l'eau, l'exposition à des polluants, le bas niveau d'oxygène dissous ou la salinité peuvent provoquer une omission de reproduction permanente

(Lam et~al., 1978; McFarlane et Franzin, 1978; Rideout et~al., 2005). Chez les mérous, les omissions de reproduction sont également décrites pour un Epinephelidae, Hyporthodus~octofasciatus~dans les eaux tempérées d'Australie (Wakefield et~al., 2013) où la température serait plus basse que les températures requises pour le développement gonadique. En Guyane, la température de l'eau est de  $28 \pm 1$ °C toute l'année. La température semble alors optimale pour la reproduction, et pourrait induire, au contraire, une reproduction en continue, mais des «œufs» pourraient être observés régulièrement, ce qui n'est pas le cas. Il est alors possible que le manque de saisonnalité contrastée bloque le développement gonadique chez les mérous géants.

Wakefield *et al.* (2013) expliquent le maintien des populations de mérous non reproducteurs grâce à l'apport de larves par le courant. Des sites de ponte étant présumés au nord du Brésil, le maintien de la population de mérous géants en Guyane pourrait être la conséquence de l'apport de larves transportées par le courant nord du Brésil à partir de ces sites. Cet apport de larves en provenance du Brésil corroborerait les résultats de Benevides *et al.* (soumis) soulignant la proximité génétique entre ces deux populations. L'hypothèse d'apport de larves par le courant est également avancée pour le maintien de la population de la crevette *Farfantepenaeus subtilis* en Guyane (Lampert, 2011). D'ailleurs, il est à noter que le courant nord du Brésil, d'une vitesse comprise entre 30 et 200 cm.s<sup>-1</sup> (Rockwell Geyer *et al.*, 1991 ; Baklouti *et al.*, 2007) ne permettrait certainement pas l'autorecrutement de larves sur un site de ponte guyanais, mais amènerait plutôt ces larves vers le Suriname et le Guyana.

#### (2) Le site d'agrégation des mérous géants de Guyane se situe plus au large.

Aucun site étudié présentant les caractéristiques de regroupement annuel pour la reproduction n'a été détecté. De plus, les pêcheurs n'ont pas connaissance d'une saison de reproduction chez les mérous géants. Le site de reproduction pourrait alors se situer plus au large, dans des eaux plus profondes. Les sites d'agrégation peuvent être des épaves, des récifs artificiels ou des fonds rocheux naturels (Sadovy et Eklund, 1999). Les fonds de Guyane française sont très peu connus à cause de la turbidité de l'eau et du fait que la nature des fonds sur les cartes marines a été établie par la méthode du plomb suiffé, pouvant engendrer de mauvaises interprétations entre les fonds rocheux ou les fonds de vases dures. Des campagnes acoustiques réalisées en 2011 et 2012 n'ont mis en évidence aucune zone rocheuse plus au large entre Cayenne et l'Oyapock (Marchetti et al., 2012). Le site éventuel de reproduction des mérous géants pourrait alors se localiser plus à l'ouest entre Kourou et Saint Laurent du Maroni. Cependant, lors des

campagnes scientifiques de chalutage réalisées sur le plateau continental de Guyane entre 1975 et 2006 (données Ifremer), un seul mérou géant a été capturé. Il y a donc peu de chance pour qu'un site de reproduction soit localisé sur le plateau guyanais, mais les connaissances et les données acquises lors de cette étude ne permettent pas de rejeter définitivement cette hypothèse. Il faut continuer à explorer le plateau continental guyanais.

(3) Les mérous géants migrent hors de Guyane pour se reproduire.

Si la reproduction n'a pas lieu en Guyane, il est possible que les mérous géants migrent pour se reproduire. Les agrégations de ponte les plus proches seraient devant l'état de Pará au Brésil (Giglio et Gerhardinger, com. pers.) Des analyses génétiques à partir d'ADN mitochondrial et un plus grand nombre de comparaisons sont nécessaires pour affiner ces résultats, mais l'hypothèse la plus probable serait celle d'une reproduction commune entre les populations de Guyane et du nord du Brésil sur les sites identifiés de l'état de Pará. Les autres sites de reproduction des mérous géants connus se situent dans le golfe du Mexique, dont le plus proche, en Colombie, est à plus de 2900 km de Cayenne. La plus grande distance de migration pour la reproduction mis en évidence à ce jour est de 436 km en Floride (Ellis, 2013), et rend probable, en terme de distance, la migration nord brésilienne.

# 4. À LA RECHERCHE DU SITE ET DE LA PÉRIODE DE REPRODUCTION...

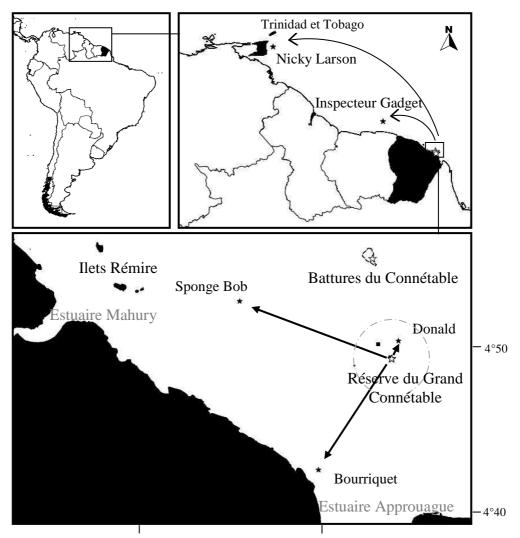
#### 4. 1. RÉSULTATS

#### 4. 1. 1. Suivi satellitaire des mérous géants de Guyane française

Cinq mérous géants ont été équipés avec une balise satellite.

Sur les 5 balises satellites déployées, trois se sont larguées avec succès et deux ont été larguées avec un décalage par rapport à la programmation (

Tableau **XIV**). Cependant, 100% des balises ont émis une position après leur largage (prématuré ou non) ce qui a permis de localiser l'animal à cet instant (Figure 40). Seules 3 balises ont transmis des enregistrements exploitables (dont un avait très peu de données) et deux présentaient des données dites corrompues, inexploitables.



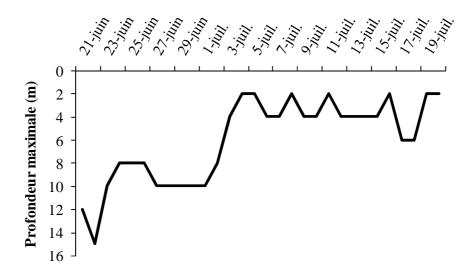
**Figure 40**: Déplacements de 5 mérous géants (*Epinephelus itajara*) capturés en Guyane française. Etoile blanche : site de marquage, étoile noire, site du mérou géant lors du largage de la balise satellite

**Tableau XIV**: Information sur la capture et le suivi satellitaire de cinq mérous géants (*Epinephelus itajara*) équipés en Guyane française (taille, localisation, date et durée du marquage, localisation de l'animal à l'arrivée et distance parcourue)

	Sponge Bob	Donald	Nicky Larson	Bourriquet	Inspecteur Gadget
Taille (cm)	140	150	145	148	152
Site marquage	Réserve	Réserve	Réserve	Réserve	Battures
Coordonnées géographiques	4°49,432' N 51°56,117' O	4°49,432' N 51°56,117' O	4°49,432' N 51°56,117' O	4°49,432' N 51°56,117' O	4°55,154' N 51°57,176' O
Date marquage	21/06	21/06	02/08	30/08	14/09
Durée programmée (jours)	30	63	38	81	85
Durée effective (jours)	30	63	79	81	18
Coordonnées géographiques arrivée	4°52,740' N 52°04,500' O	4°50,460' N 51°55,740' O	10°32,440' N 60°38,535' O	4°43,088' N 52°00,153' O	6°32,353' N 54°45,306' O
Distance au point de largage (km)	16	2	1150	14	360
Profondeur min (m)	0 - 2	0 - 2		0 - 2	0 - 2
Profondeur max (m)	15 - 20	25 - 30		8 - 10	25 - 30
Température min (°C)	27	27		27	27
Température max (°C)	29	30		30	30

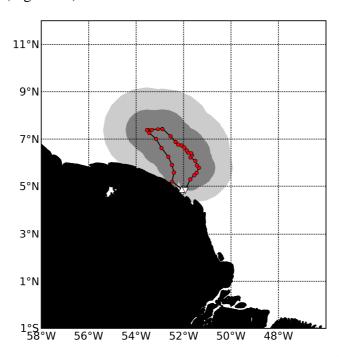
#### Sponge Bob

Cet individu se trouvait à 16 km du site de marquage lorsque la balise s'est détachée, un mois après sa capture (Figure 40). Il est resté à de faibles profondeurs (< 10 m) avec de brefs passages entre 10 et 15 m les deux premiers jours (Figure 41). La température pendant les 30 jours d'enregistrements était stable et autour de 28°C.



**Figure 41**: Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant (*Epinephelus itajara*) Sponge Bob du 21 juin au 21 juillet 2013

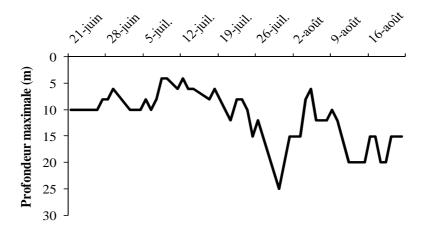
Le traitement des données réalisé par CLS suggère un déplacement de l'individu vers le nord-ouest (Figure 42).



**Figure 42** : Interprétation de déplacement du mérou géant Sponge Bob réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag

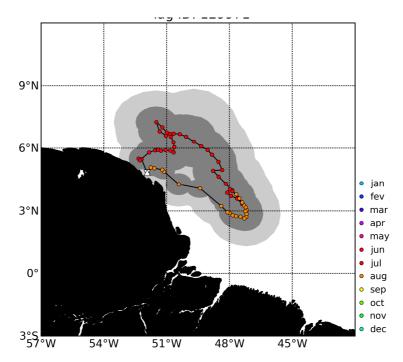
#### Donald

Deux mois après sa capture, ce mérou était à 2 km au nord du site de marquage (Figure 40). Durant 1 mois, il ne dépasse pas les 10 m de profondeur, puis il fait occasionnellement des passages à des profondeurs allant jusqu'à 20 - 25 m durant le mois qui suit (Figure 43). La température durant ces 2 mois était comprise entre 27 et 30°C.



**Figure 43**: Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant (*Epinephelus itajara*) Donald du 21 juin au 23 août 2013

Le traitement des données réalisé par CLS suggère un déplacement de l'individu vers le sud-est (Figure 44).



**Figure 44**: Interprétation de déplacement du mérou géant Donald réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag

#### Nicky Larson

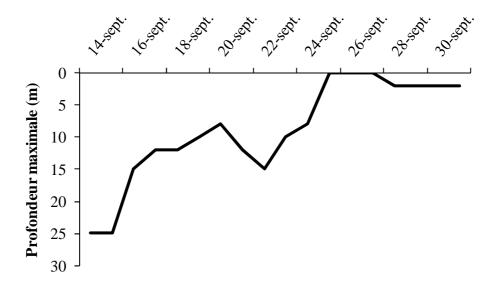
Le pop-up inséré dans ce mérou s'est détaché le 20 octobre 2013, 41 jours après la date prévue. Les données enregistrées par la balise étaient inexploitables, mais un déplacement de plus de 1150 km vers Trinidad et Tobago a été mis en évidence (Figure 40).

#### **Bourriquet**

Cet individu a été localisé à 14 km au sud de son site de capture 2,5 mois après sa capture, dans les mangroves près de l'estuaire de l'Approuague (Figure 40). Les enregistrements de la profondeur et de la température n'ont pas fonctionné correctement, les données acquises sont donc limitées, mais ce mérou est resté dans des températures comprises entre 26 et 28°C et n'a pas excédé une profondeur de 8m.

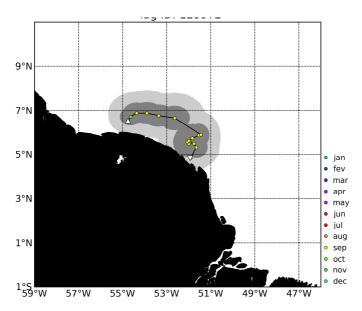
#### Inspecteur Gadget

Seul individu équipé aux Battures du Connétable, il a été localisé à 360 km, 18 jours après sa capture dans les eaux du Suriname (Figure 40). Il se déplace sur des fonds inférieurs à 10 m pendant plus de 80% du temps, mais est également resté sur des fonds de 25 m (Figure 45).



**Figure 45**: Profondeur maximale journalière enregistrée par une balise satellite inséré sur le mérou géant (*Epinephelus itajara*) Inspecteur Gadget du 14 septembre au 2 octobre 2013

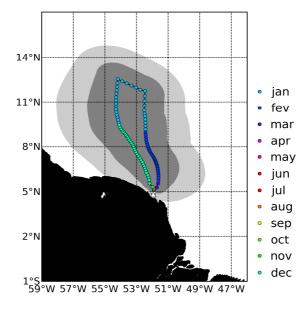
Le traitement des données réalisé par CLS suggère un déplacement de l'individu vers le nord-ouest (Figure 46).



**Figure 46**: Interprétation de déplacement du mérou géant Inspecteur Gadget réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag

#### 4. 1. 2. La balise Stitch

Une sixième balise a été perdue lors de la pose, mais est restée active. La balise, coulée au Grand Connétable le 29 novembre 2013, a refait surface à la date prévue (94 jours plus tard), 2 km plus loin. La balise, est donc restée sur le site du Grand Connétable. CLS a fourni une interprétation des paramètres enregistrés avec une estimation de déplacement (Figure 47).



**Figure 47**: Interprétation de déplacement réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag resté à mi profondeur à la réserve de l'île du Grand Connétable pendant 3 mois

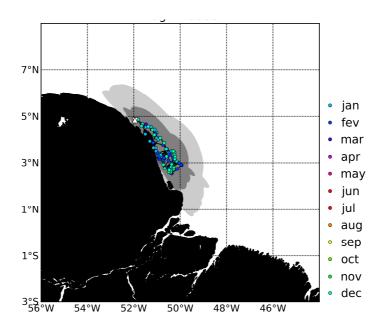
#### 4. 2. DISCUSSION

4. 2. 1. Peut-on suivre les routes migratoires des mérous géants avec les PAT-tags ?

La pose de la dernière balise satellite 'Stitch' a échoué provoquant la perte du matériel à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, site principal de marquage des mérous géants avec des tags satellites. Cette balise, n'avait pas refait surface, le poids du système d'attache étant plus important que la portance de la bouée. La balise a cependant refait surface à la date initialement programmée, toujours sur le site de l'île du Grand Connétable, ce qui laisse supposer qu'elle n'avait pas bougé durant les trois mois où elle est restée sous l'eau.

Les données ont été envoyées à CLS, sans les informer que le matériel n'avait pas été attaché à un animal, pour ne pas influencer leurs interprétations. Cela a permis de vérifier la validité des trajectoires estimées à partir du niveau de lumière.

Les niveaux de lumière enregistrés ont été interprétés comme si la balise effectuait un déplacement d'environ 850 km vers le nord puis revenait sur le site de l'île du Grand Connétable alors qu'elle n'a pas quitté le site. De plus, les caractéristiques de vie des mérous géants n'ont pas été prises en compte pour l'interprétation des enregistrements. En effet, cette espèce est territoriale et sédentaire. Les déplacements sur de longues distances ne sont pas à exclure, mais le fait qu'un individu se déplace en permanence pendant un mois pour revenir le jour du largage de la balise à son site initial est très peu probable. De plus, les mérous géants étant des poissons démersaux, les chances qu'ils soient localisés à 5 m de profondeur sur des fonds de 4000 m sont faibles. Une nouvelle interprétation tenant compte de ces caractéristiques a été demandé à CLS, à savoir un forçage du modèle avec le paramètre de profondeur. La profondeur des individus a été considérée comme étant la profondeur maximale à  $\pm$  10 m. Les estimations de trajectoires réalisées par CLS avec ces critères sont plus réalistes, mais les enregistrements de la dernière balise sont toujours interprétés par un déplacement (Figure 48).



**Figure 48**: Interprétation de déplacement réalisé par CLS à partir du niveau de lumière, de la température et de la profondeur enregistrés par un PAT-tag resté à mi profondeur à la réserve de l'île du Grand Connétable pendant 3 mois. La profondeur enregistrée par le PAT-tag est considérée comme celle du fond de la mer à  $\pm$  10 m près

Quand les distances de migration sont trop courtes, la turbidité amoindrie la transmission de la lumière dans la colonne d'eau rendant les données enregistrées par le capteur peu fiables (Welch et Eveson, 1999; Hill et Braun, 2001; Hunter et al., 2003). De même, lorsque le poisson fait des migrations verticales au crépuscule (Metcalfe, 2001), les erreurs de géolocalisation peuvent être également trop importantes pour obtenir un positionnement précis et des méthodes plus discriminantes sont requises (Righton et Mills, 2008). L'interprétation des trajectoires des poissons démersaux est encore plus complexe cependant l'enregistrement de paramètres environnementaux comme la profondeur (Godo et Michalsen, 2000), le balancement des marées (Hunter et al., 2003) ou encore les mesures de salinité (Neuenfeldt et al., 2007) permettent d'estimer la position d'un poisson. Des imprécisions peuvent également survenir à cause du comportement du poisson marqué. Par exemple, la méthode de localisation par les marées (TLM) dépend du fait que les poissons démersaux restent au fond de l'eau pendant une longue période et donc permettent les comparaisons entre les marées observées et l'heure collectée par la balise. Pour les raies, les espèces de mi-profondeur ou encore les mérous géants, cette technique basée sur les marées n'est pas optimale (Hunter et al., 2003 ; Hunter et al., 2005). Souvent, la géolocalisation est améliorée en combinant plusieurs variables dans l'analyse comme le niveau de lumière et la température de surface (Block et al., 2001), les niveaux de marée avec la profondeur et la température (Hunter et al., 2003) ou encore la salinité associée à la température et la profondeur (Neuenfeldt et al., 2007).

Cependant, au vu des analyses de la balise Stitch, la combinaison de la profondeur et du niveau de lumière, n'a pas été suffisant pour estimer correctement la position des mérous géants. Les déplacements de Sponge Bob, Donald et Inspecteur gadget ne sont donc pas fiables et ne peuvent donc pas être pris en compte. Seules les positions GPS des balises lors du détachement de l'animal et les profondeurs enregistrées sont des indicateurs pour étudier les déplacements des mérous géants.

#### 4. 2. 2. Déplacements des mérous géants

L'objectif de l'utilisation des balises satellitaires était d'identifier les déplacements des mérous géants de Guyane française.

Contrairement à ce qui a été mis en évidence avec les tags spaghetti (Chapitre 1 § 4. 1. 1), à savoir le caractère sédentaire des mérous géants, les balises satellites ont pour la plupart montré un déplacement des individus (localisation du poisson lors du largage de la balise et interprétation des profondeurs enregistrées).

Sponge Bob a été localisé à 16 km du site de marquage avec une précision comprise entre 250 et 500 m. Malgré les forts courants de Guyane (Rockwell Geyer *et al.*, 1991; Baklouti *et al.*, 2007), la balise ne peut faire un tel déplacement sous l'eau entre le moment où elle se détache de l'animal et son arrivée en surface. Il devait donc se trouver à la position du lieu de largage de la balise, c'est à dire entre l'île du Connétable et les îlets Rémire.

Pour Donald, la balise s'est larguée à deux kilomètres de l'île du Grand Connétable, ce qui, avec les imprécisions de localisation de la balise et les courants marins, n'est pas considéré comme un déplacement. Cependant, les profondeurs atteignaient 25 m durant son suivi satellite et il était régulièrement enregistré à 20 m de profondeur pendant la seconde partie de son suivi. De telles profondeurs se trouvent uniquement aux Battures du Connétable ou plus au large. Bien que le site où il s'est rendu ne peut pas être affirmé, il est évident que ce mérou a quitté l'île du Grand Connétable pour aller plus au nord où le plateau continental guyanais atteint de plus grandes profondeurs.

Nicky Larson a été retrouvé à plus de 1100 km de son site de marquage, à Trinidad et Tobago. Le mauvais fonctionnement de cette balise remet en cause la fiabilité de ce déplacement. En effet, le poisson marqué a pu être embarqué dans un bateau et mis dans une cale, ce qui aurait bloqué la transmission satellite. Cependant, les ligneurs

Vénézuéliens (rentrant au Venezuela, près de Trinidad et Tobago), ne pêchent pas sur les sites rocheux côtiers. Les probabilités que ce poisson se soit déplacé par lui-même sont donc plus importantes.

Bourriquet a été localisé à 14 km au sud de l'île du Grand Connétable, dans la mangrove située à l'embouchure de l'estuaire de l'Approuague. Les courants marins Guyanais toujours orientés vers l'ouest ne peuvent pas expliquer le déplacement d'une balise satellite seule vers ce site. Le déplacement de cet individu de l'île du Grand Connétable vers l'estuaire de l'Approuague est donc validé.

Enfin, Inspecteur Gadget, le seul individu marqué aux Battures du Connétable, a été localisé à 350 km de ce site, au niveau du plateau continental du Suriname. Malheureusement, l'interprétation du profil de profondeur tend à supposer que cet animal n'a pas survécu suite à sa capture. Les conditions de remise à l'eau avaient été délicates et le poisson avait du être stimulé à plusieurs reprises pour qu'il regagne les fonds marins. En effet, cet individu a été capturé par 20 m de profondeur, ce qui provoque le gonflement de la vessie natatoire des poissons quand ils arrivent en surface. Un trou a du être réalisé dans la vessie natatoire, à deux reprises, afin que l'air s'en échappe. Son déplacement ne sera pas interprété comme une migration active mais comme une dérive dans le courant à cause du doute émis sur son état général de santé au moment du relâché.

#### 4. 2. 3. Une migration pour la reproduction?

Ainsi, sur cinq individus suivis, un n'a pas survécu, trois semblent s'être déplacés dans un rayon de 15 km autour du site de marquage et 1 aurait migré vers Trinidad et Tobago. A l'échelle de la Guyane, les déplacements se sont effectués vers le nord, vers le sud et vers l'ouest du site de marquage. Aucun mouvement vers l'est n'a été initié par les mérous géants. Cela est peut être dû aux forts courants marins provenant en sens inverse (Richardson *et al.*, 1994 ; Bourret *et al.*, 2005 ; Baklouti *et al.*, 2007).

Les directions et les distances de déplacements sont différentes pour chaque individu remettant en cause l'hypothèse de travail que le déplacement d'un individu serait représentatif des autres individus matures. Bolle *et al.* (2005) pensent en effet que généraliser les migrations de population à partir d'un petit nombre d'individus marqués est hasardeux car « occasionnellement des individus dévient fortement des tendances de migration générale de la population ». De plus, la période de suivi de Nicky Larson chevauchait, excepté sur une semaine, celles de Donald et de Bourriquet, qui eux, n'ont

pas du tout suivi les mêmes trajectoires. Soit la période de départ de Guyane pour la migration est très courte (une semaine), soit les individus n'étaient pas au même stade de développement gonadique (malgré des tailles similaires), soit les déplacements se font aléatoirement entre les individus.

Cependant, la migration de Nicky Larson vers Trinidad et Tobago ne peut pas être ignorée. Une question se pose, s'il y a une migration pour la reproduction, quels seraient les facteurs déclenchant cette migration et comment les mérous géants de Guyane pourraient savoir où aller ?

L'apprentissage de l'orientation des poissons est peu documenté dans la littérature, cependant, plusieurs paramètres semblent rentrer en jeux comme la mémoire spatiale, le changement de température, les niveaux de lumière, le sens des courants ou encore les odeurs (Odling-Smee et Braithwaite, 2003). L'apprentissage social est également un paramètre important (Brown et Laland, 2003; Odling-Smee et Braithwaite, 2003), surtout pour les mérous qui sont influencés par le groupe social pour la différenciation sexuelle (Shapiro, 1987). Les migrations sont définies comme un « comportement spécialisé et évolué pour les déplacements d'un individu dans l'espace » (Dodson, 1988). Les migrations seraient alors le fruit d'un apprentissage (Kieffer et Colgan, 1992). Pour les poissons retournant sur leur site de naissance pour leur frai, un apprentissage olfactif, le magnétisme terrestre ou le toucher, entre autres, sembleraient être les sens utilisés (Hasler et Scholtz, 1983; Morin *et al.*, 1989). Cependant, les larves de mérous géants, emportées par les courants océaniques, se développent loin de leur lieu de naissance, et il n'est pas démontré, malgré une fidélité à leur site de ponte (Koenig et Coleman, 2013), qu'ils retournent sur le site où ils sont nés.

La turbidité du milieu marin guyanais semble une nouvelle fois influer sur le comportement des mérous géants. La mémorisation de l'habitat peut se faire par l'olfaction ou par la détection des mouvements de l'eau avec les organes de la ligne latérale (von Campenhausen *et al.*, 1981 ; Teyke, 1989 ; Odling-Smee et Braithwaite, 2003). Par contre, le manque de visibilité empêche tout apprentissage par la vue (mémorisation spatiale, repère avec les niveaux de lumière, apprentissage social) (Biegler et Morris, 1996). Comment les mérous géants détecteraient-ils le moment de migrer dans un environnement peu variable (température et photopériode constante)? Comment sauraient-ils où aller, les premières structures rocheuses vers l'ouest étant à plus de 1100 km? Les mérous géants émettent des sons à basse fréquence lors de la ponte (Mann *et al.*, 2009). Une communication sonore pourrait être possible, cependant

cela impliquerait un degré de communication entre les individus très élaboré. De plus, le retour des individus est peu probable puisqu'aucun déplacement vers l'est n'a été montré (courant trop fort ?) et aucune recapture n'a été réalisée au-delà de deux ans (Chapitre 1 § 4. 1. 2). Si les individus migrent, ils ne reviennent pas en Guyane. Il n'y a donc pas de possibilité d'enseignement de la route migratoire des individus expérimentés aux plus jeunes.

Il reste encore beaucoup d'inconnu pour savoir si la migration de Nicky Larson est un comportement isolé ou représentatif de mouvements migratoires des mérous géants de Guyane.

#### 4. 2. 4. Période et site de reproduction des mérous géants de Guyane française

Les individus ont été équipés de balises satellites entre juin et décembre 2013. Le seul individu qui se serait déplacé sur de longues distances a été suivi de début août à fin octobre. Malheureusement, les enregistrements des paramètres environnementaux ont mal fonctionné. Il est donc impossible d'affiner la date à laquelle cet individu aurait quitté la Guyane. Toutefois, deux mérous géants marqués à l'île du Connétable ont été recapturés aux îles du Salut, 88 km plus loin entre fin juillet et début août, ce qui correspond à la pose du tag satellitaire sur cet individu. Ces trois déplacements indiqueraient une migration entre juillet et août, c'est-à-dire pendant la saison de reproduction à Belize (juin à octobre) et avant la saison de reproduction en Floride (août à octobre) et en Colombie (septembre à octobre) (Colin, 1989; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2006a; Koenig et Coleman, 2009). Si Nicky Larson effectuait une migration pour la reproduction, la période de migration en Guyane se situerait aux alentours du mois d'août.

Contrairement à ce qui était supposé, aucun mérou géant ne s'est déplacé en direction du Brésil. Si les mérous rejoignent un site d'agrégation pour la reproduction, celui-ci semblerait être dans les eaux claires des Caraïbes où la majorité des regroupements sont répertoriés. Sous cette hypothèse, la population des mérous géants de Guyane alimenterait les populations des Caraïbes par l'arrivée d'individus matures ne rejoignant pas la Guyane par la suite.

# 5. CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS POUR LA GESTION DE L'ESPÈCE

La taille à maturité sexuelle des mérous géants en Guyane reste inconnue et deux hypothèses s'opposent, à savoir une omission de reproduction ou une migration pour la reproduction. Une reproduction des individus en Guyane ne peut être exclue, mais toutes les observations et données récoltées lors de cette étude ne soutiennent pas cette hypothèse.

Les mérous géants dont la maturité sexuelle a été atteinte sont susceptibles de migrer pour rejoindre des sites d'agrégation. Dans cette étude, la migration, si elle est avérée, se produirait aux alentours du mois d'août et se ferait en direction du nord-ouest à Trinidad et Tobago, ou plus loin.

Les relations génétiques qu'il existe entre les populations d'Amérique du sud et de Floride ne sont pas connues. Pour le moment, faute de connaissance, les populations de mérous géants sont gérées séparément entre le Brésil, la Guyane et la Floride car elles sont considérées comme des stocks distincts (Craig et al., 2009). Cependant, il semblerait que le courant nord du Brésil amène en Guyane les larves de mérous géants pondus sur les sites d'agrégation situés devant les états de Pará et de Maranhão du Brésil. Ces larves se développeraient dans les mangroves Guyanaises et autour des sites marins rocheux jusqu'à leur maturité sexuelle où les mérous géants matures migreraient vers les Caraïbes. Les populations de l'Atlantique Ouest seraient alors toutes liées et la politique de conservation de l'espèce doit être réfléchie à une échelle internationale et non plus à une échelle nationale. Cartographier les migrations des populations de poissons marins est un prérequis pour le succès de la mise en place de plans de gestion des pêcheries (Hilborn, 1990 ; Horwood et al., 1998 ; Block et al., 2001 ; Åkesson, 2002 ; Hunter et al., 2004 ; Block et al., 2005 ; Righton et Mills, 2008).

S'il s'avère que les stocks de mérous géants se mélangent et que ces stocks sont gérés de façon différente, alors les mesures de gestion ne peuvent pas être efficaces (Stephenson, 1999). Au Brésil et en Floride, contrairement à la Guyane, cette espèce fait l'objet d'une interdiction totale de prélèvement. Aux Antilles, il n'existe pas de réglementation sur cette espèce car le mérou géant a disparu de ces régions. De temps en temps, un mérou géant est observé en Guadeloupe (Bouchon, com. Pers.), mais il est chassé par les pêcheurs sous-marins dès sa découverte. Si une migration des mérous géants de Guyane se confirme dans les prochaines années, une politique commune de

gestion de l'espèce entre le Brésil, la Guyane et les Caraïbes devra être envisagée. Il sera alors nécessaire de poursuivre le travail qui a été entamé sur le suivi des migrations des mérous géants.

## DYNAMIQUE DE POPULATION



### DYNAMIQUE DE POPULATION DES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE

#### 1. Introduction

Les populations de mérous géants ont drastiquement chuté à la fin des années 1980 à cause de la surpêche (McClenachan, 2009) ce qui a mené plusieurs pays à réguler voire à interdire la pêche de cette espèce : aux Etats-Unis depuis 1990 (NMFS, 2006) ainsi qu'au Brésil depuis 2002 (Hostim-Silva *et al.*, 2004 ; Gerhardinger *et al.*, 2006b). En Guyane, la pêche récréative et commerciale du mérou géant, espèce en danger critique d'extinction selon l'IUCN (2013) est toutefois autorisée.

En Guyane, les mérous géants sont majoritairement capturés à la ligne mais peuvent aussi faire l'objet de prélèvements accidentels dans des filets. Les pêcheurs rapportent une baisse de la fréquence et des tailles de capture depuis 1990. Cependant leurs observations ne peuvent être confirmées par le suivi officiel des débarquements commerciaux réalisé par l'Institut Français de l'Exploitation de la Mer (Ifremer) qui n'a commencé qu'en 2006, période trop courte pour conclure sur l'évolution temporelle des captures de mérou. La pêche commerciale des mérous géants n'est pas régulée, et représente 1 à 2% des débarquements totaux, avec une moyenne de 33 tonnes par an (données extrapolées, Ifremer). Aucune évaluation des prélèvements par pêche récréative n'a été réalisée. Cependant, depuis 2010, la pêche récréative est régulée par arrêté préfectoral (n°1641/2010) limitant les prises à un mérou géant par bateau et par sortie, afin d'éviter son commerce.

Jusqu'à présent, aucune étude écologique n'avait été menée sur les mérous géants en Guyane. Les connaissances proviennent de Floride et du Brésil depuis la fin des années 1990. Leurs caractéristiques biologiques (espèce longévive à croissance lente et à maturité sexuelle tardive) les rendent extrêmement sensibles à la surpêche (Sadovy et Severin, 1992 ; Coleman *et al.*, 1996 ; Koenig et Coleman, 2009). Pour évaluer l'impact de l'activité de pêche sur les mérous géants et préserver les stocks de l'épuisement, les connaissances sur la taille à maturité sexuelle, la biologie de la reproduction, l'âge, la distribution de taille et le taux de croissance, sont autant d'informations essentielles qui font défaut en Guyane.

Pourtant, l'estimation du stock de mérous géants doit être un objectif prioritaire pour leur gestion en Guyane. Les pêches scientifiques associées au marquage-recapture pourraient déboucher sur une estimation de la population, mais, à l'exception de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, l'espèce est soumise à une pêche commerciale non contrôlée partout ailleurs. La participation des pêcheurs au retour de tags est limitée provoquant des erreurs dans le calcul d'estimation de stocks (Miranda et al., 2002). De plus, toute estimation de population par marquage / recapture implique d'avoir de multiples connaissances sur l'espèce (recrutement, émigration, mortalité naturelle) qui sont autant d'informations manquantes en Guyane. L'extrême turbidité du milieu marin en Guyane ne permet aucune observation visuelle des poissons, cela quel que soit le moment de l'année. Pourtant, les méthodes traditionnelles pour étudier la biologie des poissons requièrent généralement une interaction directe avec les poissons (Baumgartner et al., 2006). L'identification et le comptage visuel par des méthodes vidéo ou par des plongeurs sont les méthodes communes dans les eaux claires et calmes (Holmes et al., 2006), avec une distance maximale d'observation de 15 mètres avec une lumière appropriée (Belcher et al., 2001; Langkau et al., 2012). Toutefois, les capacités à observer les poissons dans leur environnement naturel est difficile, voire impossible quand les eaux sont turbides (visibilité basse à extrêmement basse) (Tiffan et al., 2004). Dans ces conditions, la pêche est souvent la seule technique d'acquisition de données. Afin de déterminer des tendances significatives dans l'évolution des pêches du mérou géant, un minimum de 10 à 15 années sont nécessaires pour s'affranchir de la variabilité interannuelle. Pour pallier à la date récente du suivi des débarquements en Guyane et avoir une meilleure idée de leur évolution dans le temps, le carnet de notes de l'un des pêcheurs professionnels qui a ciblé le mérou géant depuis 1990 a été analysé. Ces données historiques comparées aux données officielles des débarquements de mérous géants de 2006 à 2013 ainsi qu'aux captures réalisées par les scientifiques de 2010 à 2013 permettront de calculer une tendance évolutive des stocks de mérous géants en Guyane française.

Il est cependant impossible de contrôler l'influence potentielle de la pêche sur le comportement naturel des poissons (Hubert *et al.*, 2012). C'est pourquoi l'utilisation de techniques qui n'affectent pas le comportement des poissons doit être privilégiée. Les systèmes acoustiques comme les échosondeurs ou les sonars multifaisceaux ne sont ni limités par le niveau de lumière, ni par la turbidité (Belcher et Lynn, 2000 ; Graham *et al.*, 2004 ; Kim *et al.*, 2005). Les sonars multifaisceaux à hautes fréquences, appelés

aussi « caméra acoustique » sont des instruments relativement nouveaux. Initialement utilisés pour l'inspection de structures, la surveillance sous-marine ou la détection de fuites et d'écoulement (Kang, 2011), ils sont aujourd'hui de plus en plus employés pour étudier l'écologie des populations des organismes marins. Leurs applications ont été adaptées aux pêcheries car ils comblent les lacunes des systèmes optiques (Moursund *et al.*, 2003). Ces caméras acoustiques délivrent des images de hautes qualités, proches des vidéos standards (Langkau *et al.*, 2012).

Un type de sonar appelé DIDSON (dual-frequency identification sonar) est principalement utilisé par les spécialistes halieutiques (Baumgartner et al., 2006; Holmes et al., 2006; Burwen et al., 2007; Maxwell et Gove, 2007; Boswell et al., 2008; Han et al., 2009; Pavlov et al., 2009; Burwen et al., 2010; Becker et al., 2011; Kang, 2011). Le sonar DIDSON a plusieurs fréquences possibles dont la plus haute, de 1,8 MHz, permet une très haute qualité d'image grâce à 96 faisceaux qui couvrent un angle d'ouverture latérale de 29°. La portée optimale à cette fréquence est de 12 m mais celle-ci peut être augmentée jusqu'à 30 m à une fréquence moindre de 1,1 MHz (Moursund et al., 2003). Cette caméra acoustique a été couramment utilisée en position statique horizontale ou verticale pour effectuer des comptages de poissons et autres organismes. Par exemple, Baumgartner et al. (2006); Baumgartner et al. (2010) et Burwen et al. (2010) ont compté le passage de saumons en déplacement ; Gledhill et al. (1996) ont mesuré l'abondance de poissons récifaux et Han et Uye (2009) ont comptabilisé l'abondance des méduses Aurelia aurita dans la colonne d'eau. A l'aide des outils informatiques associés à la caméra, il est également possible de mesurer les individus (Boswell et al., 2008; Becker et al., 2011; Kang, 2011) et d'étudier leurs comportements (Koslow et al., 1995; Rose et al., 2005; Pipal et al., 2010). Très peu d'études ont utilisé la caméra acoustique pour effectuer un comptage en déplacement. Seuls Pavlov et al. (2009) ont mis au point un double protocole, le premier avec la caméra en position statique et le deuxième avec la caméra en mouvement ce qui leur a permis d'étudier la distribution spatiale des truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*).

Bien que les études par caméra acoustique utilisent principalement le sonar DIDSON, il existe d'autres types de sonars multifaisceaux à haute fréquence comme les BlueView. La caméra acoustique BlueView semble aussi performante que le sonar DIDSON pour calculer l'abondance d'une espèce et caractériser son comportement (Khan *et al.*, 2012). Son angle d'ouverture latérale de 130° permet d'échantillonner un plus grand volume d'eau que le DIDSON (29° d'ouverture latérale) et sa portée

optimale est doublée (60 m) à une fréquence de 900 kHz. Selon la surface à étudier, il semble alors opportun d'utiliser la caméra acoustique de type BlueView.

L'utilisation de ces sonars multifaisceaux à haute fréquence semble donc être la technique la plus appropriée pour estimer l'abondance des mérous géants en Guyane. Une caméra acoustique de type DIDSON a déjà été déployée avec succès pour quantifier et mesurer les mérous géants en Floride dans un milieu turbide et peu accessible aux plongeurs, comme dans les mangroves (Frias-Torres et Luo, 2009). Il parait donc possible d'adapter cette technique à la Guyane. Toutefois, réaliser un comptage des mérous géants nécessite de prospecter tous les sites de vie de l'espèce dans la région. En Guyane, les habitats des mérous géants se situent entre 2 m et 20 m de profondeur et la surface à prospecter étant relativement étendue, la caméra acoustique de type BlueView semble la plus adaptée (portée optimale supérieure à la profondeur maximale des sites étudiés, angle d'ouverture latérale de 130°).

Bullock *et al.* (1992) ont étudié la croissance et l'âge des mérous géants dans le golfe du Mexique. Le plus vieil individu trouvé avait 37 ans pour 2 m de longueur. Il est cependant probable que la longévité soit supérieure, puisque l'étude de Bullock *et al.* (1992) a été menée après la forte diminution du stock du golfe du Mexique.

L'âge est usuellement déterminé chez les poissons grâce aux otolithes, ou 'pierres' formées par concrétion de carbonate de calcium (aragonite) dans l'oreille moyenne. Les stries de carbonate de calcium déposées sur les otolithes peuvent être discernées comme stries annuelles ou annuli, et sont donc utiles pour déterminer l'âge des poissons. Cependant l'obtention des otolithes nécessite la mise à mort du poisson ce qui est inapproprié pour les espèces en danger critique d'extinction (IUCN, 2013). D'autres structures comme les écailles, les épines ou les rayons épineux peuvent être utilisés sans avoir à sacrifier le poisson (Panfili et al., 2002). L'âge des esturgeons, des morues, parmi bien d'autres espèces et certaines espèces de mérous est communément déterminé en utilisant ces structures (McFarlane et Beamish, 1987; Rossiter et al., 1995; Wyanski et al., 2000; McFarlane et King, 2001; Paragamian et Beamesderfer, 2003; Penha et al., 2004; Debicella, 2005; Murie et al., 2009). De plus, les rayons épineux sont facilement collectés et travaillés (Brennan et Cailliet, 1989). Murie et al. (2009) ont validé l'utilisation des deux méthodes pour connaître l'âge des mérous géants de Floride en comparant l'âge obtenu par lecture des otolithes et des rayons épineux de mêmes individus âgés de 18 ans maximum. Si cette méthode est validée en Floride, la possibilité de déterminer l'âge des mérous géants par l'utilisation des otolithes ou des rayons épineux dans un milieu tropical tel que la Guyane reste à confirmer car les variations de croissance liées aux saisons sont peu marquées (Sparre et Venema, 1992). Dans le cadre de cette étude, la lecture des rayons épineux a été choisie.

Ainsi ce dernier chapitre a pour but d'étudier la dynamique de la population de mérous géants de Guyane française. Ce travail se décompose en plusieurs parties (1) étude de l'exploitation commerciale des mérous géants dans le but d'en dégager les tendances évolutives du stock de 1990 à aujourd'hui (2) comptage et mesure de tous les individus identifiés par caméra acoustique pour réaliser la première estimation de la population de mérous géants en Guyane et comparer les abondances entre les sites autorisés à la pêche et la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable où la pêche est strictement interdite (3) détermination de l'âge des mérous géants de Guyane et validation de la méthode dans un environnement équatorial (4) détermination des paramètres de croissance des mérous géants en Guyane et comparaison à ceux d'autres localités, (5) estimation de la mortalité totale des mérous géants en Guyane et (6) discussion sur l'impact potentiel de la pêche des mérous géants en Guyane française par rapport aux traits d'histoire de vie et à la mortalité.

# 2. MATÉRIELS & MÉTHODES

L'étude de la dynamique de population des mérous géants de Guyane a nécessité l'acquisition de données issues de diverses sources et études : données informelles ou officielles de la pêche professionnelle du mérou géant en Guyane, résultats des pêches scientifiques menées au cours de quatre années d'étude, détermination de l'âge des poissons ou encore utilisation d'une caméra acoustique, nouvelle technologie mise en œuvre pour estimer le nombre d'individus présents autour des îles de Guyane.

#### 2. 1. CARNET DE PÊCHE

L'analyse du carnet de pêche d'un pêcheur de mérou professionnel en activité depuis plus de 20 ans a permis de disposer d'un historique de captures et d'en dégager l'évolution des captures de mérous géants entre 1990 et 2011. Au cours de chaque sortie pêche, la date, le site de pêche, les espèces capturées ainsi que le poids global par espèce ont été notés. Les informations référencées sur ces pêches de mérous géants,

malgré leur caractère informel sont considérées comme fiables et ont permis de calculer les captures par unité d'effort (CPUE).

CPUE = Nombre de mérous pêchés / nombre de sorties pêche

# 2. 2. SUIVI DES DÉBARQUEMENTS

Depuis mai 2005 les débarquements de la pêcherie au poisson blanc côtier, dont le mérou géant fait partie, ont été recensés dans les huit villes principales de Guyane : St Georges, Remire-Montjoly, Cayenne, Kourou, Sinnamary, Iracoubo, Awala-Yalimapo et Saint Laurent (Vendeville *et al.*, 2008). Toutes les informations concernant les navires de pêche (nom et type du navire, longueur, nom du propriétaire...) et les caractéristiques de leurs engins de pêche (nombre, taille et maille du filet; longueur et maille du chalut; nombre de lignes et d'hameçons...) ont été renseignées. La présence ou l'absence des navires au port a été notifié quotidiennement. L'absence des bateaux sur leur site de stationnement renseigne sur le fait qu'ils sont en activité de pêche. Si les observateurs étaient présents lors des débarquements de poissons, le poids de chaque espèce a été estimé ou mesuré. Une extrapolation de toutes ces informations a été effectuée par Ifremer et permet d'estimer le tonnage annuel par espèce de poissons blancs débarqués (Figure 49).

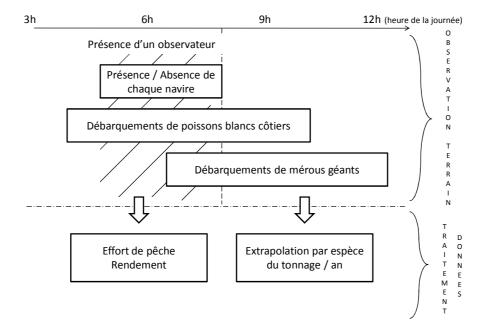


Figure 49 : Schéma du suivi quotidien des débarquements de la pêche côtière en Guyane

# 2. 3. PÊCHES SCIENTIFIQUES

Le descriptif méthodologique des pêches scientifiques figure au chapitre 1 § 2. 1. Les pêches de mérous géants ont été organisées d'avril 2010 à décembre 2013. Cependant, en 2013, les pêches étaient spécifiquement orientées sur de la capture de grands individus (≥ 140 cm) pour suivre les migrations (Chapitre 2 § 4. 1). Ainsi, en 2013 l'effort de pêche par site et le plan d'échantillonnage ne sont pas homogènes. L'année 2013 est donc exclue des analyses comparatives des captures par unité d'effort. Par contre, les mesures de taille seront prises en considération, ces mesures ne dépendant pas de l'effort de pêche.

# 2. 4. RELATION BIOMÉTRIQUE

Les relations biométriques relient la longueur (totale) des poissons à leur poids (total) par une relation exponentielle du type :

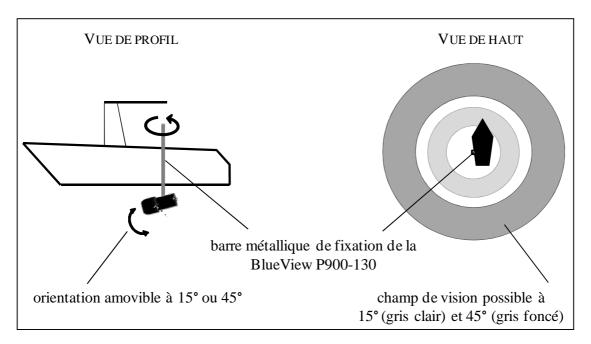
Poids = 
$$a * Longueur^b$$

où a et b sont des coefficients d'ajustement. Ainsi la relation taille-poids des mérous géants de Guyane a été établie.

# 2. 5. ESTIMATION DU STOCK DE MÉROUS GÉANTS PAR CAMÉRA ACOUSTIQUE

#### 2. 5. 1. Description du matériel

La caméra acoustique décrite au Chapitre 1 § 2. 2. 1 a été fixée à l'extrémité d'une barre métallique (3 cm de diamètre) placée perpendiculairement à l'axe du bateau à une profondeur d'environ 80 cm (légèrement supérieur au tirant d'eau du navire). Le système d'attache de la caméra permettait de l'orienter aussi bien horizontalement, pour explorer vers l'avant, sur le côté ou vers l'arrière du navire, ainsi que verticalement pour élargir le diamètre de prospection possible autour du bateau. Deux orientations verticales ont été choisies, la première avec la caméra placée à 15° par rapport à la surface de l'eau et la seconde à 45° (Figure 50).



**Figure 50**: Schéma de mise en place de la caméra acoustique BlueView P900-130 sur un navire pour la prospection de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

# 2. 5. 2. Déploiement

Deux missions de quatre jours ont été réalisées à un an d'intervalle avec la caméra acoustique afin d'étudier l'évolution temporelle de l'abondance de la population de mérous géants en Guyane. La première mission a eu lieu en septembre 2011 et la seconde en septembre 2012. La caméra acoustique a été déployée autour de trois zones rocheuses de Guyane :

- les îlets Rémire;
- la Réserve naturelle nationale de l'île du Grand Connétable ;
- les Battures du Connétable.

Deux types de suivis ont été effectués, un suivi dit 'stationnaire' et un suivi dit 'dynamique'.

Les observations stationnaires, avec le bateau ancré, se sont déroulées sur un ou plusieurs spots de pêche au mérou géant connus de chaque île. La durée de chaque observation stationnaire était de 15 minutes durant lesquelles l'orientation de la caméra était modifiée afin de prospecter la totalité du site.

Lors du suivi dynamique, la caméra était fixée à bâbord du navire perpendiculairement à l'axe de la route de celui-ci. Le bateau effectuait le tour des îles dans le sens inverse des aiguilles d'une montre afin que la coque du bateau n'interfère pas avec le signal acoustique.

Les deux types de suivis ont été effectués sur chaque île en commençant par le suivi dynamique. De un à trois spots statiques ont été effectués par île, le nombre de spots dépendant de la taille de l'île, et du nombre de sites de pêche connus. La durée de travail était d'environ une demi journée par île.

# 2. 5. 3. Reproductibilité du comptage

Le tour de deux îles (Mamelles et Grand Connétable) a été réalisé deux fois avec la même configuration de la caméra acoustique (même orientation verticale), afin d'étudier la reproductibilité du comptage. Le tour des Mamelles a été effectué à une journée d'intervalle et le tour de l'île du Grand Connétable à quelques minutes d'intervalle.

Le logiciel ProViewer permet de visualiser les fichiers acoustiques « .son » produits par la caméra acoustique. Plusieurs outils fournis avec le logiciel sont disponibles pour analyser les vidéos (réglage de la vitesse de défilement, mesure des objets, zoom, mode de représentation des ondes...), identifier et mesurer les poissons filmés. Les comparaisons des tailles moyennes estimées des mérous géants ont été effectuées avec un test non paramétrique (Wilcoxon) avec le logiciel R (www.r-project.org).

#### 2. 6. Prélèvement et préparation des rayons épineux

Les cinquième et sixième rayons épineux (ou épines) de la deuxième nageoire dorsale des mérous ont été coupés le plus près possible de leur base. Lors de la recapture, ce sont les septième et huitième rayons épineux qui ont été coupés. Les rayons épineux ont été conservés congelés à -20°C jusqu'à ce qu'ils soient ébouillantés pour retirer la chair. Les rayons ont ensuite été séchés dans une étuve à 60°C pendant 24h.

La suite du traitement des épines dorsales a été faite au laboratoire des pêcheries et des sciences aquatiques de l'Université de Floride (Gainesville, États-Unis) avec la collaboration du Dr Debra Murie. Les épines ont été fixées dans de la résine de marque Loctite.



Figure 51: Photo d'un rayon épineux de mérou géant (*Epinephelus itajara*) inclus dans la résine

Une fois la résine durcie, les épines ont été sectionnées avec une scie Isomet 1000 à haute vitesse (625 tour par minute). Les sections ont été faites transversalement avec une épaisseur de 1,2 à 1,7 mm. Au minimum quatre coupes contigües ont été réalisées par épine, de la base vers l'apex. Les coupes ont été préalablement nettoyées dans de l'eau avant d'être montées sur une lame. Un séchage de 12 h minimum a été nécessaire avant de fixer les sections avec du Flotexx, liquide permettant de recouvrir et de coller les sections à la lame.

# 2. 7. PRÉPARATION DES OTOLITHES

Sur six mérous géants échantillonnés au marché de Cayenne, les têtes ont été récupérées en plus des rayons épineux afin de prélever les otolithes sagittales. La sagittale gauche de chaque poisson a été collée à une lame avec de la colle chaude et ensuite sectionnée avec une scie Isomet 1000 à une vitesse de 325 tour par minute. Les sections, d'une épaisseur de 0,5 mm, ont été prises au niveau du noyau de l'otolithe puis montés sur lame avec du liquide de recouvrement Histomount.

#### 2. 8. DÉTERMINATION DE L'ÂGE

L'âge des individus a été déterminé par comptage des stries de croissance, ou *annuli*, à la loupe binoculaire, grossissement x 20 à x 200, sous lumière transmise. Un *annulus* correspond au couple d'une strie opaque et d'une strie transparente (Caillart et Morize, 1989; Bullock et Murphy, 1994; Crabtree et Bullock, 1998). Les stries de croissance sont liées à la variation du taux de croissance induit par les facteurs environnementaux et les facteurs endogènes. Les zones opaques se forment lorsque la croissance est rapide alors que les zones transparentes se déposent quand la croissance est ralentie. Les zones transparentes sont les marques qui sont comptées pour déterminer l'âge des poissons à partir des rayons épineux car elles se distinguent plus facilement que les zones opaques. Cependant pour que ces comptages puissent être comparés à

ceux effectués à partir des otolithes (méthode usuelle où les stries opaques sont comptabilisées), le nombre de zones transparentes sera transposé à un nombre de zone opaque (Figure 52).

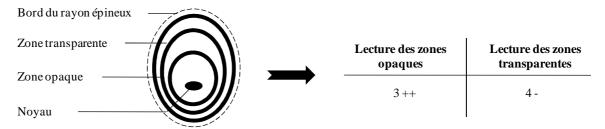
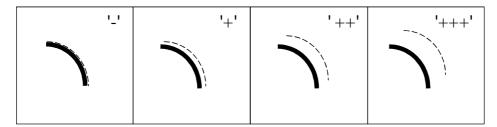


Figure 52 : Schéma des stries visibles sur la coupe transversale d'un rayon épineux et comptages des zones transparentes et opaques associées

#### 2. 8. 1. Validation de la détermination de l'âge à l'aide des rayons épineux

La technique d'incrémentation marginale a été utilisée pour valider la fréquence des dépôts d'annuli sur les rayons épineux. L'incrémentation marginale, est la distance entre le dernier annulus formé et le bord de l'épine dorsal. Cette distance a été exprimée en 4 catégories; '-' zone transparente sur le bord de la structure, '+' zone opaque sur le bord de la structure < 1/3 de l'épaisseur de la précédente strie, '++' zone opaque sur le bord de la structure comprise entre 1/3 et 2/3 de l'épaisseur de la précédente strie, et '+++' pour une zone opaque sur le bord de la structure > 2/3 de l'épaisseur de la précédente strie (Figure 53). Un graphique du pourcentage de poisson de chaque catégorie d'incrémentation marginale en fonction du mois de l'année a été réalisé pour déterminer la fréquence de formation d'annulus par an. De plus, le pourcentage moyen de poisson ayant soit une zone transparente soit une zone opaque sur le bord de la structure a également été représenté en fonction du mois de l'année. Si le pourcentage de zone opaque / transparente montre un seul minimum sur une période de 12 mois, cela indique que seul un annulus complet (une zone transparente et une zone opaque) se dépose chaque année; deux minima indiqueraient que deux annuli se déposent annuellement.



**Figure 53**: Schéma de la détermination des catégories de l'incrémentation marginale '-' strie au bord de l'épine, '+' petite zone transparente au bord de l'épine, '++' zone transparente au bord de l'épine et '+++' grande zone transparente au bord de l'épine. Le trait noir représente la strie opaque et le trait en pointillé le bord de l'épine

Le nombre de stries déposées par an a aussi été vérifié en utilisant les données de recapture. Les *annuli* sur les rayons épineux des mérous géants recapturés à plus d'un an d'intervalle ont été comptés et comparés au nombre d'*annuli* de leur première capture. Le nombre d'*annuli* lors de la première capture a été soustrait au nombre d'*annuli* à la recapture. Le chiffre obtenu est comparé au nombre d'années séparant les deux captures.

Sous l'hypothèse que l'âge déterminé avec les otolithes est l'âge réel du poisson, la précision de la lecture des rayons épineux a été évaluée en comparant les âges déterminés à partir des deux structures provenant du même individu. Les structures de six individus ont pu être comparées. Toutes les lectures ont été réalisées de façon indépendante et sans les informations concernant la taille du poisson et sa date de capture.

Chaque rayon épineux a été lu au moins trois fois par le même lecteur dans le but d'estimer la variabilité de la méthode. Quand au moins deux lectures sur trois étaient identiques, l'âge déterminé par ces deux lectures identiques était considéré comme l'âge de l'individu. Les lectures ont été poursuivies jusqu'à concordance, dans la limite de cinq lectures. Si les résultats étaient toujours aléatoires après 5cinq lectures, l'épine dorsale a été considérée comme étant illisible et exclue de la base de données. Pour estimer la dispersion relative entre les lectures, le coefficient de variation (CV) a été calculé (Kimura et Lyons, 1991):

$$CV = (ET/\bar{x}) * 100$$

où ET est l'écart-type de l'âge évalué pour une épine dorsale et  $\bar{x}$  est le nombre moyen d'*annuli* pour une épine donnée. Cinquante épines dorsales (20 % de l'échantillonnage total) ont été lues par un second lecteur indépendant et expérimenté.

# 2. 9. PARAMÈTRES DE CROISSANCE

Une courbe de croissance basée sur l'âge (t) et la longueur totale (L) des poissons a été ajustée à l'équation de von Bertalanffy :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t0)})$$

Le calcul a été réalisé par régression non linéaire avec la méthode des moindres-carrés (logiciel R).  $L_t$  est la longueur à un instant t (cm) ;  $L_\infty$ , la longueur infinie (cm) ;  $t_0$ , temps hypothétique auquel l'animal aurait eu la taille de 0 cm ; et k, le coefficient de Brody, c'est à dire l'âge observé corrigé de la différence entre la date de capture et la date de naissance internationale des poissons, considérée au  $1^{er}$  janvier. Les poissons sont affectés dans une classe d'âge pour s'assurer que les cohortes (poissons nés la même année) aient le même âge. Les âges fractionnés, ou les âges prenant en compte la date de capture des poissons par rapport à leur date de naissance réelle, n'ont pas pu être calculés car la période de ponte des mérous géants est inconnue en Guyane.

#### 2. 10. CALCUL DE LA MORTALITÉ

La courbe de capture de la population des mérous géants en Guyane est représentée par le logarithme népérien (ln) du nombre de mérous géants capturés (N) par rapport à la classe d'âge (Ricker, 1975). Pour augmenter le nombre de données, la longueur des individus échantillonnés en dehors du protocole de détermination de l'âge, a été converti en un âge estimé en utilisant une clé taille-âge. Seules les valeurs de ln (N) qui appartiennent aux classes d'âges vulnérables au matériel de pêche utilisé ont été prises en compte. Ceci équivaut à n'utiliser que la partie décroissante de la courbe de capture (Pauly, 1990). Les classes d'âges représentées par moins de cinq individus ont été éliminées (Chapman et Robson, 1960).

La mortalité totale (Z) a été estimée par la pente de régression linéaire entre le logarithme népérien du nombre de captures et l'âge de la population (Ricker, 1975). Les différences de mortalité selon les sites ont été testées par analyse des covariances (ANCOVA).

La mortalité totale (Z) se décompose en deux, la mortalité naturelle (M) et la mortalité par pêche (F).

$$Z = M + F$$

La mortalité totale a également été comparée entre les mérous géants capturés à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et ceux capturés hors de la réserve (îlets Rémire, Battures du Connétable). La pêche étant interdite à la réserve, la mortalité totale (Z) est équivalente à la mortalité naturelle (M). La mortalité totale des mérous géants vivant dans la réserve (M), retranchée à la mortalité totale des mérous géants vivant hors réserve (Z), permettra d'estimer la mortalité par pêche (F) pour les mérous géants de Guyane.

# 3. ÉVOLUTION TEMPORELLE DU STOCK DE MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE PAR PÊCHE

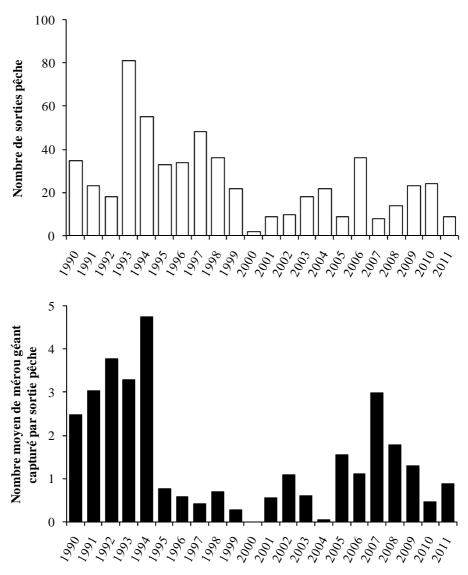
# 3. 1. RÉSULTATS

# 3. 1. 1. Historique de capture

Le pêcheur professionnel dont les pêches ont été étudiées, a réalisé 762 journées de pêche entre 1990 et 2011 soit environ 34 sorties par an. Sur les 22 années de pêches recensées, ce pêcheur a effectué 78% de ses pêches sur des sites rocheux marins de Guyane (sept sites distincts), 15% dans des estuaires (dix sites différents), 2% sur des sites très côtiers (quatre sites), 0,4% au large (un site) et 4% des sites n'ont pas été recensés.

Il est à noter que le 20 mars 1991, 10 mérous géants de 100 kg chacun ont été pêchés sur le fleuve Sinnamary. Durant ces 22 années, six autres individus ont été pêchés soit dans les fleuves, soit sur des sites très côtiers, ce qui souligne la présence de quelques individus dans ces habitats. Cependant, seuls les sites de pêche rocheux marins ont été sélectionnés pour étudier l'historique des pêches au mérou géant de Guyane, afin de compléter et de comparer ces données aux valeurs obtenues par les recensements Ifremer et les pêches scientifiques.

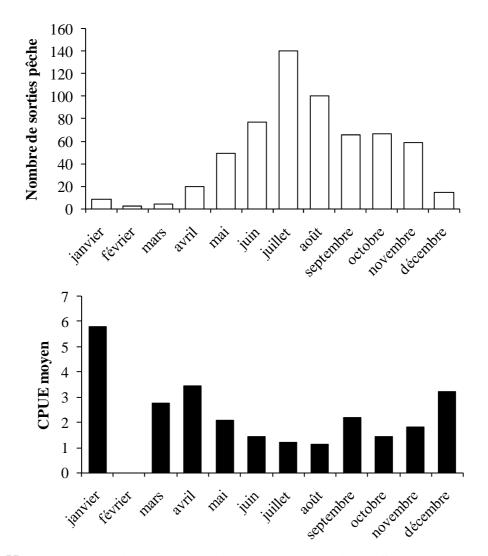
L'activité du pêcheur professionnel semble avoir évolué au cours des décennies. Entre 1990 et 1999, le nombre moyen de sorties de pêche était de  $39 \pm 19$  par an et entre 2000 et 2011 ce chiffre a diminué à  $15 \pm 9$  sorties par an en moyenne (Figure 54).



**Figure 54** : Nombre annuel de sortie pêche et nombre moyen de mérous géants (*Epinephelus itajara*) capturés par sortie d'un pêcheur professionnel de Guyane française entre 1990 et 2011

Sur l'ensemble de la période, le nombre de mérous capturés par an varie de 0 individu en 2000 à 267 individus en 1993 avec en moyenne  $46.7 \pm 73.9$  individus capturés par an. Le nombre de mérous capturés par sortie a également varié de 0 à 24 avec une moyenne de  $1.5 \pm 2.8$  individus. Sur les 22 années considérées, le nombre de captures par unité d'effort (CPUE) était de  $3.5 \pm 0.8$  mérous par sortie entre 1990 et 1994, puis de  $0.5 \pm 0.3$  individus entre 1995 et 2004. A partir de 2005, le nombre d'individus capturés par sortie est remonté à  $1.4 \pm 0.8$  individus, ce qui est 2.5 fois inférieur aux CPUE du début des années 90 (Figure 54).

Les sorties de ce pêcheur s'organisaient de façon non homogène durant l'année. Les pêches se déroulaient majoritairement d'avril à novembre avec un pic en juillet (Figure 55). Les captures par unité d'effort semblent, à l'inverse du nombre de sortie, élevées durant les mois de janvier et décembre et atteignent un minimum au mois d'août.



**Figure 55**: Nombre de sorties pêche par mois et captures par unité d'effort (CPUE) mensuel de mérous géants *Epinephelus itajara* réalisés par un pêcheur professionnel de Guyane française de 1990 à 2011

Les îles du Salut, les Battures du Connétable et les îlets Rémire ont été les sites les plus fréquentés par ce pêcheur professionnel de 1990 à 2011 (Tableau XV).

L'île du Grand Connétable a été classée réserve naturelle nationale avec interdiction de pêche en 1993. Avant 1993, les captures par unité d'effort sur ce site sont les plus élevées avec 7,5 individus en moyenne par sortie.

Les captures par unité d'effort aux îlets Rémire et aux Battures du Malmanoury (respectivement égales à 1,9 et 1,8 individus par sortie), sont parmi les plus élevées, mais le pêcheur n'a visité ces sites que de façon irrégulière ces 20 dernières années.

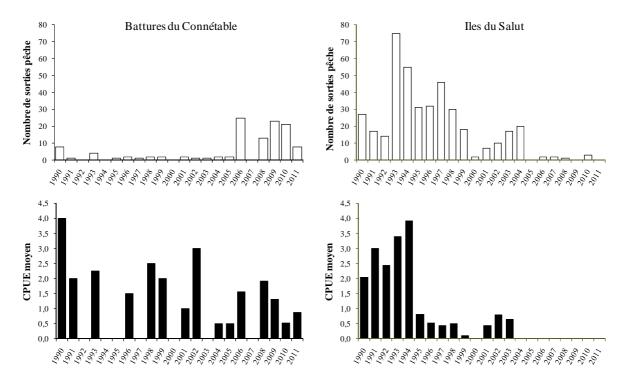
**Tableau XV**: Nombre de sorties (totales et moyennes) et nombre de mérous géants capturés (total, moyen et CPUE moyen) sur les sites rocheux de Guyane entre 1990 et 2011 effectuées par un pêcheur professionnel

	Battures du Malmanoury	Îlets Rémire	Enfant Perdu	Grand Connétable	Battures du Connétable	Îles du Salut
Sortie totale	9	27	3	2	119	409
Sortie moyenne	0,4	1,2	0,1	0	5,4	18,5
Mérou total	27	46	0	15	174	711
Mérou moyen	3	6,5	0	7,5	9,6	37,4
CPUE moyen	1,8	1,9	0	7,5	1,4	1

Les Battures du Connétable et les îles du Salut faisant l'objet de plus nombreuses sorties annuelles, seront présentés plus en détail.

Les Battures du Connétable ont été fréquentées par ce pêcheur chaque année, excepté en 1992, 1994 et 2000 (Figure 56). Il en a été de même pour les îles du Salut excepté en 2005, 2009 et 2011. Jusqu'en 2004, il pêchait principalement aux îles du Salut (26 sorties par an en moyenne) puis, à partir de 2006, principalement aux Battures du Connétable (15 sorties par an en moyenne).

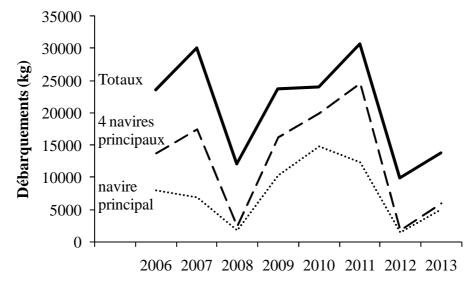
Les captures par unité d'effort aux îles du Salut étaient en moyenne égales à  $3 \pm 0.7$  jusqu'en 1994 puis ont diminué à  $0.5 \pm 0.2$  jusqu'en 2003 (soit 6 fois moins) pour devenir nulles à partir de 2004. Les captures par unité d'effort aux Battures du Connétable sont plus variables et oscillent entre 0 et 4 individus par sortie de 1990 à 2011. Jusqu'en 2005, le nombre de captures moyennes par sortie était égal à  $1.5 \pm 1.3$  puis est légèrement descendu de 2006 à 2011, avec  $1.2 \pm 0.5$  individus capturés par sortie. Les captures étant plus variables aux Battures du Connétable, une régression linéaire a été réalisée afin de suivre leur évolution sur les 22 années. Le nombre moyen d'individus capturés aux Battures du Connétable par sortie présente une diminution significative entre 1990 et 2011 (F = 3.25; p < 0.5).



**Figure 56**: Nombre de sorties et captures par unité d'effort (CPUE) moyennes des mérous géants (*Epinephelus itajara*) par un pêcheur professionnel sur les sites des Battures du Connétable et les îles du Salut (Guyane française) entre 1990 et 2011

# 3. 1. 2. Captures commerciales du mérou géant de nos jours

Les débarquements de mérous géants comptabilisés par Ifremer varient entre 9 800 kg en 2012 et 30 700 kg en 2011 (Figure 57).



**Figure 57**: Débarquements totaux de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française de 2006 à 2013 et débarquements du 1<sup>er</sup> et des 4 principaux navires professionnels pêchant cette espèce

Le nombre de bateaux pêchant le mérou géant en Guyane varie chaque année, mais depuis 2009, seuls 3 ou 4 bateaux débarquent 80% du tonnage annuel (Tableau XVI).

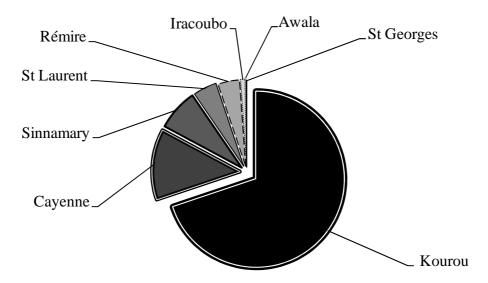
**Tableau XVI**: Nombre de bateaux total pêchant le mérou géant (*Epinephelus itajara*) en Guyane française et nombre de bateaux représentant 80% des débarquements annuels

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
1 ( 4 4 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6	60	. –	0.0	60		26	37	35
N de bateaux représentant 80 %	11	12	29	3	3	3	4	4

Les variations des tonnages annuels de mérou géants débarqués en Guyane sont très liées à l'activité de ces quatre bateaux appartenant à deux armateurs de Kourou (Figure 57) et notamment à celle d'un bateau en particulier.

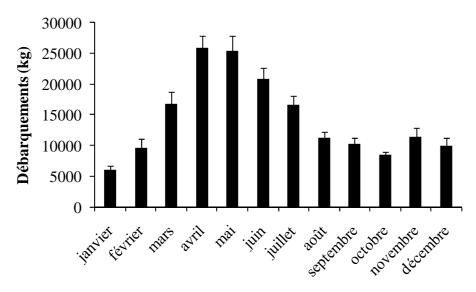
Ce bateau de pêche semble cibler le mérou géant depuis 2006 puisque ses débarquements représentent entre 14% (2008) et 62% (2010) des débarquements totaux. Entre 2009 et 2011 ce bateau débarque plus de 12 tonnes de mérous géants par année. En 2012, les débarquements chutent à moins de 1,5 tonnes, soit 8 fois moins que les années précédentes. Cela se ressent sur les débarquements totaux de mérou géant annuels puisque de 30,7 tonnes en 2011, le tonnage total diminue à 9,8 tonnes en 2012 (3 fois moins).

Sur les 8 villes principales de Guyane, Kourou est le port principal des débarquements de mérous géants avec 20 à 95% des débarquements totaux, soit 70% en moyenne. Cayenne, Sinnamary, St Laurent et Rémire-Montjoly sont les autres ports importants avec respectivement 13%, 7,6%, 4,4% et 4% des débarquements totaux (Figure 58). Les débarquements d'Iracoubo, Awala et St Georges représentent moins de 1% des débarquements totaux de mérous géants.



**Figure 58**: Proportion moyenne des débarquements de mérous géants (*Epinephelus itajara*) dans les ports de Guyane française de 2006 à 2013

Les débarquements de mérous géants sont hétérogènes durant l'année (Figure 59). De janvier à mars, lorsque les conditions de mer sont mauvaises, les débarquements sont faibles (5 tonnes en janvier et 15 tonnes en mars). Au mois d'avril, lorsque la mer se calme, les captures de mérous sont les plus importantes avec 25,4 tonnes de mérous géants. Les débarquements diminuent ensuite progressivement le long de l'année pour atteindre un minimum au mois d'octobre avec près de 8 tonnes de mérous géants débarqués (soit 2/3 de moins qu'au mois d'avril).



**Figure 59**: Débarquements mensuels moyen de mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française entre 2006 et 2013, tous ports confondus

Les captures par unité d'effort ne peuvent pas être calculées à partir des données des débarquements car seules les pêches dites 'positives' avec des captures de mérous géants ont été disponibles pour cette étude.

# 3. 1. 3. Captures scientifiques

Les campagnes de capture/marquage/recapture ont débuté en 2007 grâce à la participation des pêcheurs de l'association des pêcheurs plaisanciers de Guyane (APPG) volontaires. De 2007 à 2009, 40 sorties pêche ont été effectuées (Tableau XVII) durant lesquelles 75 mérous géants ont été marqués puis relâchés et huit ont été recapturés (dont un même individu à deux reprises). Malheureusement, le recueil d'information sur le marquage des mérous géants n'était pas standardisé à cette période et les données ne sont pas exploitables par manque d'information concernant ces captures. A partir de 2010, le protocole de suivi des mérous géants a été homogénéisé permettant l'exploitation des données.

De mai 2010 à décembre 2013, 157 sorties pêches ont été organisées (Tableau XVII).

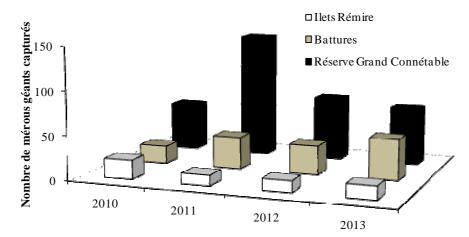
**Tableau XVII**: Nombre de sorties pêche scientifiques réalisées par site lors de l'étude du mérou géant *Epinephelus itajara* en Guyane française

Site	2010	2011	2012	2013	
Mamelles	5	7	8	5	
La Mère	-	3	4	-	
Le Père	6	5	4	-	
Malingre	3 2 3		3	-	
TOTAL îlets Rémire	14	17	18	5	
Battures	14	16	10	8	
Grand Connétable	7	19	10	5	
Petit Connétable	-	2	1	-	
TOTAL réserve	7	21	11	5	
Îles du Salut	4	-	2	1	
Montravel	-	-	-	-	
Enfant perdu	1	-	1	1	
TOTAL	40	54	43	20	

Évolution spatio-temporelle des captures de mérous géants en Guyane

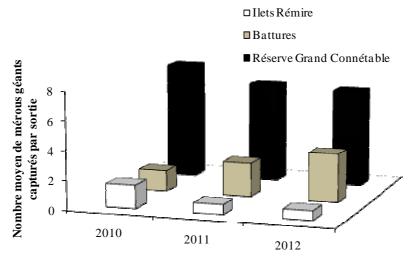
Le nombre total d'individus marqués entre 2010 et 2013 était égal à 472 dont 72 individus ont été recapturés (de une à trois fois). Le nombre de mérous géants capturés à

la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable représente chaque année entre 51 et 74% de l'échantillonnage total (Figure 60).



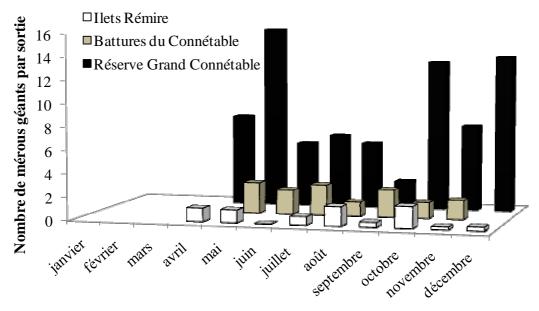
**Figure 60** : Nombre de mérous géants *Epinephelus itajara* capturés en Guyane française durant les pêches scientifiques de 2010 à 2013

Le nombre moyen de mérous géants capturés par sortie varie en fonction des sites d'étude. La moyenne de captures aux îlets Rémire est de 1,1 individu par sortie pêche. Le taux de capture augmente jusqu'à 3,2 individus par sortie pêche aux Battures et à 8,7 individus par sortie à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable. De 2010 à 2012, le nombre de mérous géants capturés par sortie était en baisse aux îlets Rémire (de 1,6 à 0,7 individus par sortie) et à la réserve du Grand Connétable (de 8 à 6,6 individus par sortie). La tendance s'est inversée pour le site des Battures du Connétable puisqu'en 2010 où 1,4 individus étaient capturés par sortie pour atteindre 3,3 individus par sortie en 2012 (Figure 61).



**Figure 61** : Nombre de mérous géants *Epinephelus itajara* moyen capturés par sortie pêche en Guyane française de 2010 à 2012

Les taux de captures de mérous géants ont évolué surtout à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, les captures de mérous géants étant inférieures à trois individus par sortie, toute l'année, sur les autres sites de pêche. A la réserve de l'île du Grand Connétable, les plus forts taux ont été enregistrés au mois de mai et sur la période d'octobre à décembre. Les taux de capture les plus faibles étaient observés en septembre (Figure 62).

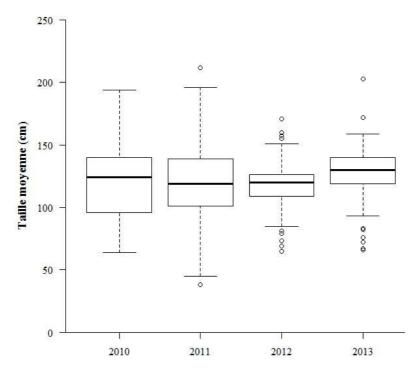


**Figure 62**: Nombre mensuel de mérous géants *Epinephelus itajara* capturés par sortie pêche entre 2010 et 2013 autour des sites rocheux de Guyane française

Le nombre maximal de captures en une sortie pêche a été de 31 individus en 2012 à la réserve de l'île du Grand Connétable. Le nombre maximal de captures aux Battures et aux îlets Rémire était plus bas avec respectivement, 16 et 5 mérous géants en une sortie.

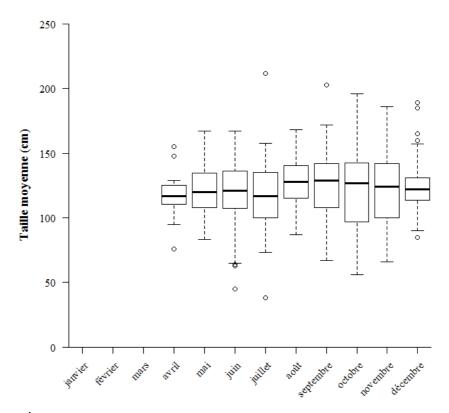
# Évolution temporelle des tailles des mérous géants

La taille moyenne des mérous géants capturés entre 2010 et 2013 était égale à 121,6  $\pm$  24,8 cm (N = 544). Les longueurs moyennes n'étaient pas significativement différentes pour les années 2010, 2011 et 2012 avec respectivement 120,1  $\pm$  26,9 cm, 120,5  $\pm$  28,5 et 117,8  $\pm$  19,3 cm (Mann-Withney, p > 0,05). En 2013, la taille moyenne des mérous géants était significativement différente des autres années avec 128  $\pm$  20,5 cm (Figure 63) (Mann-Withney, p < 0,05).



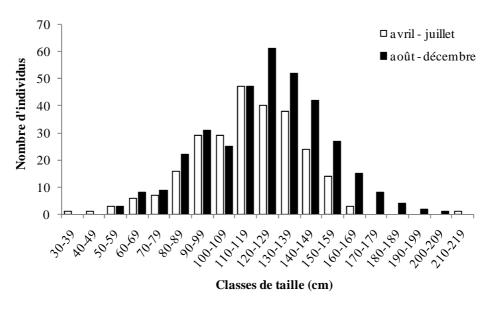
**Figure 63**: Taille moyenne annuelle de capture des mérous géants *Epinephelus itajara* en Guyane française

La longueur moyenne des mérous géants capturés connaît une variation saisonnière. De manière générale, les mérous capturés les premiers mois de l'année (avril à juillet) semblent plus petits que les individus capturés à partir du mois d'août (Figure 64) et les différences de taille sont significatives Mann-Withney, p < 0.05), excepté durant les mois de septembre et octobre où les tailles moyennes sont similaires (Mann-Withney, p > 0.05).



**Figure 64**: Évolution mensuelle des longueurs moyennes des mérous géants *Epinephelus itajara* capturés en Guyane française de 2010 à 2013

82% des mérous géants  $\geq$  160 cm ont été capturés durant les derniers mois de l'année (septembre à décembre) (Figure 65).



**Figure 65**: Distribution de taille des mérous géants *Epinephelus itajara* capturés en Guyane française entre 2010 et 2013 pour les périodes : avril à juillet et août à décembre

# 3. 1. 4. Relation Taille – Poids

La relation taille – poids du mérou géant a été obtenu à partir des mesures de longueur totale (m) et de poids (kg) de 135 individus (Figure 66).

Poids = 
$$16,78 \times \text{Longueur}^{2,820}$$

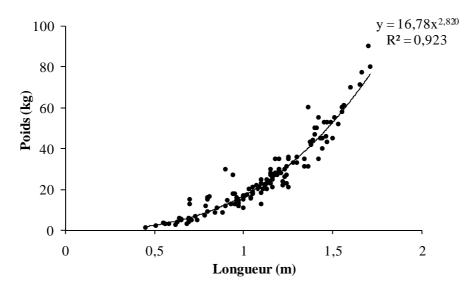
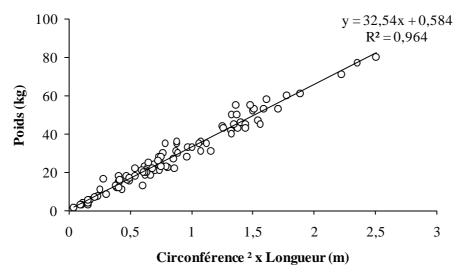


Figure 66 : Relation taille-poids chez Epinephelus itajara en Guyane française

Ainsi, un mérou de 1 m pèserait environ 16,8 kg et un mérou de 2 m 118,5 kg. Cependant, à partir d'une certaine taille, le mérou géant grossit davantage en circonférence qu'en longueur, ce qui peut fausser la relation taille – poids. Afin d'éviter ce biais, la relation entre la taille (m), la circonférence (m) et le poids des mérous géants a été calculée (Figure 67):

Poids = 
$$(32,54 \text{ x (Circonférence }^2 \text{ x Longueur})) + 0,584$$



**Figure 67** : Relation taille – circonférence – poids chez le mérou géant *Epinephelus itajara* en Guyane française

Avec cette formule, un mérou de 1 m et de 66 cm de tour de taille pèserait 14,7 kg (soit légèrement inférieur par rapport au calcul ne prenant pas en compte la circonférence) et un mérou de 2 m avec une circonférence de 1,4 m pèserait 130 kg. Grâce à cette relation, le poids moyen des mérous géants pêchés au cours des missions scientifiques a pu être calculé. En moyenne, les mérous géants capturés pesaient  $32 \pm 20,4$  kg (N = 616).

#### 3. 2. DISCUSSION

# 3. 2. 1. Pertinence des débarquements de mérous géants étudiés

# Données du pêcheur professionnel

Le pêcheur professionnel a garanti de sa bonne foie que les données inscrites dans son carnet étaient exactes et non trafiquées. Il n'y a aucune raison de mettre en doute la parole de ce pêcheur, d'autant plus que les taux de capture sont en diminution, c'est à dire à l'opposé de l'intérêt du pêcheur qui ne souhaite pas une réglementation de la pêche de cette espèce. Toutefois, le pêcheur a pu omettre de référencer quelques sorties pêche parmi les 22 années qu'il a recensé, pouvant provoquer un biais dans les résultats présentés, mais dont l'importance est inconnue. De plus, les données manquent de précision pour calculer un nombre de mérous géants capturés par heure, les taux de capture ont donc été ramenés à une journée de pêche pour être homogénéisés.

#### Données officielles d'Ifremer

La représentativité de l'échantillonnage réalisé sur les débarquements de mérous géants est difficilement appréhendable du fait du caractère aléatoire de la présence des observateurs lors des débarquements de cette espèce. Cela ne semble pas être un problème lorsqu'il s'agit de captures accessoires comme cela est le cas sur la majorité des navires. Cependant, pour les quelques navires ciblant le mérou géant (les 4 navires de Kourou et le pêcheur professionnel dont la pêche a été suivie depuis 1990), l'absence des observateurs à leur retour au port peut totalement fausser le tonnage annuel obtenu.

Pour illustrer ces faits, les débarquements totaux de Cayenne et Rémire (données Ifremer) sont comparés au tonnage de mérou géant livré au marché d'intérêt régional (MIR), marché au poisson de Cayenne. De même, les débarquements observés par Ifremer du pêcheur professionnel, étudiés précédemment ont été comparés aux déclarations décrites entre 2006 et 2013. Les débarquements déclarés par le MIR en

2010 et 2011, sont plus de trois fois supérieurs aux débarquements observés par Ifremer sur la même ville (Tableau XVIII).

**Tableau XVIII**: Débarquements (kg) recensés de la pêche commerciale, du Marché d'Intérêt Régional (MIR) et d'un pêcheur professionnel de mérou géant (*Epinephelus itajara*) de Guyane française entre 2006 et 2013

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Débarquements observés								
Poids total Cayenne	3472	5622	3485	4518	1332	0	2212	133
Poids total Rémire-Montjoly	514	2150	1916	177	420	0	322	208
Poids pêcheur professionnel	0	0	289	35	0	0	26	208
Débarquement au MIR								
Poids total	NA	NA	NA	NA	4426	4378	1896	NA
Pêcheur professionnel								
Poids total *	1280	768	800	960	352	256	NA	>864
Nombre mérou	40	24	25	30	11	8	NA	>27

<sup>\*</sup>estimation du poids à partir du poids moyen (32kg) calculé à partir des pêches scientifiques.

En intégrant les débarquements de la ville voisine (Rémire-Montjoly) à cette comparaison, les différences remarquées entre les deux types de données restent.

Les débarquements de mérous géants ne se faisant pas à des horaires réguliers, les observateurs ne sont pas sur place pour noter ces pêches, rendant les tonnages annuels de mérou géant peu représentatifs de la réalité pour les villes de Cayenne et de Rémire-Montjoly.

De même, le carnet de pêche du pêcheur professionnel et les débarquements observés par Ifremer ne convergent pas. Le résultat de ce pêcheur n'est pas pris en compte (ou très peu) dans les débarquements officiels (Tableau XVIII) car il rentre au port en fin de journée, lorsqu'aucun observateur n'est présent. La vente de ses pêches se fait directement avec les commerçants ou les restaurants, ce qui rend difficile le recensement de son travail.

Les débarquements de mérous géants à Cayenne et à Rémire sont donc sousestimés. A Kourou, là où les débarquements de mérous géants sont les plus importants, aucune vérification n'a pu être faite entre les débarquements observés et effectifs. Les débarquements des quatre bateaux ciblant cette espèce n'ont pas été observés à chaque sortie et il est impossible de savoir la quantité de mérous géants pêchés lors des débarquements non observés.

Par ailleurs, les fluctuations dans les tonnages recensés ne sont pas à prendre en considération car l'absence prolongée des observateurs limite les interprétations. Le

système d'observation n'est donc pas efficace pour suivre la pêche d'une seule espèce. Ifremer fait des extrapolations des débarquements recensés afin de limiter les biais de la présence / absence des observateurs. Cependant, les extrapolations se font par catégories de bateau, c'est-à-dire que le tonnage moyen de mérou débarqué par les tapouilles améliorées (par exemple) va être extrapolé pour toutes les sorties non observées de cette catégorie de bateau. Cependant, il a été montré que les débarquements de mérous géants sont effectués à 80% par quatre bateaux, rendant toute extrapolation extrêmement hasardeuse.

Pour suivre l'évolution de l'exploitation du mérou géant, il serait donc préférable de fonctionner sur des données déclaratives des principaux pêcheurs de mérous géants, (c'est-à-dire 4 à 10 bateaux) et non sur la base des observateurs. Il faudrait également intégrer à ces déclarations les acheteurs de la ressource à savoir les supermarchés, les restaurants, les marchés aux poissons). De cette manière, les tonnages de mérous géants seraient plus représentatifs de la réalité.

Dans la suite des analyses, seules les données du pêcheur professionnel et celles issues des données scientifiques seront prises en compte.

# Données scientifiques

Pour pouvoir comparer les captures scientifiques aux captures du pêcheur professionnel, le traitement des données a été délibérément ramené à une journée de pêche et non à un taux horaire. De plus, l'effort de transformation du nombre de mérous pêchés par sortie en biomasse par sortie n'a pas été réalisé, l'information étant manquante pour le pêcheur professionnel et les données Ifremer pouvant présenter des biais importants. Cependant, les données sont disponibles et cela permettra des comparaisons ultérieures si les études par pêche du mérou géant se prolongent en Guyane française.

# 3. 2. 2. Biais liés à l'analyse de la dynamique des populations de mérous géants : la pêche illégale

Sans avoir de chiffre sur la pêche illégale du mérou géant en Guyane, il faut préciser que les débarquements officiels décrits précédemment ne prennent pas en compte ni la pêche illégale dans la réserve naturelle marine de l'île du Grand Connétable, strictement interdite à la pêche, ni celle opérée par les Brésiliens et Surinamais venant pêcher sans autorisation dans les eaux guyanaises (Levrel, 2012).

#### Pêche au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable

La réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, initialement mis en place pour la protection des oiseaux marins nicheurs, comprend un espace marin de 78,5 km² où la ressource marine est totalement protégée. L'effet de cette réserve sur les différents stocks de poissons n'a pas encore été étudié, mais une augmentation de l'abondance de différentes espèces de Téléostéens est attendue, comme dans la plupart des réserves. De ce fait, certains pêcheurs commerciaux ou récréatifs sont tentés d'aller à la limite de la réserve, voire d'y rentrer pour augmenter leurs chances de capture. Ainsi, depuis 2010, 19 bateaux ont été observés au sein de la réserve en activité de pêche dont un était un bateau de plaisancier. Parallèlement à cela, trois filets de pêche ont été retrouvés, relevés et confisqués par les agents de la réserve dont au moins deux ont provoqué la mort de mérous géants. Un individu avait été remonté dans un filet en 2010, et en 2012, un filet entourant l'île du Grand Connétable n'a pas pu être retiré faute de moyens suffisants. Les flotteurs du filet ont été coupés afin de limiter l'impact sur les espèces marines vivant autour, notamment les mérous géants. Régulièrement, des ancres à filet sont remontées avec les cannes à pêche mais sans pouvoir affirmer que celles-ci avaient été utilisées après la date de mise en réserve. 74 % des bateaux pêchant dans la réserve sont des bateaux illégaux étrangers. Aucun bateau local n'a été pris en flagrant délit de pêche au mérou géant dans la réserve mais des dénonciations entre pêcheurs professionnels locaux, ne pouvant être prouvées, ont été signalées. Ces pêcheurs locaux iraient à la réserve la nuit ou le week-end, quand les bateaux de surveillance (douanes, affaires maritimes, réserve naturelle de l'île du Grand Connétable) sont à quai. En effet, il est très facile de savoir quand les agents de la réserve sont à terre car le bateau est à son emplacement de parking. De plus, le temps de trajet entre le port de Dégrad des cannes, lieu de mise à l'eau du bateau de la réserve, et la réserve est de 45 minutes minimum. Ce temps est suffisant pour qu'un bateau soit prévenu par radio et quitte la zone de la réserve avant d'être remarqué. Les débarquements de mérous géants capturés au sein de la réserve ne sont évidemment pas connus et les revendeurs de cette espèce ont refusé de participer au retour de marques, ce qui aurait permis de localiser le site de la capture du poisson vendu. Quelques mérous géants marqués se sont retrouvés sur les étals du MIR et les tags aperçus mais très vite jetés, n'ont pas pu être récupérés.

Pêche des navires étrangers en Guyane française

En 2010 et 2011, près de 250 navires étrangers pêchaient illégalement dans les eaux guyanaises (Levrel, 2012), ce qui représentait 60% des navires de pêche présents en Guyane française. Ces navires viennent principalement du Brésil (60%) mais aussi du Suriname (30%) et du Guyana (10%). Ainsi, depuis 2009, la pêche illégale des étrangers représentait 2,5 à 3 fois les captures locales. Malgré le fait que la pêche illégale concerne principalement les espèces d'acoupa, de machoiran blanc et de requin, la prise de mérous géants n'est pas à exclure car l'espèce présente une valeur marchande élevée. Les débarquements de mérou géant au Suriname sont très faibles (Dam, com. pers.) car l'espèce y est peu présente (manque d'habitat rocheux adapté à l'installation des adultes) mais la vente de la pêche illégale réalisée en Guyane sur les marchés Surinamais serait possible. La vente du mérou géant au Brésil est interdite, tous prélèvements effectués en Guyane, ne pourrait être vendu officiellement sur les étalages du Brésil. Ces prélèvements illégaux ne sont pas quantifiables mais doivent être pris en compte.

Les débarquements de mérous géants présentés dans cette étude ne reflètent donc pas la réalité de la pression de pêche exercée dans les eaux Guyanaises. Les captures réelles peuvent être bien supérieures à la moyenne de 21 tonnes de mérous géants indiquée annuellement, surtout si quelques navires illégaux ciblent cette espèce.

3. 2. 3. Évolution du stock de mérous géants en Guyane française par l'analyse des données de pêche

Évolution intra-annuelle du stock de mérous géants en Guyane

Au cours de l'année, le nombre de mérous géants capturés par sortie varie :

- le pêcheur professionnel a reporté des taux de capture plus importants durant le mois de janvier, avec une diminution de ce taux de capture jusqu'en août où il atteint son minimum avant de remonter légèrement de septembre à décembre;
- les taux de capture lors des pêches scientifiques sont les plus élevés au mois de mai, ils diminuent de juin à septembre et remontent en fin d'année.

Pour le pêcheur professionnel, le taux de capture maximal est en janvier. Ce pic est influencé par deux pêches aux îles du Salut les 18 et 19 janvier 1994 (sur 9 pêches

comptabilisées au mois de janvier) où les captures ont été exceptionnellement élevées (respectivement 24 et 13 mérous géants par sortie). Sans ces deux journées de pêche, le taux de capture du mois de janvier est de deux mérous géants par sortie pêche. Les tendances évolutives des captures de mérous géants dans une année semblent donc similaires pour les 2 jeux de données. En avril et mai, les taux de captures de mérous géants sont les plus élevées et diminuent pour atteindre un minimum entre août et octobre puis les taux de capture remontent à nouveau.

Ces fluctuations sont-elles dues à l'évolution du nombre de mérous géants présents sur les sites rocheux marins au cours de l'année ou au biais d'échantillonnage que peut représenter la pêche si les poissons s'alimentent moins à une période de l'année ? Les études d'écologie trophique (Chapitre 1, § 5. 1. 1) ont montré que l'alimentation des mérous géants, et notamment le taux d'estomacs pleins ne variaient pas en fonction des saisons, ce qui veut donc dire que les fluctuations des taux de capture seraient plus représentatives d'une variation du nombre d'individus présents sur les sites.

Les variations du taux de capture ne correspondent pas aux variations saisonnières de la salinité ce qui suggère que la présence des mérous géants n'est pas affectée par les changements de salinité de l'environnement entre la saison des pluies et la saison sèche.

De janvier à mars, l'état de la mer n'a pas permis à l'équipe scientifique de pêcher. Les pêcheurs professionnels continuent à pêcher durant ces mois de l'année, ce qui prouve la présence de mérous géants, mais il est probable que le taux de capture soit affecté par l'état de la mer. En effet, le positionnement sur les sites de pêche est plus délicat lorsque la mer est forte, ce qui est un facteur crucial dans le pourcentage de réussite de capture.

Du mois d'avril à novembre, les conditions de mer sont plus calmes et les conditions de pêche meilleures, pourtant le taux de capture diminue entre le mois d'avril et le mois de septembre, puis ré-augmentent subitement au mois d'octobre en ce qui concerne les pêches scientifiques. Il y a donc deux phénomènes distincts (1) une diminution du nombre de mérous géants sur les sites rocheux marins d'avril à septembre et (2) une augmentation soudaine en octobre.

Une hypothèse pour expliquer cela serait une migration progressive et annuelle des mérous géants hors des sites rocheux guyanais avec un retour des individus au mois d'octobre. Cependant, le taux de recapture interannuel est extrêmement faible (Chapitre 1, § 4. 1. 2) et ne soutient pas le retour des individus sur leur site de vie. Ceci suggère l'augmentation du taux de capture en fin d'année pourrait être due à l'arrivée massive

de nouveaux individus sur les sites marins rocheux. Une hypothèse expliquant ce cycle annuel de présence des mérous géants serait que les juvéniles quittent les mangroves pour rejoindre les sites rocheux marins (Koenig *et al.*, 2007). Ainsi, il y aurait un renouvellement annuel de la population des mérous géants sur les sites rocheux marins de Guyane française.

La diminution du taux de capture constaté d'avril à septembre pourrait s'expliquer par la combinaison de deux phénomènes; (1) avec l'amélioration des conditions de mer, la pression de pêche commerciale, récréative et illégale font diminuer le stock de mérous géants présents sur les sites marins et (2) une migration des individus (migration de reproduction ?) vers des sites plus éloignés dont ils ne reviennent pas.

Évolution interannuelle de l'exploitation de mérous géants en Guyane

De 1990 à 2011 (analyses issues du carnet de pêche du pêcheur professionnel)

L'analyse des captures du pêcheur professionnel a permis d'identifier trois périodes dans l'évolution du stock de mérous géants :

- de 1990 à 1994 : 3,5 individus sont capturés en moyenne par sortie
- de 1995 à 2004 : forte chute des captures par sortie avec 0,5 individu, soit 7 fois moins que durant la période précédente
- de 2005 à 2011 : remontée du nombre de mérous géants capturés par sortie mais qui reste deux fois moins élevé qu'au début des années 90.

Ces périodes peuvent être mises en relation avec l'évolution des populations de mérous géants au niveau mondial. En effet, la chute des captures de mérous géants en Guyane française intervient juste après (4 ans) l'épuisement des stocks au niveau mondial vers la fin des années 80, début des années 90 (McClenachan, 2009). C'est à ce moment que la pêche au mérou géant est interdite aux États-Unis et dans les autres pays du golfe du Mexique. Au Brésil, le stock de mérous géants est protégé par une interdiction totale de pêche à partir de 2002 (Hostim-Silva et al., 2004; Gerhardinger et al., 2006b). Les captures de mérous géants augmentent de nouveau en Guyane française trois ans après la protection de cette espèce au Brésil. Cela pourrait être une coïncidence, mais il faut rappeler que les deux populations (du Brésil et de Guyane française) sont génétiquement liées (Benevides et al., soumis). Étant donné les forts courants marins (courant nord du Brésil) qui parcourent le littoral de l'Amérique du sud (Johns et al., 1990; Stramma et Schott, 1999; Mémery et al., 2000), il semble probable que le lien entre ses deux populations se fasse dans le sens du Brésil vers la Guyane.

Une protection des mérous géants au Brésil pourrait alors avoir un impact positif sur la population de cette espèce en Guyane française.

### De 2010 à 2012

Le nombre de mérous géants capturés par sortie diminue aux îlets Rémire et à la réserve de l'île du Grand Connétable mais augmente aux Battures du Connétable. Sur les sites rocheux étudiés de Cayenne à l'embouchure de l'Oyapock, le stock de mérous géants semble donc stable depuis 2010.

Évolution des tailles de capture des mérous géants

Les tailles des mérous géants sont constantes de 2010 à 2012 à 119,5 cm en moyenne. L'augmentation de la taille moyenne constatée en 2013 est due à l'effort d'échantillonnage ciblant principalement les grands mérous, la taille des appâts utilisés empêchant leur consommation par les petits individus. Les mérous géants capturés sur les sites marins rocheux de Floride sont plus grands, les tailles mesurant majoritairement entre 120 et 165 cm avec une taille moyenne d'environ 145 cm (Koenig et Coleman, 2009). Aucun individu inférieur à 100 cm n'est répertorié sur ces sites contrairement aux sites de Guyane française.

Durant les derniers mois de l'année (août à décembre), les fréquences de taille des mérous géants sur les sites rocheux guyanais sont plus étendues que d'avril à juillet. Cela renforce l'hypothèse d'une arrivée d'individus sur les sites rocheux marins en fin d'année qui sont ensuite, soit capturés par pêche, soit quittent leur site de vie.

# 4. ESTIMATION DU STOCKS DE MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE PAR CAMÉRA ACOUSTIQUE

# 4. 1. RÉSULTATS

# 4. 1. 1. Comptage des mérous géants par caméra acoustique

Environ 12 km de côtes rocheuses ont été prospectés ce qui a représenté 22 heures d'enregistrements vidéo.

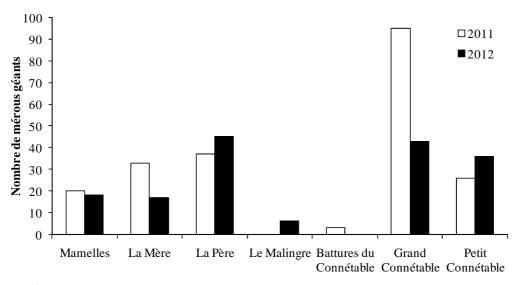
Les dénombrements de mérous géants effectués à plusieurs reprises sur un même site (même jour ou à un jour d'intervalle) ont donné des résultats similaires (Tableau XIX). Le pourcentage d'erreur entre chaque comptage est d'environ  $3 \pm 2.8 \%$ .

**Tableau XIX** : Reproductibilité du comptage des mérous géants (*Epinephelus itajara*) par caméra acoustique BlueView P900-130

Site	Comptage 1	Comptage 2			
Mamelles	20	21			
Grand Connétable	95	94			

En septembre 2011, 214 mérous géants ont été comptabilisés autour des sites rocheux et ce chiffre diminue à 165 individus à la même période en 2012.

De fortes différences d'abondance ont été constatées sur les trois zones d'étude puisqu'en 2011, 90 individus ont été recensés autour des îlets Rémire, trois aux Battures et 121 à la réserve de l'île du Grand Connétable. En septembre 2012, le nombre de mérous géants a légèrement diminué avec 86 individus aux îlets Rémire, et 79 à la réserve naturelle (Figure 68). Les Battures du Connétable n'ont pas été prospectées en 2012.



**Figure 68** : Nombre de mérous géants (*Epinephelus itajara*) répertoriés par caméra acoustique autour des sites rocheux côtiers de Guyane en septembre 2011 et septembre 2012

# 4. 1. 2. Taille des mérous géants mesurée par caméra acoustique

#### Comparaison inter-annuelle

Les poissons observés par caméra acoustique entre Cayenne et l'embouchure de l'Oyapock mesuraient en moyenne  $85.9 \pm 30.8$  cm en 2011. Cette moyenne n'était pas statistiquement différente (Mann-Withney, p > 0.05) de celle de 2012 où les mérous géants mesuraient en moyenne  $83.9 \pm 23.7$  cm (Figure 69).

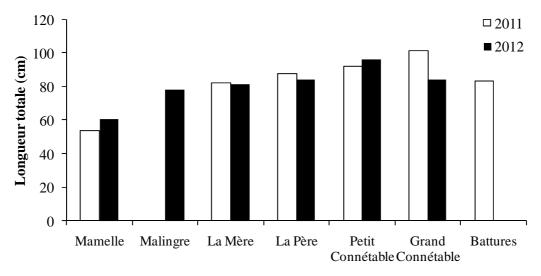
#### Comparaison inter-site

En 2011, la taille moyenne des mérous géants de l'île du Grand Connétable, égale à  $101,6 \pm 29,3$  cm, était significativement plus grande que celle des autres sites (Mann-Withney, p < 0,05), à l'exception du Petit Connétable (Mann-Withney, p > 0,05). En 2012, les plus grands mérous sont observés au Petit Connétable avec une taille moyenne de  $96,6 \pm 24,8$  cm (Mann-Withney, p < 0,05).

Quelle que soit l'année étudiée, le site des Mamelles abrite les mérous géants de plus petites tailles, (Mann-Withney, p < 0,05) avec une moyenne de  $55,8 \pm 14$  cm. Aux îlets La Mère, Le Père, Le Malingre et les Battures du Connétable, des mérous géants de taille intermédiaire (84,3  $\pm$  23,2 cm), ne présentant pas de différences statistiquement significatives (Mann-Withney, p > 0,05), sont observés.

#### Comparaison intra-site

Sur chaque site, la taille moyenne n'est pas significativement différente entre 2011 et 2012 (Mann-Withney, p > 0,05). Seule l'île du Grand Connétable fait exception où en 2012 la taille moyenne des mérous géants chute de  $101,6 \pm 29,3$  à  $84 \pm 21,8$  cm.



**Figure 69** : Taille moyenne (cm) des mérous géants (*Epinephelus itajara*) mesurée à la caméra acoustique BlueView P900-130 sur les îles rocheuses de Guyane française

# 4. 2. DISCUSSION

#### 4. 2. 1. Validité du comptage par caméra acoustique

Outre les erreurs d'identification (Chapitre 1 § 3. 2), la méthodologie présente également d'autres limites qui peuvent conduire à une sous ou une surestimation du nombre de mérous géants évalués. Les poissons posés sur le fond ne sont pas distinguables car ils se confondent avec les rochers. Or, les mérous géants sont des

poissons démersaux restant parfois immobiles sur le sol. Le nombre de mérous géants comptabilisés lors de cette étude peut donc être sous-estimé. Le suivi statique permettrait de limiter ce biais car la caméra, braquée au même endroit pendant plusieurs minutes, laisse le temps au poisson de bouger. Cependant, à l'inverse, un poisson qui sort du champ de vision de la caméra puis revient peut être comptabilisé deux fois (ou plus), provoquant une surestimation de la population de mérou géant présente sur le site. Ce biais pourrait être minimisé par la mesure des individus, mais il est impossible de confirmer si le nouvel individu est de taille identique. La quantification de ces biais est pour le moment impossible. Cependant, les passages effectués plusieurs fois autour d'un site ont montré une régularité dans le nombre de mérous géants détectés (Tableau XIX). L'erreur entre les deux comptages n'est que de 3 ± 2,8 %.

# 4. 2. 2. Exactitude des mesures de mérous géants par caméra acoustique

La taille moyenne des mérous géants détectés par la caméra acoustique était égale à 85 ± 28 cm, ce qui correspond à une taille de mérou géant juvénile (Bullock et al., 1992). Les plus petits mérous se trouvaient aux Mamelles, et les plus grands mérous étaient localisés à la réserve naturelle, que se soit autour de l'île du Grand Connétable (101,6 cm en 2011) ou autour du Petit Connétable (96,6 cm en 2012). Les autres sites abritaient des mérous de tailles similaires et intermédiaires. Le site des Mamelles, de faible profondeur (entre 0,5 et 4,5 mètres), ne permet pas l'installation de gros individus, en revanche les empilements de rochers offrent de multiples habitats pour les petits mérous qui ont tendance à ne pas quitter leur abri (Koenig et al., 2007). À l'inverse, les profondeurs à la réserve sont supérieures (de 4 à 9 mètres) et les reliefs marins sont des tombants et de larges failles. Ce type de relief serait surement plus adapté à l'installation de mérous géants de plus grande taille. Il faut cependant rappeler que la pêche est interdite sur la réserve. Les premiers effets de la pêche sur une population est la disparition des grands individus (Bianchi et al., 2000 ; Berkeley et al., 2004 ; Dulvy et al., 2004), ce qui pourraient expliquer une taille moyenne des mérous géants mesurée par la caméra acoustique significativement inférieure aux îlets Rémire et aux Battures par rapport à la réserve naturelle.

Les tailles mesurées *via* le logiciel de la caméra acoustique sont plus faibles que les tailles moyennes réelles des poissons observés lors des pêches scientifiques (§ 3. 1. 3). Ce biais a également été observé par Burwen *et al.* (2010) qui trouvent des estimations de mesures de taille réalisées par caméra acoustique légèrement inférieures à la taille

réelle. Trois raisons peuvent expliquer ces différences : (1) Les mesures faites avec la caméra acoustique peuvent être biaisées en fonction de l'angle de positionnement du poisson par rapport aux faisceaux acoustiques (Figure 70) et le degré de réfléchissement de la queue ; (2) Les erreurs de mesures peuvent aussi être provoquées par le comportement agité du poisson qui ne permet pas d'avoir une image convenable pour réaliser la mesure (Burwen *et al.*, 2010), et enfin (3) les mesures de terrain sont prises à la courbe, c'est-à- dire que la courbure du poisson est prise en compte dans la longueur totale (surestimation de la longueur d'environ 5%), ce qui n'est pas le cas à la caméra acoustique.

Cependant, quelle que soit la mesure prise en compte (réelle ou virtuelle), les tendances de répartition de taille restent les mêmes, à savoir les plus petits individus sur le site des Mamelles et les plus grands à la réserve naturelle. Même si les mesures de taille avec la caméra acoustique sont sous-estimées, la technique permet de mener des études sur l'évolution temporelle ou spatiale des tailles des mérous géants si elle est appliquée à l'identique sur chaque site et a l'avantage d'être plus exhaustive que les pêches.

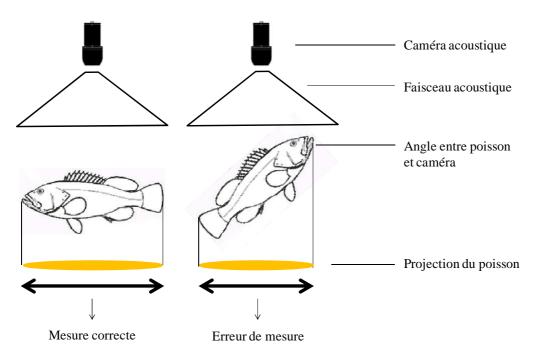


Figure 70 : Schéma explicatif de l'erreur de mesure des mérous géants *Epinephelus itajara* avec une caméra acoustique

Malgré les erreurs possibles, les tailles mesurées à l'aide des caméras acoustiques peuvent être un critère d'identification des espèces (si les gammes de taille des espèces présentes sont suffisamment différentes) (Burwen *et al.*, 2010) comme pour les mérous géants, mais également un élément supplémentaire pour préciser le comptage des individus autour des îles rocheuses.

# 4. 2. 3. Nombre de mérous géants sur les sites rocheux de Guyane

Pour la première fois, la population de mérous géants a été dénombrée sur les sites rocheux entre Cayenne et l'embouchure de l'Oyapock. Les îles du Salut et les Battures de Malmanoury (entre autres) n'ont pas été prospectées dans cette étude pour des raisons logistiques bien que les débarquements de mérous géants pêchés aux îles du Salut sont les plus élevés de Guyane (§ 3. 1. 2). Pour avoir une estimation de leur population représentative de toute la Guyane, il faudrait inclure ces îles lors d'une prochaine évaluation par la caméra acoustique.

En septembre 2011, 214 mérous géants ont été dénombrés autour des îles prospectées, de Cayenne à l'embouchure de l'Oyapock. Puisqu'il s'agit de la première évaluation jamais réalisée sur cette espèce, toute comparaison avec des chiffres historiques est impossible. En revanche, cette abondance pourra être prise comme référence pour les travaux ultérieurs sur les mêmes sites. Ainsi, en 2012, à la même période, le nombre de mérous géants détectés a chuté d'un quart, avec une abondance totale estimée à 165 individus. Ce suivi doit donc perdurer pour déterminer si cette diminution est due à une variation aléatoire de l'abondance ou à une diminution réelle de la population de mérous géants en Guyane.

En 2011, l'abondance de mérous géants détectés aux îlets Rémire est inférieure à celle de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (90 individus contre 121) soit quasiment un tiers d'individus en moins. Cette différence est encore plus marquée si l'on considère l'abondance de chacune des îles ramenée à leur périmètre puisque l'île du Grand Connétable abritait entre 2,5 et 4,5 fois plus de mérous géants que les autres îles pour un périmètre de côtes rocheuses inférieur (périmètre du Grand Connétable 0,83 km; Malingre 1,13 km; Le Père 3,05 km; La Mère 4,38 km; Mamelles 2,27 km). Aucun mérou géant n'a été détecté au Malingre en 2011 et seulement trois ont été recensés aux Battures du Connétable, mais les conditions de mer n'avaient pas permis de déployer la caméra acoustique correctement et les travaux avaient été écourtées sur ces deux sites. Les raisons de ces différences d'abondance entre les îles peuvent être expliquées par un ou plusieurs facteurs combinés:

- l'éloignement de la côte, les îlets Rémire étant très côtiers ;

- la profondeur des sites, de 0,5 m à 7 mètres sur les îlets Rémire contre 4 à 9 mètres à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable ;
- l'effet de la pêche, autorisée autour des îlets Rémire et totalement interdite à la réserve.

En 2012, les abondances des mérous géants aux îlets Rémire et à la réserve étaient quasiment équivalentes (86 individus aux îlets Rémire contre 79 à la réserve). L'île du Grand Connétable abritait moitié moins de mérous géants qu'en 2011 (43 individus), et cette abondance était à peine deux fois plus élevée, voire équivalente à celles des autres îles (18 individus aux Mamelles et 45 individus à l'îlet Le Père).

L'effet réserve mis en évidence en 2011 a totalement disparu en 2012. Un filet de pêche avait dérivé sur la zone de vie des mérous géants du Grand Connétable en juin 2012, provoquant très probablement la mort de nombreux individus. D'ailleurs, les pêches scientifiques qui avaient suivi cet épisode à la réserve ont été les seules où aucun individu n'avait été capturé. La présence de ce filet au sein de la réserve et notamment sur la zone de vie des mérous géants a donc pu drastiquement impacter la population de l'île du Grand Connétable.

Le nombre de mérous géants comptabilisé autour de chaque île rocheuse de Guyane est nettement supérieur à l'abondance des mérous géants vivant en Floride, où leur nombre varie de 0,25 à 10 individus par sites rocheux (Koenig et al., 2011). Le type d'habitat (haut relief / bas relief; récifs artificiels ou naturels) semble être un facteur influençant l'abondance des mérous géants sur un site (Koenig et al., 2011). Les abondances recensées avant le déclin des stocks en 1989 étaient de 100 à 150 individus sur les sites d'agrégation de Floride et 40 individus sur une épave du golfe du Mexique (DeMaria, 1996). Après le déclin des stocks, ces abondances avaient chuté à quelques individus (0 à 10) sur les sites d'agrégation mais souvent ces chiffres ne dépassaient pas deux individus (Sadovy et Eklund, 1999). Depuis l'interdiction totale de la pêche au mérou géant, les stocks se sont reconstitués et sur les sites d'agrégation de Floride, le nombre de mérous géants en 2013 variait de 23 à 173 individus (Koenig et Coleman, 2013). Les abondances sur les sites de vie (hors agrégation) ont augmenté également de 0,2 individus par site en 1994 à 0,8 individu par site en 2008 (Koenig et Coleman, 2009). Ainsi, les abondances relevées en Guyane en 2011 et 2012 (de 20 à 95 individus par site) sont équivalentes aux abondances des mérous géants sur leur site d'agrégation avant le déclin des stocks ou après 20 ans de protection totale. Aucun signe de reproduction de l'espèce n'a été mis en évidence durant cette étude, suggérant que les sites rocheux de Guyane représentent les lieux de vie habituels des mérous géants et non des sites d'agrégation pour la reproduction. En termes d'abondance, la situation en Guyane française est donc exceptionnelle pour les populations de mérous géants.

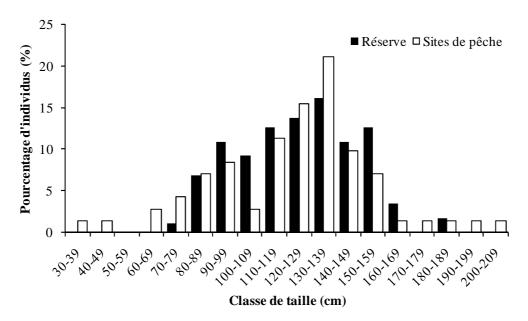
Le panache de l'Amazone et des rivières locales apportent de nombreux nutriments (Froidefond *et al.*, 2002 ; Do Rosario Marinho Jaussaud, 2007) et la biomasse de poissons est extrêmement élevée (Artigas *et al.*, 2003). La Guyane présente donc une forte abondance de nourriture pour les mérous géants. Tout le littoral guyanais est, de plus, bordé de mangroves, qui est l'habitat préférentiel des juvéniles de mérous géants (Eklund et Schull, 2001 ; Frias-Torres *et al.*, 2007 ; Koenig *et al.*, 2007). Les conditions environnementales en Guyane sont donc extrêmement favorables au développement et au maintien de la population des mérous géants : (1) les îles rocheuses sont capables d'accueillir un grand nombre de mérous géants car il y a de nombreux rochers et anfractuosités pour se cacher et d'autres habitats offrant de la nourriture en quantité et (2) il y a un possible recrutement permanent des mangroves vers les habitats rocheux marins, ou à partir des habitats rocheux eux-mêmes. En effet, il y a de nombreuses structures (rochers et trous) qui pourraient protéger les très jeunes individus, qui remplaceraient au fur et à mesure les individus prélevés par la pêche.

# 5. LES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE: UNE POPULATION DE JUVÉNILES?

#### 5. 1. RÉSULTATS

Sur les 615 mérous géants capturés, marqués et mesurés pendant l'étude, 229 (37%) ont été échantillonnés pour la détermination de leur âge.

Les mérous géants dont les rayons épineux ont été échantillonnés au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable mesuraient entre 78 et 189 cm (N = 155) avec la majorité des poissons entre 80 et 159 cm (Figure 71). Les individus échantillonnés hors de la réserve mesuraient entre 38 et 203 cm (N = 71) avec la majorité des individus entre 81 et 152 cm (Figure 71). Les fréquences de taille des deux groupes de mérous géants n'étaient pas significativement différentes l'une de l'autre (Kolmogorov-Smirnov, p > 0,05).



**Figure 71** : Fréquence de taille des mérous géants *Epinephelus itajara* capturés en Guyane au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (noir) et hors réserve (en blanc)

Les âges des mérous géants ont été estimés pour 218 individus dont 11 ont été recapturés par la suite (Tableau XX).

**Tableau XX**: Nombre de rayons épineux collectés mensuellement en Guyane sur les mérous géants *Epinephelus itajara* entre 2010 et 2013

Mois	2010	2011	2012	2013	Total
Janvier à Mars	-	-	-	-	0
Avril	-	-	-	-	0
Mai	-	15	4	7	26
Juin	-	3	2	-	5
Juillet	3	46	4	15	68
Août	5	8	-	3	16
Septembre	-	6	-	7	13
Octobre	31	22	-	-	53
Novembre	18	17	-	-	35
Décembre	-	13	-	-	13
Total	57	130	9	32	229

Les stries de croissance étaient visibles sur toutes les coupes d'épines, cependant lorsque la coupe était trop éloignée du corps du poisson (base du rayon épineux), le noyau central de celui-ci devient de plus en plus gros. Pour les vieux individus, les stries de croissance s'accumulent à l'apex de l'épine ce qui rend le comptage difficile.

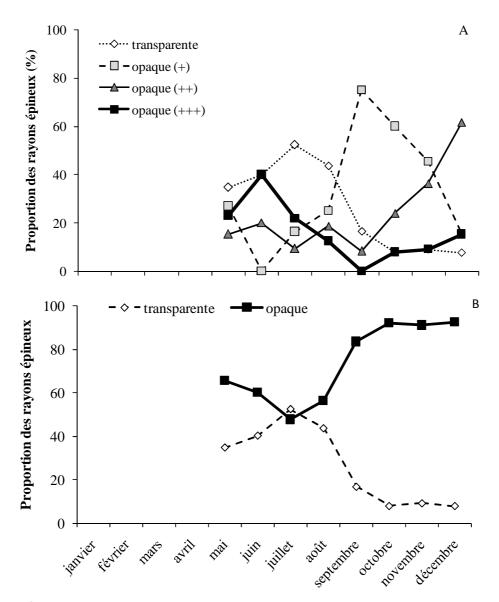
#### 5. 1. 1. Validation et précision de la méthode

L'incrémentation marginale mensuelle (Figure 72A) et l'analyse de l'apex de l'épine (Figure 72B) montre la formation d'un *annulus* par an.

Au mois de juillet, 50% des poissons montrent la formation d'une nouvelle zone transparente à l'apex du rayon épineux. De novembre à décembre, la majorité des poissons ont une zone opaque sur l'apex. L'analyse combinant toutes les zones opaques en comparaisons avec les zones transparentes est unimodal et indique que la zone transparente, dans les rayons épineux, a été déposée principalement de mai à août.

Les deux individus capturés une seconde fois ont permis une validation directe de la formation de l'*annulus*. Le nombre d'*annuli* des deux individus recapturés un an après le marquage a été augmenté de un an.

Par ailleurs, la comparaison des âges déterminés à partir des otolithes et des rayons épineux des mêmes individus (six au total) étaient identiques (Tableau XXI) et variaient de 1 à 6 ans.



**Figure 72** : Analyse semi-quantitative de l'épaisseur de la strie opaque sur le bord des rayons épineux des mérous géants *Epinephelus itajara* de Guyane française

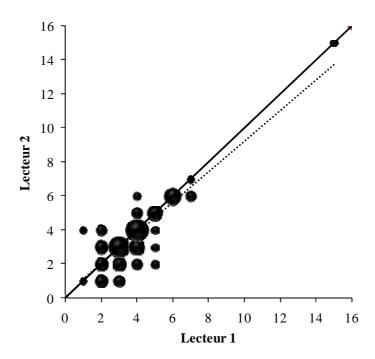
**Tableau XXI**: Comparaison de l'estimation de l'âge entre les rayons épineux et les otolithes d'*Epinephelus itajara* de Guyane française

Individu	Lecture des rayons épineux (zone transparente)	Lecture des otolithes (zone opaque)	Classe d'âge résolu
Mérou 1	2-	1+++	1
Mérou 2	2-	1+++	1
Mérou 3	3+	3-	2
Mérou 4	6-	5+++	5
Mérou 5	7-	6+++	6
Mérou 6	7+	7-	6

Entre la première et la seconde lecture, le lecteur principal (lecteur 1) a lu 62% des rayons épineux avec une parfaite de concordance et 38% avec un coefficient de

variation de 9,9%. Entre la deuxième et la troisième lecture, le pourcentage de rayons épineux lu avec une concordance parfaite a augmenté à 67% et le reste des rayons épineux avec un coefficient de variation de 8,3%. Près de 45 rayons épineux ont nécessité une quatrième lecture. Parmi les 33% de rayons épineux sans concordance parfaite, l'erreur de lecture était de  $\pm$  1 an (25%),  $\pm$  2 ans (3,1%) ou > 2 ans (1,8%) de différence. Aucune corrélation n'existe entre l'âge des individus et l'erreur de la lecture, l'âge des petits mérous a donc été aussi difficile à déterminer que celui des individus plus âgés.

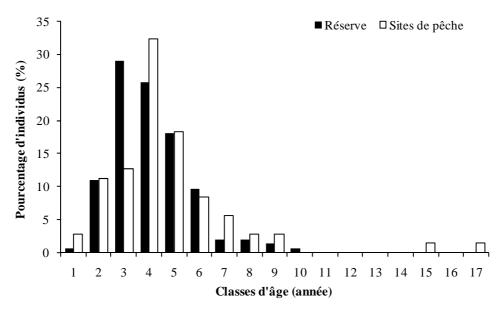
Le lecteur 1 et un second lecteur expérimenté (lecteur 2) étaient en parfait accord pour 52% des rayons épineux (Figure 73) et 30% des lectures réalisées à  $\pm$  1 an de différence, 11% à  $\pm$  2 ans et 7% avec > 2 ans de différence.



**Figure 73** : Comparaison de l'âge estimé à partir de rayons épineux d'*Epinephelus itajara* de Guyane française entre deux lecteurs. La taille des points est proportionnelle au nombre de lectures

#### 5. 1. 2. Âge des mérous géants de Guyane française

Les mérous géants capturés à la réserve de l'île du Grand Connétable avaient entre 1 et 10 ans avec 94% des poissons entre 2 et 6 ans (Figure 74). Les mérous géants capturés hors réserve avaient entre 1 et 17 ans (Figure 74) avec 89% des individus âgés de 2 à 7 ans (mode à 4 ans). Les fréquences de classes d'âge des mérous géants dans la réserve et hors réserve n'étaient pas significativement différentes (Kolmogorov-Smirnov, p > 0,05).



**Figure 74** : Fréquence d'âge des mérous géants *Epinephelus itajara* échantillonnés en Guyane française au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (noir) et hors réserve (blanc)

Sur la totalité des mérous géants échantillonnés, seulement 19 individus (8,5%) avaient plus de 6 ans et 3 individus (1,5%) avaient 1 an.

Les âges des individus uniquement mesurés ont été calculés à partir des clés tailleâge réalisées à partir des individus dont l'âge a été déterminé, au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (Tableau XXII) et hors de la réserve (Tableau XXIII).

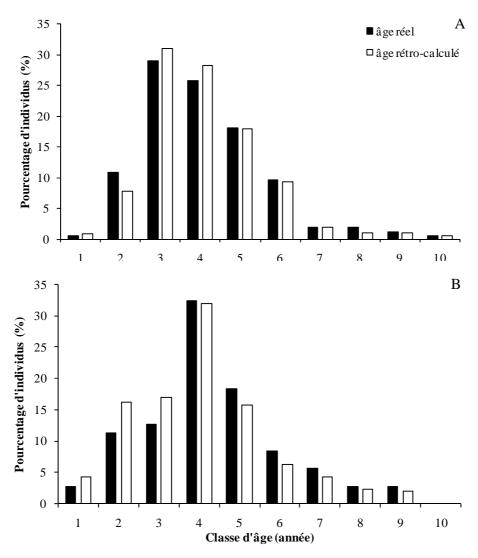
**Tableau XXII**: Clé taille-âge des mérous géants *Epinephelus itajara* échantillonnés au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (Guyane française). Pourcentage d'individus par classe de taille de 10 cm. Les premières classes de taille et les dernières ont été fusionnées afin d'avoir un nombre d'individus (N) suffisamment grand.

	Âge (années)										
Classe de taille (cm)	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
70-89	14	7,1	42,9	42,9	7,1						
90-99	19	0	26	53	21						
100-109	15	0	26,5	47	26,5						
110-119	19	0	5	53	32	10					
120-129	19	0	0	47	37	16					
130-139	26	0	0	4	42	35	11,5	7,5			
140-149	15	0	0	13	27	33	27	0			
150-159	18	0	0	0	5,5	44,5	33,5	11	0	5,5	
160-189	9	0	0	0	22,2	11,1	22,2	11,1	11,1	11,1	11,1

**Tableau XXIII**: Clé taille-âge des mérous géants *Epinephelus itajara* échantillonnés sur les sites de pêche de Guyane française. Pourcentage d'individus par classe de taille de 10 cm. Les premières classes de taille et les dernières ont été fusionnées afin d'avoir un nombre d'individus (N) suffisamment grand et les deux individus > 189 cm ont été supprimés

	Âge (années)										
Classe de taille (cm)	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
30-79	7	28,5	71,5								
80-89	5	0	40	40	20						
90-99	6	0	16,7	16,7	50	16,6					
100-109	3	0	0	50	50	0	0				
110-119	8	0	0	37,5	37,5	25					
120-129	11	0	0	9,1	45,5	27,3	9	0	9,1		
130-139	15	0	0	6,7	46,7	33,3	6,6	6,7			
140-149	7	0	0	0	28,6	14,3	28,6	14,2	14,3		
150-159	5	0	0	0	20	20	20	20	0	20	
160-189	3	0	0	0	0	0	33,3	33,4	0	33,3	

Les fréquences d'âge déterminé à partir des rayons épineux et rétro-calculé à partir des clés taille-âge n'étaient pas significativement différentes au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (Kolmogorov-Smirnov, p > 0,05) (Figure 75A) ni hors de la réserve (Kolmogorov-Smirnov, p > 0,05) (Figure 75B).



**Figure 75**: Fréquence d'âge réel et rétro-calculé des mérous géants *Epinephelus itajara* capturés en Guyane française au sein de la réserve naturelle du Grand Connétable (A) et hors réserve (B)

#### 5. 2. DISCUSSION

#### 5. 2. 1. Représentativité de l'échantillonnage

Les mérous géants ont été capturés à la ligne avec les mêmes tailles d'hameçons et fil de nylon tout au long de l'étude. Les outils de pêche utilisés dans cette étude n'étaient pas adaptés pour les individus de taille < 70 cm. C'est pourquoi, l'échantillonnage ne reflète potentiellement pas la totalité de la population de mérous géants juvéniles vivant autour des sites rocheux de Guyane. Par ailleurs, il est difficile de savoir s'il y a eu un biais d'échantillonnage sur les grands individus à cause de la résistance du matériel de pêche utilisé, mais le fil de pêche a cassé seulement deux fois. Le plus grand poisson capturé lors de cette étude mesurait 212 cm mais les rayons

épineux n'ont pas été collectés. Le second plus grand, dont les rayons épineux ont été prélevés, mesurait 203 cm. Les débarquements commerciaux n'ont quant à eux pas mentionnés de mérou géant supérieur à 200 cm (Artero, obs. pers). Il est donc assumé que l'échantillonnage réalisé pour la détermination de l'âge est représentatif de la population de mérous géants de Guyane mesurant entre 70 cm et 200 cm de longueur.

## 5. 2. 2. L'utilisation des rayons épineux pour la détermination de l'âge des mérous géants dans un environnement tropical

L'analyse de l'incrémentation marginale et les recaptures, ont permis de déterminer qu'un seul *annulus* se forme par an chez les mérous géants de Guyane française. Cette analyse n'a pas pu se faire pour les individus de plus de 10 ans car les stries étaient trop proches les unes des autres. La zone transparente est initiée en juillet, mois qui correspond à la transition entre la saison des pluies (de décembre à juin) et la saison sèche (de juillet à novembre). La variation du taux de croissance des mérous géants de Guyane semble donc liée à ce changement de saison. Un des paramètres pouvant expliquer la variation du taux de croissance est la variation de la salinité qui diminue en saison des pluies à cause de l'apport d'eau douce de l'Amazone et des fleuves locaux dans le milieu marin. Ce changement de saison pourrait également avoir des répercussions sur la disponibilité alimentaire, engendrant de fait une modification du taux de croissance, mais aucune différence dans l'alimentation des mérous géants n'a été détectée entre les saisons (Chapitre 1 § 5. 1. 1).

La formation d'annulus annuelle a été démontrée chez plusieurs espèces de mérous comme le Black Grouper (*Mycteroperca bonaci*) (Crabtree et Bullock, 1998), le Snowy Grouper (*Hyporthodus niveatus*) (Wyanski *et al.*, 2000), le Dusky Grouper (*Epinephelus marginatus*) (Reñones *et al.*, 2007), et le Red Grouper (*E. morio*) (Lombardi-Carlson *et al.*, 2008). Les mérous géants du golfe du Mexique déposent leur zone opaque d'avril à août (Bullock *et al.*, 1992) lorsque la température des eaux augmente, c'est-à-dire plus tôt qu'en Guyane (septembre – décembre).

La correspondance trouvée entre l'âge déterminé à partir des rayons épineux et celui déterminé à partir des otolithes (Tableau XXI), était parfaite, indiquant que les deux méthodes utilisées pour déterminer l'âge des mérous géants étaient adaptées, même en milieu équatorial. Cependant, la comparaison n'a pu être réalisée que sur six poissons, il serait donc souhaitable d'augmenter la taille de l'échantillonnage comparatif afin de déterminer la précision de la méthode non létale de détermination de l'âge par

les rayons épineux. La comparaison de ces deux méthodes sur des poissons plus âgés permettrait également de déterminer la limite de la technique de lecture des rayons épineux, puisqu'au-delà d'un certain âge, la lecture des épines devient plus difficile en raison de l'accumulation des stries au niveau de l'apex. Murie et al. (2009) ont comparé la méthode des otolithes et des rayons épineux pour les mérous géants en Floride. Sur 21 individus, 89% des âges déterminés grâce aux rayons épineux sont en accord, à un an près, avec les âges déterminés à partir des otolithes (de 0 à 17 ans). Cependant, selon l'origine des individus, les difficultés rencontrées pour déterminer l'âge des poissons ne se situent pas sur les mêmes structures : en Guyane, la lecture des otolithes des mérous géants est plus difficile que sur les individus de Floride car les zones opaques sont peu contrastées alors que la lecture des rayons épineux est plus aisée car la zone transparente est plus claire. En Guyane, les rayons épineux semblent donc être la meilleure structure pour estimer l'âge des mérous géants. Néanmoins, discerner les annuli a été compliqué à cause de la présence de nombreuses fausses stries sur les rayons épineux et les deux lecteurs ont eu plus de difficultés à lire les rayons épineux provenant de poissons de Guyane que de Floride. Les changements du milieu marin entre deux saisons en Guyane peuvent ne pas être suffisament marqués pour initier une formation claire de la strie de croissance. Ces fausses stries compliquent la lecture et conduisent à un coefficient de variation de 9%, soit plus du double de la variation de lecture avec les rayons épineux de Floride (Murie et al., 2009). Cependant, la correspondance entre les multiples lectures des rayons épineux d'un même lecteur était de 70% une fois que la structure des annuli a été comprise. En revanche, la correspondance des âges déterminés entre les lecteurs diminue à 52%. Le second lecteur n'ayant effectué qu'une seule lecture par rayon épineux, une seconde lecture aurait été necessaire pour confirmer les âges. Cela est peut-être la raison de la faible concordance entre les lecteurs. Néanmoins, avec une erreur de ± 1 an la concordance entre les deux lecteurs remonte à 82%. L'adequation entre les lectures était similaire dans d'autres études concernant la détermination de l'âge des mérous grâce aux otolithes (Wyanski et al., 2000; Lombardi-Carlson et al., 2008), ce qui montre que l'utilisation de rayons épineux pour déterminer l'âge des mérous géants est fiable.

Dans cette étude, beaucoup de rayons épineux ont été coupés trop haut par rapport à leur base. Cela engendre une difficulté pour discerner le premier *annulus* comme l'ont remarqué McFarlane et King (2001) et Penha *et al.* (2004). Il est probable que la différence d'un an observé entre les lecteurs soit due à la difficulté de lire le premier

*annulus*. Les études futures devront veiller à ce que les rayons épineux soient coupés plus à la base de la nageoire.

#### 5. 2. 3. Y a-t-il des mérous géants matures en Guyane française ?

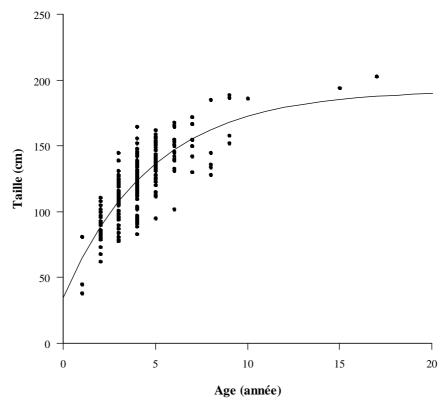
Les poissons collectés dans le golfe du Mexique par Bullock *et al.* (1992) sont âgés de 1 à 37 ans, ceux de Guyane ont entre 1 et 17 ans. Il est probable que l'âge maximal des mérous géants dépasse les 37 ans car les poissons ont été collectés lorsque la population du golfe du Mexique était à son minimum. La longévité des autres espèces de mérous est similaire : Bullock et Murphy (1994) ont reporté que le Yellowmouth Grouper (*Mycteroperca interstitialis*) atteignait 28 ans, Wyanski *et al.* (2000) ont reporté un Snowy Grouper (*Hyporthodus niveatus*) qui avait atteint les 29 ans, Crabtree et Bullock (1998) ont estimé un âge maximal dépassant les 30 ans pour un Black Grouper (*Mycterperca bonaci*) et Reñones *et al.* (2007) ont trouvé un Dusky Grouper (*Epinephelus marginatus*) qui a vécu jusqu'à 61 ans.

La moyenne d'âge de la population du mérou géant en Guyane n'excède pas 4,5 ans ce qui suggère que la majorité des individus n'a pas atteint l'âge de maturité sexuelle (6 ans en moyenne selon Bullock et al. (1992)). D'ailleurs seulement 8,5 % des individus échantillonnés avaient plus de 6 ans. La population de Guyane française semble donc principalement composée de juvéniles. Les pêcheurs professionnels et récréatifs rapportent l'absence de grands mérous géants (2 m et au-delà) depuis plusieurs années, donc d'individus plus âgés que ceux qui ont été recensés dans cette étude. Seulement, il est impossible de savoir quelle était la fréquence de capture de ces individus et leur proportion dans la population. Il est probable que la pêche ait changé la distribution des classes d'âge de la population, les grands et vieux individus étant impactés en premier. Toutefois, il est également possible que les individus matures quittent la Guyane pour se reproduire et ne reviennent pas sur leur site de vie (Chapitre 2 § 4. 1). La migration des individus matures diminuerait la moyenne d'âge de la population de mérous géants de Guyane, qui serait alors un lieu de croissance temporaire avant de rejoindre des sites de vie plus proches des sites de reproduction. Ces deux phénomènes peuvent se cumuler, l'impact de la pêche diminuerait alors le nombre d'individus migrant chaque année.

### 6. CROISSANCE DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE

#### 6. 1. RÉSULTATS

Les âges réels des mérous géants capturés au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et hors de la réserve ont été regroupés pour estimer la croissance à partir du modèle de von Bertalanffy. La croissance des mérous géants était rapide durant les 4-5 premières années, puis elle ralentit progressivement avec l'âge (Figure 76).

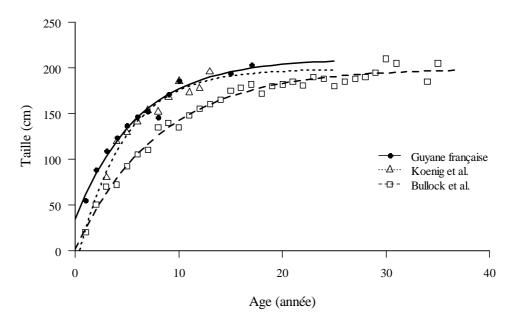


**Figure 76** : Régression de la courbe de croissance de von Bertalanffy basée sur la longueur et l'âge des mérous géants *Epinephelus itajara* de Guyane

La variabilité de la taille à un âge donné est assez forte. Par exemple, pour un poisson de 4 ans, les valeurs de taille se situent entre 83 et 165 cm. Les paramètres de croissance de von Bertalanffy ( $\pm$  ET) ont été estimés à :  $L_{\infty}$  à 192,3  $\pm$  11,46 cm, k 0,20  $\pm$  0,03 m<sup>-1</sup>, et  $t_0$ -0,95  $\pm$  0,38.

## 6. 2. DISCUSSION: COMPARAISON AVEC LES AUTRES POPULATIONS MONDIALES

La courbe de croissance des mérous géants échantillonnés en Guyane a été comparée à celle des mérous échantillonnés en Floride, côté golfe du Mexique (Bullock *et al.*, 1992) et côté Atlantique (Koenig, com pers) (Figure 77).



**Figure 77**: Comparaison de la taille moyenne par âge d'*Epinephelus itajara* avec la courbe de croissance de von Bertalanffy pour le golfe du Mexique ( $\mathbf{o}$ ), la Floride ( $\mathbf{\Delta}$ ) et la Guyane française ( $\mathbf{\bullet}$ ).

La courbe de croissance de mérous géants de Guyane est similaire à celle de Bullock *et al.* (1992) et celle de Koenig (Koenig, com. pers.). L'estimation de la longueur infinie ( $L_{\infty}$ ) des mérous géants de Guyane est égale à 191 ± 10.61 cm. Cette taille est en dessous de la taille maximale échantillonnée dans cette étude (203 cm) et doit être prise avec prudence puisque  $L_{\infty}$  est normalement asymptotique à  $L_{max}$  (Sparre et Venema, 1992 ; Pauly et Moreau, 1997). Le plus grand mérou géant trouvé en Floride mesurait 206 cm (Bullock *et al.*, 1992). Cet individu était âgé de 27 ans, ce qui est un âge beaucoup plus avancé que pour un individu de Guyane de taille similaire (203 cm) et âgé de 17 ans. Les conditions environnementales de Guyane (température élevée et constante toute l'année, nourriture abondante) pourraient favoriser une croissance plus rapide comparée aux eaux plus froides et oligotrophes du golfe du Mexique.

Le coefficient de coirssance de Brody (k) calculé pour le mérou géant en Guyane est égal à  $0.20 \pm 0.03$  m<sup>-1</sup> ce qui est faible comparé à un coefficient de croissance de 2.76 pour un esturgeon (e.g. Paragamian et Beamesderfer, 2003). Cependant, le taux de

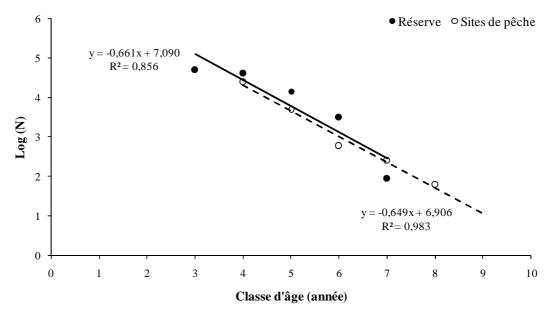
croissance estimé pour les mérous géants de Guyane est semblable aux autres espèces de mérous (Crabtree et Bullock, 1998; Harris et Collins, 2000; Wyanski et al., 2000; Stransky et al., 2001; Harris et al., 2002; Reñones et al., 2007; Lombardi-Carlson et al., 2008), pour lesquels les valeurs du coefficient de Brody varient de 0,08 à 0,23. Le coefficient de Brody estimé en Guyane est supérieur à celui de la population de l'est du golfe du Mexique (0,13) (Bullock et al., 1992). En Guyane, les eaux turbides sont sous l'influence de l'Amazone qui apportent une forte concentration de nutriments et permet l'installation d'un réseau trophique riche avec de nombreuses proies (crabes, crevettes, poissons) pour les mérous géants (Miloslavich et al., 2011). De plus, les habitats rocheux sont proches des milieux estuariens ou des mangroves (à plus fort potentiel trophique) où ils peuvent également trouver de la nourriture en abondance. Il est donc possible qu'en Guyane l'environnement dans lequel évoluent les mérous géants au cours de leurs premières années de vie soit profitable à leur croissance.

Néanmoins la valeur du coefficient de Brody peut redescendre à  $0.18 \pm 0.002$  si la longueur infinie est fixée à 215 cm ( $L_{\infty} = L_{max} / 0.95$ ) comme le propose Pauly (1985) pour les échantillons de petites tailles.

# 7. TAUX DE MORTALITÉ TOTALE DES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE FRANÇAISE

#### 7. 1. RÉSULTATS

Puisque les distributions d'âges réels et rétro-calculés sont significativement homogènes (§ 5. 1. 2), la mortalité totale (Z) est calculée avec la totalité des mérous géants échantillonnés entre 2010 et 2013. Avec ces données, la mortalité totale à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable (N = 355) est égale à 0,66 et la mortalité totale sur les sites de pêche (N = 254) est égale à 0,64 (Figure 78). La mortalité totale de ces deux sites ne sont pas significativement différente (ANCOVA,  $p_{pente} > 0,05$ ;  $p_{ordonnée} > 0,05$ ). Ainsi, la moyenne de la mortalité totale des mérous géants de Guyane française est égale à 0,65.



**Figure 78**: Détermination de la mortalité totale des mérous géants (*Epinephelus itajara*) en Guyane française

# 7. 2. DISCUSSION : RÔLE DE LA RÉSERVE NATURELLE DE L'ÎLE DU GRAND CONNÉTABLE POUR LES MÉROUS GÉANTS DE GUYANE

C'est la première fois que le taux de mortalité totale (Z) des mérous géants de Guyane est estimé. Le conseil de gestion des pêcheries du golfe du Mexique (Gulf of Mexico Fishery Management Council (GMFMC) (1990)) a reporté une mortalité totale de 0,85 pour les mérous géants de plus de 11 ans. Cette valeur est plus élevée que celle de 0,65 trouvée pour la Guyane, mais l'âge des mérous considérés pour le calcul n'excède pas 7 ans. Toutefois, la mortalité totale estimée en 1990 reflétait la mortalité totale au moment du déclin des stocks du golfe du Mexique. La mortalité totale des mérous géants en Guyane est plus élevée que pour d'autres espèces de mérous comme le Red Grouper (Epinephelus morio) dont Z était égale à 0,53 en 2009 (Burgos et Defeo, 2004) ou le Snowy Grouper (Hyporthodus niveatus) avec Z égale à 0,57 en 1978 (Matheson et Huntsman, 1984). L'estimation de la mortalité totale par l'analyse des courbes de capture est basée sur le fait que la mortalité est constante avec l'âge et que la mortalité naturelle ne varie pas dans le temps (Ricker, 1975). La mortalité naturelle du mérou géant avait été estimée à 0,15 par Sadovy et Eklund (1999) mais a été réévaluée à 0,12 dans le rapport de SEDAR (Anonymous, 2004). Selon ces estimations, la mortalité par pêche en Guyane serait égale à 0,53.

La mortalité totale (Z) représente l'addition de la mortalité naturelle (M) et de la mortalité par pêche (F). Avec le postulat que la mortalité totale à la réserve reflétait la

mortalité naturelle du poisson (pas de pêche à la réserve), la mortalité par pêche (F) serait égale à 0. Or, les mérous géants de Guyane sont pêchés par les pêcheurs professionnels et récréatifs. Les taux égaux de mortalité totale des mérous géants au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable et hors de la réserve, suggèrent, au contraire, que la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable est autant exploitée que les sites de pêche. La réserve ne joue donc pas son rôle d'aire protégée pour les mérous géants.

Dans ce chapitre (§ 3. 2. 2), il a été remarqué que la réserve subissait certainement du braconnage par des pêcheurs locaux ou étrangers. Il a également été observé (§ 4. 2. 3) que l'abondance des mérous géants au sein de la réserve était plus importante que sur les autres sites. Le taux de capture autour de l'île du Grand Connétable est nettement plus élevé qu'ailleurs (§ 3. 1. 3) et le nombre maximal de mérous géants pêchés par l'équipe scientifique lors d'une sortie pêche peut atteindre plus de 30 individus, opposé à 8 individus aux îlets Rémire. Ainsi, le nombre de mérous géants prélevés en une sortie pêche va être beaucoup plus impactant au sein de la réserve qu'autour des îlets Rémire ou aux Battures du Connétable. De plus, le site de pêche à la réserve étant beaucoup plus restreint qu'autour des autres îles, il sera plus facile de bien se placer pour attraper des individus. En 2012, un filet est resté quelques jours sur le site principal de présence des mérous géants à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable. Les dégâts provoqués par ce filet ont été dramatiques (aucune capture pendant trois sorties ultérieures) et peuvent se répercuter, non seulement sur l'abondance des individus, mais également sur le taux de mortalité totale sur ce site. Afin d'augmenter l'efficacité des contrôles au sein de la réserve, ils devraient se faire de manière plus régulière et de préférence de nuit et les week-ends, lorsque les pêcheurs présument qu'il n'y aura pas de surveillance.

Par ailleurs, la classe d'âge complètement vulnérable au matériel de pêche est celle de trois ans au sein de la réserve et de quatre ans sur les sites de pêche, malgré l'utilisation du même matériel sur tous les sites. Parallèlement à cela, les plus grands individus ont été attrapés hors de la réserve. Il est alors possible que la réserve soit trop petite, provoquant le départ des grands individus. Cette hypothèse est soutenue par les résultats du Chapitre 2 (§ 4. 2. 2) montrant un déplacement pour 100% des mérous géants de plus de 140 cm marqués à l'île du Grand Connétable. Soit ces individus quittent la réserve pour aller se reproduire, soit ils sont à la recherche d'un autre site de vie, plus adapté à leur taille. De plus, la mortalité totale des mérous géants est calculée à

partir des classes d'âge de 3 ans jusqu'à 7 ans, donc pour les jeunes individus seulement.

La réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, qui est le site où l'abondance des mérous géants est la plus élevée en Guyane française, doit continuer à être protégée au risque que les populations de mérous géants locales diminuent. Cependant, cette réserve marine ne fonctionne pas comme elle est supposée le faire pour les poissons récifaux, c'est-à-dire contenir des individus plus grands et plus âgés où la mortalité totale doit être exclusivement égale à la mortalité naturelle. Les Battures du Connétable, site proche de la réserve (6 miles nautique), mais beaucoup plus vaste (1 km²), est le site où les plus grands mérous ont été capturés depuis 2010. Un agrandissement de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable englobant le site des Battures, ou la mise en place d'une seconde aire marine protégée sur ce site pourrait aider à maintenir les grands mérous géants en Guyane.

# 8. IMPLICATIONS POUR LA GESTION DES MÉROUS GÉANTS EN GUYANE FRANÇAISE

Les mérous géants de Guyane sont âgés de 1 à 17 ans avec une moyenne de 4,2 ans. Seulement 8,5% de la population échantillonnée était âgée de plus de 6 ans. Sur la base de l'âge à maturité sexuelle dans le golfe du Mexique (5-6 ans pour les mâles et 6-7 ans pour les femelles) (Bullock *et al.*, 1992), 83% de la population des mérous géants de Guyane seraient des juvéniles, malgré leur plus forte taille par rapport à l'âge. Cependant l'âge et la taille à maturité sexuelle peuvent être différents dans ces deux régions, d'autant plus que la taille des mérous en Guyane est plus grande pour un âge donné (Figure 77) que ceux du golfe du Mexique. Il serait donc prématuré de transposer ces résultats pour pouvoir tirer des conclusions concernant la gestion du stock.

Les effets de la pêche commerciale et récréative sur cette population restent inconnus, cependant les chiffres montrent que la mortalité des mérous géants de Guyane est plus élevée que celle d'autres espèces de mérou. À l'impact de ces deux types de pêche s'ajoute fort probablement une importante pression de pêche illégale de navires venant du Brésil (où le mérou est totalement protégé) et du Suriname (Levrel, 2012).

Au vu de ces résultats, il pourrait être nécessaire de protéger les vieux individus de Guyane. Cependant, si l'absence de grands individus est la conséquence d'une migration ou d'une mortalité par pêche, les conclusions divergent. Les individus de

grande taille (>170 cm), supposés matures, étaient plus fréquemment reportés par les pêcheurs il y a 20 ans. Cela pourrait signifier qu'il y a une perte de grands individus de nos jours par rapport à 20 ans auparavant.

En prévention d'un déclin trop fort des populations sans individus matures, une taille limite de capture pourrait être fixée afin de protéger les individus âgés de plus de 6 ans. La taille moyenne des individus âgés de 6 ans étant égale à 146 cm, une taille maximale de capture fixée à 150 cm paraît raisonnable dans un premier temps.

#### 9. CONCLUSION

L'analyse des pêches d'un pêcheur professionnel depuis 1990 a montré une chute des taux de capture par unité d'effort à partir de 1994, soit quatre ans après le déclin des stocks de mérous géants au niveau mondial. Cela souligne à nouveau le lien existant entre les populations de mérou géant du Brésil, de Guyane et des sites plus au nord jusque dans le golfe du Mexique. Les captures par unité d'effet remontent en 2007 et semblent stables depuis cette date, mais cela reste 2,5 fois moins élevé qu'en 1990.

L'utilisation de la caméra acoustique a permis de comptabiliser les mérous géants présents autour des îlets Rémire et à la réserve naturelle du Connétable durant les mois de septembre 2011 et 2012. Les abondances de mérous géants autour de ces sites semblent exceptionnelles par rapport au recensement qui est fait sur les sites de plongée en Floride ou au Brésil. Entre 30 et 100 mérous sont présents autour de chaque île. Ce chiffre est potentiellement plus élevé le reste de l'année étant donné que les captures par unité d'effort sont les plus faibles durant le mois de septembre.

Étant donné le faible taux de participation des pêcheurs professionnels à l'étude de capture - marquage - recapture, la caméra acoustique a été le seul moyen d'estimer la population de mérous géants, malgré les biais que la méthode peut présenter. Il serait alors nécessaire de prospecter les sites rocheux à d'autres mois de l'année pour confirmer la cyclicité des abondances de mérous géants mis en évidence par les pêches.

Cette méthode permet également d'avoir des estimations réalistes des tailles des mérous géants. Une évaluation régulière des tailles des mérous géants avec une caméra acoustique permettrait de suivre l'évolution des tailles moyennes sur chaque site sans avoir à déployer un fort taux d'échantillonnage par pêche.

L'âge des mérous géants a été déterminé dans l'environnement équatorial de Guyane. La méthode non létale de détermination de l'âge par les rayons épineux s'est

avérée pertinente et fiable, même pour les vieux individus. Cependant, il faut prendre soin de couper les rayons épineux à leur base afin que le premier annulus puisse être visible et comptabilisé. Les otolithes sont plus fiables car le premier annulus ne peut être réabsorbé dans le noyau mais cette technique nécessite la mise à mort de l'animal, ce qui n'est pas du tout envisageable pour une espèce en danger critique d'extinction. La détermination de l'âge d'environ 200 individus n'a pas été suffisante pour évaluer avec précision le stock de mérous géants en Guyane mais a mis en évidence le manque de vieux individus (matures). Il semble nécessaire de protéger cette catégorie de mérou géant même si les raisons ou les facteurs expliquant leur absence dans la population restent inconnus (surpêche, migration). Cela semble d'autant plus nécessaire que la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, n'est pas suffisante pour garantir le maintien de la population des mérous géants en Guyane, les grands (et vieux) individus y étant absents. La mise en réserve des Battures du Connétable est à envisager, cet habitat présentant une plus grande capacité d'accueil pour les grands individus. Cependant, il faut, au préalable, valider l'hypothèse de migration de ces individus en continuant les poses de balises satellitaires.

## DISCUSSION GÉNÉRALE



### **DISCUSSION GÉNÉRALE**

La première partie de cette discussion porte sur les méthodologies adaptées à l'étude d'espèces marines vivant dans un environnement extrême. La récapitulation des connaissances et hypothèses émises sur le cycle de vie des mérous géants, sera réalisée dans un second temps. Enfin, au vu des résultats obtenus lors de cette étude, des recommandations de gestion de l'espèce sont proposées en dernière partie.

Quelles sont les conséquences de la capture et de l'échantillonnage des mérous géants sur leur survie ?

Wilson et Burns (1996) ont étudié les taux de survie des mérous géants après leur relâche, suite à l'effet que pouvait avoir les variations de pression causées par leur remontée en surface sur leur organisme. Le taux de survie des mérous était fonction de la profondeur de la capture, les individus remontés de profondeurs < 40 m ont un taux de survie (86 à 100%) très nettement supérieur à celui des individus capturés à 75 m de profondeur (25%).

De même, Graves *et al.* (2002) et Horodysky et Graves (2005) ont démontré que la mortalité des marlins étaient moins importante lorsque le poisson avait été pêché avec des hameçons de type 'circle hook' que des hameçons droits.

Les conditions d'échantillonnage lors de cette étude et le matériel de pêche utilisé étaient donc optimisées pour la survie des poissons. Les mérous géants capturés dans 20 m de profondeur sur le site des Battures du Connétable ont présenté un problème de vessie natatoire gonflée, mais dont les conséquences n'ont pas été jusqu'à l'externalisation des organes internes de l'animal. Cependant, la relâche de ces individus est toujours délicate et la vessie natatoire de ces individus doit être percée pour évacuer l'air contenu à l'intérieur (fisage) avant de relâcher le poisson. L'utilisation d'un couteau à lame fine (1 à 2 cm de large) suffit pour limiter les blessures faites au poisson, même si leur taux de survie reste inconnu. Un des poissons suivis par PAT-tag avait été fisé et ne semble pas avoir survécu. L'utilisation de PAT-tag pour étudier la survie des mérous géants après fisage, comme l'ont fait Graves *et al.* (2002) et Horodysky et Graves (2005) permettrait de connaître les implications de cette

technique sur leur survie et nous permettrait de conseiller ou non cette pratique avant la relâche des individus.

Quelles sont les méthodes de travail à utiliser pour étudier les animaux marins de Guyane française et plus spécifiquement les mérous géants ?

Au cours de ce projet de recherche, des méthodologies diverses ont été employées pour répondre aux questions posées sur la biologie et l'écologie des mérous géants, dont certaines n'ont pas été décrites dans ce document. Il est donc nécessaire de lister les méthodologies qu'il est possible de mettre en œuvre dans l'environnement marin extrêmement turbide de la Guyane pour l'étude des animaux marins.

Toutes les techniques de travail en plongée sous-marine sont à proscrire. Outre la dangerosité d'une telle manipulation dans un fort courant et aucune visibilité, cette technique ne permettra aucune acquisition de donnée. La pose de matériel en plongée sous-marine est envisageable en planifiant avec rigueur chaque étape pour sécuriser au maximum le travail qui doit être effectué. Dans tous les cas, la pose de matériel qui doit être retrouvé ultérieurement est extrêmement hasardeuse. Il sera préférable de privilégier des systèmes de téléchargement des données à distance, des largueurs automatiques ou toute autre technologie limitant les interventions sous-marines. En effet, la recherche d'objet en plongée sous-marine est quasi impossible car les déplacements du plongeur sont soumis au fort courant et l'absence totale de visibilité empêche de contrôler sa prospection.

La technique de pêche reste la seule façon de prélever des échantillons sur les poissons. C'est une technique qui, telle qu'elle a été pratiquée dans le cadre de cette étude, est non invasive et n'impacte pas la survie des mérous géants. La collecte de rayons épineux et la mesure des individus apportant des informations pour la gestion de la population (âge, mortalité, croissance), il est souhaitable de maintenir ces échantillonnages pour suivre l'évolution du stock dans le département.

Le marquage des individus avec des tags spaghetti classiques est également indispensable à l'acquisition de données. Cependant pour augmenter les possibilités de recueil d'information, il sera nécessaire de développer la communication entre les pêcheurs et les scientifiques, pour mettre en place des collaborations indispensables à la progression de la connaissance sur les espèces de poissons de Guyane et à la gestion durable de ces espèces.

Les balises satellites, permettant de suivre les déplacements de poissons, peuvent également être déployés à l'avenir. C'est le seul moyen de confirmer ou non la migration des individus. L'utilisation du niveau de lumière comme paramètre d'estimation des trajectoires n'est pas fiable dans les eaux turbides de la Guyane, cependant, la précision de la donnée recherchée n'est pas la route migratoire, mais bien le point d'arrivée. Le paramètre de profondeur est suffisant pour démontrer qu'il y a un déplacement à l'échelle de la Guyane.

Enfin, la caméra acoustique est le matériel qui peut permettre de suivre l'évolution intra-annuel ou interannuel du nombre de mérous géants (comme d'autres espèces) en Guyane française. Les premiers déploiements de la caméra acoustique réalisés au cours de cette étude ont démontré que l'identification et le comptage des mérous géants par cette méthode étaient similaires aux estimations obtenues par la pêche. Cependant un couplage de ces deux méthodologies sur une année devrait permettre de confirmer ce résultat pour ensuite pouvoir déployer uniquement la caméra acoustique pour s'affranchir définitivement des contraintes liées à la technique de pêche.

Quelles sont les conséquences des spécificités de l'environnement marin de Guyane sur l'écologie des mérous géants de Guyane ?

Tout au long de cette étude, il a été démontré que l'écologie des mérous géants de Guyane présentait quelques particularités par rapport aux populations géographiquement éloignées. Ces différences sont liées aux caractéristiques très particulières de l'environnement marin de Guyane, à savoir une extrême turbidité, une température constante et des conditions de vie sur les sites rocheux marins proches de la côte similaires à ceux des estuaires et des mangroves.

Ainsi, il a été supposé que le recrutement des mérous géants se faisait aussi bien dans les mangroves que sur les sites marins, ce qui n'apparaît dans aucune autre localité étudiée jusqu'à présent. Le faciès de ces sites rocheux, mais également la quantité de matière organique provenant de l'Amazone arrivant sur ces sites, en font des sites de protection et d'alimentation pour les mérous géants. Ainsi, les mangroves, tout comme les sites rocheux servent de nurserie pour cette espèce en Guyane. Les mangroves sont des habitats recouvrant toute la côte guyanaise et non impactés par le développement industriel, le développement des mérous géants n'est donc pas limité par l'espace, ce qui explique certainement l'abondance exceptionnelle de cette espèce dans les eaux guyanaises.

La présence d'individus de petites tailles et de grandes tailles sur le même site est résolue par un changement ontogénétique de régime alimentaire, évitant ainsi la compétition intra-spécifique pour la ressource alimentaire mais également pour l'espace, les proies des différents stades ontogénétiques se trouvant dans deux milieux différents.

La turbidité de l'eau est un paramètre important créant aussi bien des contraintes que des avantages pour l'espèce. En effet, la turbidité protège des prédateurs et de la chasse sous-marine, ce qui limite l'impact de l'homme sur cette espèce placide et curieuse. C'est ce qui explique peut-être que les mérous géants de Guyane n'ont pas subi le même déclin que dans les autres zones de son aire de répartition. A l'inverse, les mérous géants semblent avoir un régime alimentaire moins diversifié, conséquence de plusieurs phénomènes (1) la biodiversité est moins élevée à la côte du fait des fortes variations des conditions environnementales et (2) la détection de proies à de plus faibles distances. Enfin, la turbidité peut engendrer un manque de stimuli visuel pour cette espèce dont le contact social est un facteur important dans la reproduction.

La température de l'environnement marin pourrait également être un facteur impactant la reproduction des mérous géants, l'absence de saisonnalité pouvant être un paramètre manquant à l'induction du développement gonadique.

De plus, la présence d'un fort courant d'orientation constante tout au long de l'année provoque certainement une dispersion larvaire à des centaines de kilomètres des sites de ponte. Ainsi, de l'état de Rio Grande do Norte (nord-est du Brésil) au Venezuela, les œufs dispersés dans la colonne d'eau ne vont pas servir au recrutement local, mais au recrutement des sites situés plus à l'ouest. Ainsi, le maintien de la population de mérous géants en Guyane serait la conséquence de l'existence de sites de ponte protégés au nord du Brésil.

Synthèse et hypothèses sur le cycle de vie des mérous géants en Guyane française

Les larves de mérous géants sont certainement acheminées en Guyane par le courant nord du Brésil depuis les sites d'agrégations supposés de l'état de Pará et Maranhão. Les juvéniles se développent aussi bien dans les mangroves que sur les sites rocheux présentant des bas reliefs avec des éboulis rocheux où les petits poissons trouvent protection contre les prédateurs et une source de nourriture abondante. Ces habitats étant en bon état de conservation, l'abondance des mérous géants en Guyane est élevée. Vers une taille de 110 cm de longueur, les mérous géants se développant dans

les mangroves, deviennent trop grands et rejoignent les sites rocheux. Cette migration s'effectue annuellement vers la fin du mois de septembre.

Sur les sites rocheux, la répartition spatiale se fait en fonction de la taille des individus, les petits étant dans les éboulis à faible profondeur, où ils se nourrissent principalement de Crustacés, et les plus grands étant plus en profondeur, à la limite de la roche et de la vase où ils s'alimentent presque exclusivement de poissons.

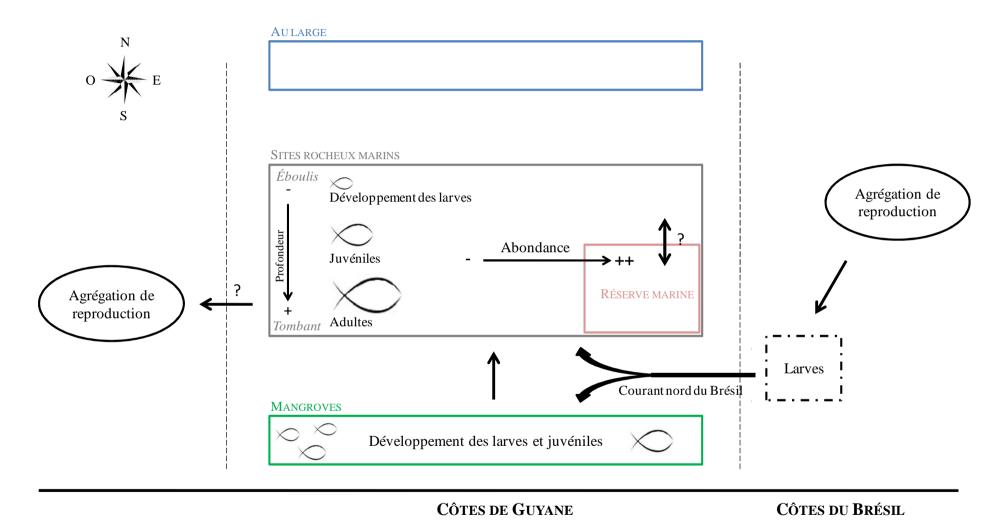


Figure 79 : Cycle de vie des mérous géants Epinephelus itajara en Guyane française.

A la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable, l'abondance des mérous géants est bien plus élevée qu'ailleurs, mais le site étant trop petit, il est possible que les grands individus quittent la réserve à la recherche de plus d'espace (Figure 79).

L'âge des mérous géants de Guyane présents autour des sites rocheux marins de Guyane excède rarement 6 ans (seulement 8,5% des individus ont plus de 6 ans), ce qui représente un pourcentage de mérous géants potentiellement matures extrêmement faible. La mortalité totale calculée est par conséquent assez élevée.

A ce stade de leur vie, plusieurs hypothèses sont possibles :

- (1) Les mérous géants matures migrent vers l'ouest, en suivant le courant, pour la reproduction et ne reviennent pas sur leur site de vie initial.
- (2) Les mérous géants ne se reproduisent pas, les facteurs environnementaux déclenchant la reproduction étant inexistants en Guyane (changement de température, stimuli visuel...). Le manque d'individus matures serait alors les conséquences de la pêche.

Quelles sont les conséquences de la pêche sur la population de mérous géants de Guyane française ?

La pêche va impacter en premier lieu les grands individus. Une surpêche de la population de mérous géants en Guyane française engendrerait alors la disparition des individus adultes de la population. Cela aurait comme conséquence une non reproduction des mérous géants au niveau local ou diminuerait le nombre d'individus atteignant la maturité sexuelle ce qui ferait baisser le flux migratoire vers les sites de reproduction. Le maintien de la population de mérous géants de Guyane française pourrait être uniquement lié au succès de la reproduction de l'espèce au nord du Brésil.

La pêche locale impacte également l'abondance des juvéniles autour des sites rocheux puisque, la réserve naturelle, où l'effort de pêche est moindre, abrite quatre fois plus d'individus qu'ailleurs.

Cependant, l'interdiction de pêche à la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable n'est pas respectée et l'impact de la pêche peut y être extrêmement fort. En effet, l'abondance de mérous géants y est tellement élevée qu'un pêcheur peut prélever plus de 25 % du stock en une seule journée de pêche. Il suffirait donc que quatre pêcheurs illégaux aillent pêcher une fois au cours de l'année dans la réserve pour décimer la population présente. La population de mérous géants à la réserve est donc extrêmement vulnérable à la pêche.

D'ailleurs en 2012, la présence d'un seul filet pendant quelques jours a suffi à impacter fortement cette population. Le nombre de mérous géants capturés lors des pêches scientifiques qui ont suivi cet évènement ayant été nulle jusqu'à la migration des juvéniles provenant des mangroves vers les sites rocheux en septembre.

Quelle régulation de pêche des mérous géants mettre en place en Guyane française?

### Faire respecter l'interdiction de pêche dans la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable

La sensibilité de la population des mérous géants à la pêche étant très forte, il apparaît impératif de faire respecter l'interdiction de pêche au sein de la réserve naturelle de l'île du Grand Connétable. La surveillance de la réserve doit être améliorée avec la présence des autorités compétentes de nuit et pendant les week-ends. Parallèlement à cela, si les pêches scientifiques continuent, il serait souhaitable de prélever de façon systématique les rayons épineux de tous les individus, ce qui permettrait de reconnaître les poissons provenant de la réserve lors des contrôles des débarquements, en interdisant l'ablation des nageoires dorsales aux pêcheurs professionnels et récréatifs avant l'arrivée à terre. Les contrôles au niveau des sites de débarquement devraient également se multiplier, les bateaux de plaisance partant principalement du port de Degrad des cannes et les pêcheurs professionnels de la crique.

#### Mettre en réserve les Battures du Grand Connétable

L'île du Grand Connétable étant une petite île, l'espace y est insuffisant pour le développement en grand nombre des mérous géants juvéniles et adultes. La réserve naturelle marine actuelle ne semble pas fonctionner efficacement pour le maintien et le développement des grands individus, potentiellement matures. Les deux plus grands individus pêchés entre 2010 et 2013 se trouvaient aux Battures du Connétable, à 6 milles de la réserve. Ce site rocheux immergé de 1 km² serait l'espace rocheux naturel principal à mettre en réserve pour la conservation des mérous géants en Guyane. Ce site étant par ailleurs celui où la biodiversité de poissons est la plus importante de l'est guyanais (Artero, obs. pers.), sa mise en réserve serait favorable pour la préservation de la biodiversité marine globale de Guyane.

La mise en réserve de ce site n'implique pas d'interdire totalement la pêche, mais pourrait être par exemple, une zone de pêche régulée. La zone des Battures du Connétable n'est pratiquement pas visitée par les pêcheurs professionnels locaux de Guyane. Seul un pêcheur ligneur continue à visiter ce site. L'interdiction de la pêche professionnelle de ce site n'impacterait pas de façon majeure le revenu des pêcheurs guyanais. Des compensations ou une règlementation particulière devront être mis en place pour le pêcheur dont l'activité s'en verrait diminuée. Par contre, ce site est un haut spot de pêche sportive où certains pêcheurs récréatifs pratiquent déjà le 'catch and release' c'est-à-dire le relâcher des poissons. Les activités de pêche récréative pourraient s'y maintenir sous les conditions du relâcher obligatoire des mérous géants et une limitation de prélèvement d'autres espèces à définir en concertation avec les utilisateurs de cette ressource. De plus, la mise en réserve des Battures du Connétable permettrait potentiellement le développement de l'activité du tourisme de pêche en Guyane française, la présence de gros prédateurs combatifs attirant les pêcheurs sportifs du monde entier. Ainsi, les Battures du Connétable pourraient devenir le site pour sensibiliser les pêcheurs à la richesse marine de Guyane.

#### Imposer une taille maximale de capture des mérous géants en Guyane française

Parallèlement à cela, une taille maximale limite de capture des mérous géants (150 cm) permettrait de protéger les grands individus potentiellement matures. Cela permettrait (1) de voir réapparaître les grands individus signalés il y a 20 ans par les pêcheurs de Guyane et (2) d'accélérer le repeuplement des autres zones de vie des mérous géants (Trinidad et Tobago, Antilles...), dans le cas d'une migration sans retour des individus mâtures de Guyane ou par l'apport de larves transportées par le courant nord du Brésil jusqu'au Venezuela et les Antilles s'il y a une reproduction au large de la Guyane.

#### Suivre une stratégie de conservation internationale

Les captures de mérous géants en Guyane suivent les cycles d'abondance des mérous géants dans le monde. De plus, les populations de mérous géants du Brésil et de la Guyane semblent génétiquement liées, il est donc impératif d'avoir une politique de conservation de cette espèce avec le Brésil. Depuis 2002, l'espèce est totalement interdite à la pêche au Brésil, cependant cette réglementation sera rediscutée en 2015. Si

la pêche devait reprendre cela pourrait impacter de manière conséquente la population de mérous géants de Guyane.

Il apparait nécessaire que la Guyane participe à la mise en place d'une interdiction totale de pêche des mérous géants sur les sites de vie plus au nord ouest où cette espèce a disparu (Petites Antilles). En effet, les fluctuations de l'abondance des mérous géants de Guyane peuvent influencer la recolonisation de ces sites. La préservation du mérou géant en Guyane passe aussi par la préservation des sites vers où la ressource guyanaise migre. Le courant nord du Brésil met en relation tous les écosystèmes marins du Brésil au Venezuela et aux Antilles françaises, il faut alors avoir une prise en charge des espèces à un niveau international et non à un niveau national.

### **CONCLUSION & PERSPECTIVES**

L'écologie des mérous géants à l'échelle d'un site rocheux de Guyane française a été décrite et leur répartition spatiale dans l'est du plateau continental guyanais est maintenant connue. Le mérou géant de Guyane possède majoritairement les mêmes caractéristiques que ceux étudiés dans les autres zones de son aire de répartition, avec toutefois quelques différences spécifiques liées à l'environnement marin turbide et riche de la Guyane française. La population de mérous géants semble avoir fortement diminuée entre 1990 et aujourd'hui, cependant, depuis la protection de l'espèce au Brésil, les captures de mérous géants se sont stabilisées, même si cela reste deux fois moins élevé qu'auparavant. Le doute sur la reproduction ou l'omission de reproduction reste entier, cependant, ni une omission de reproduction ni une migration sur de si grandes distances n'a été mis en évidence pour cette espèce actuellement, ce qui en fait également une spécificité guyanaise. L'abondance des mérous géants est exceptionnelle comparée aux autres sites de vie, cependant, la Guyane semble abriter presque exclusivement une population de juvéniles et il apparaît nécessaire de retrouver des individus matures.

Ainsi, la première chose à mettre en place pour la conservation des mérous géants en Guyane est une réglementation sur une taille maximale limite de capture pour les pêcheurs professionnels et récréatifs. Il faudrait dans un second temps commencer les concertations avec les pêcheurs sur la mise en réserve des Battures du Connétable et discuter des activités autorisées ou non sur ce site et de leurs modalités.

Cependant, il reste encore beaucoup d'axes de recherche à développer afin de comprendre le cycle de vie des mérous géants en Guyane, et les recherches sur la biologie et l'écologie de cette espèce doivent perdurer.

Tout d'abord, il faudrait s'intéresser aux zones de vie des mérous géants qui n'ont pas pu être étudiées durant cette thèse à savoir les zones rocheuses à l'ouest (îlets Dupont, Battures des Malmanoury, îles du Salut) mais aussi et principalement les zones de mangroves (rivière de Montsinery, estuaire de l'Approuague) afin d'y estimer le nombre de mérous géants présents, étudier la distribution de taille, déterminer l'âge des individus peuplant ces sites et calculer leur mortalité.

Les informations acquises lors de cette étude renseignent principalement sur les individus mesurant entre 70 et 200 cm de long à cause de la technique de pêche employée. Il est nécessaire de mettre en place une autre technique d'échantillonnage (nasses) visant les plus petits individus afin de préciser l'importance des mangroves et des sites rocheux pour le développement des larves et des très jeunes mérous géants.

L'évolution du nombre de mérous géants en Guyane française pourrait se faire par caméra acoustique. Il sera d'abord nécessaire de déployer des campagnes de mesures par une caméra acoustique mensuellement (pendant au minimum deux ans) pour confirmer le cycle de présence des mérous géants mis en évidence durant cette thèse. Par la suite, le suivi pourra se faire à deux périodes de l'année représentatives du cycle annuel de l'espèce (en début de saison de pêche, lors de la plus forte abondance des mérous géants et fin août - début septembre, et lors de la plus faible abondance). Ainsi, les tendances de hausse, de baisse ou de maintien de la taille de la population pourront être mis en évidence, ce qui permettra d'ajuster la réglementation de la pêche de l'espèce si nécessaire.

Ensuite, il est nécessaire de comprendre les déplacements des mérous géants entre les différents sites de vie référencés de Guyane. Ainsi, des campagnes intensives de marquage devront être menées aussi bien dans les mangroves (avec des tags spaghetti de plus petite taille pour les petits individus) que sur les sites rocheux. Cependant au préalable de cette étude, il sera indispensable de renforcer l'implication des pêcheurs professionnels et récréatifs dans ce type d'opération. En effet, la participation des pêcheurs à ces études est extrêmement souhaitable, sinon la campagne de marquage dans sa totalité sera remise en cause. Pour réussir à impliquer les pêcheurs, il faudrait dans un premier temps multiplier les réunions informatives sur l'importance de comprendre les déplacements des mérous géants au vu des premiers résultats mis en évidence dans cette étude puis de développer les campagnes d'affichage informatives. Dans un second temps, il faudrait augmenter la récompense offerte pour le retour d'information sur les tags et y inclure également les pêcheurs récréatifs pouvant faire des captures à la côte et autour des sites rocheux.

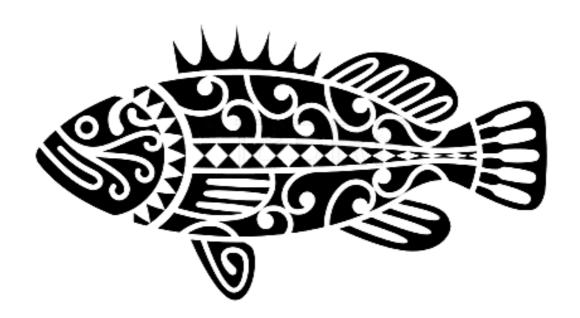
L'implication des pêcheurs est également indispensable pour continuer l'étude sur la biologie de la reproduction des mérous géants. En effet, la technique non létale de collecte de gamètes a échoué. Cependant, déterminer le caractère mature ou immature des individus présents en Guyane permettra de trancher sur les deux hypothèses liées à la reproduction et de mieux gérer l'espèce au niveau local et international. Il serait alors

nécessaire soit d'embarquer avec les pêcheurs professionnels visant l'espèce, soit de leur demander de participer à l'échantillonnage, c'est-à-dire de mesurer les individus pêchés, conserver leurs viscères, labelliser les échantillons et de prévenir les scientifiques à chaque débarquement. Lors de l'étude, les armateurs se sont vus proposés une rémunération contre le retour de poissons non éviscérés ou la conservation des viscères. La somme proposée leur permettait d'obtenir le double du prix de vente du poisson. Aucun pêcheur n'a voulu participer, l'embarcation de scientifiques avec les pêcheurs semble donc une méthode à envisager en priorité.

Parallèlement à la collecte des gonades, il serait nécessaire de continuer l'étude sur les déplacements des mérous géants de Guyane. Effectivement, seul un individu migrateur a été identifié au cours de cette étude, et la fiabilité des enregistrements a été remise en cause. Cependant, la période potentielle de migration a été estimée à fin juillet / début août. Il faudra donc concentrer le marquage par balises satellites autour de cette période. Dans cette étude, les individus de taille > 140 cm ont été ciblés pour le suivi des migrations de reproduction. Il serait alors intéressant d'équiper des individus de plus grandes tailles. Cependant, les individus à marquer en priorité pourront être ciblés en fonction de la taille de maturité sexuelle déterminée grâce aux analyses histologiques des gonades. La programmation des PAT-tags doit être effectuée avec soin. Dans cette étude, les conditions de largage prématuré avaient été fixées au maximum de temps (192 h), et un minimum de variation de profondeur (+/- 1 m), les programmations précédentes avec d'autres paramètres ayant provoqué le largage de la balise satellitaire après deux jours de déploiement. De même les durées de pose de balises de plus de trois mois jusqu'à un an n'ont pas été testées. Au-delà d'un an, les balises n'ont émis aucun signal lors de leur détachement. Il est donc conseillé de réaliser des suivis sur de plus courtes périodes de temps.

Enfin, pour vérifier la connectivité des populations, une étude génétique de plus grande ampleur devrait être menée entre le Brésil, la Guyane et les mérous géants présents dans les zones plus à l'ouest. L'analyse des marqueurs mitochondriaux devrait être privilégiée pour étudier les liens de parenté entre les populations. Un projet sur la génétique des populations devrait inclure des chercheurs des Antilles afin qu'ils puissent collecter des échantillons si un individu s'installait dans leurs eaux.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbes R., Aldebert Y., Leroy C., Lemen R., Prado J. & Saint-Felix C. (1972). Reconnaissance des fonds de pêche de le Guyane française. Campagne de la "Thalassa" dans la région des Antilles-Guyane. *Science et pêche* **210**, 1-22.
- AFD (2012). Aide-mémoire relatif à la mission de prospection « secteur pêche & aquaculture » du 14 au 22 novembre 2011. p. 49: Agence Française de Développement.
- Aizawa M., Arai T., Fujii E., Inada T., Matsuura K., Miyake T., Sasaki K., Sato Y., Shimizu T. & Uyeno T., eds. (1983). Fishes trawled of Suriname and French Guiana: JARMAC.
- Åkesson S. (2002). Tracking fish movements in the ocean. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 56-57.
- Ankjærø T., Christensen J.T. & Grønkjær P. (2012). Tissue-specific turnover rates and trophic enrichment of stable N and C isotopes in juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* fed three different diets. *Marine Ecology Progress Series* **461**, 197-209.
- Anonymous (2004). Complete stock assessment report of SEDAR 6 Goliath Grouper. pp. 1-127. Charleston: Southeastern Data Assessment and Review.
- Anonymous (2013). A service for archival tag data processing & underwater geolocation. In *Track & Loc* (Satellites, C. L., ed.).
- Arnold G. & Dewar H. (2001). Electronic Tags in Marine Fisheries Research: A 30-Year Perspective. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. & Nielsen, J., eds.), pp. 7-64: Springer Netherlands.
- Artero C., Noel C. & Mathieu F. (2012). Prestations d'inventaire et d'étude de zones rocheuses côtières du secteur d'Oyapock à l'îlet La Mère en Guyane. Rapport d'étude de l'option 1 : estimation de la population de mérous géants *Epinephelus itajara*. Sanary: Semantic TS, Seaneo.
- Artigas L.F., Vendeville P., Leopold M., Guiral D. & Ternon J.-F. (2003). Marine biodiversity in French Guiana: Estuarine, coastal, and shelf ecosystems under de influence of Amazonian waters. *Gayana* (*Concepción*) **67**, 302-326.

- Auil-Marshalleck S. (1993). A review of the occurrence of fish spawning aggregations in the Caribbean and the implications for fisheries management. p. 42: CARICOM fisheries resource assessment and management program. Large pelagics, reef and slope fishes assessment subproject specificatino workshop.
- Badalamenti F., D'Anna G., Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. (2002). Size-related trophodynamic changes in three target fish species recovering from intensive trawling. *Marine Biology* **141**, 561-570.
- Baklouti M., Devenon J.L., Bourret A., Froidefond J.M., Ternon J.F. & Fuda J.L. (2007). New insights in the French Guiana continental shelf circulation and its relation to the North Brazil Current retroflection. *Journal of Geophysical Research* 112.
- Baroiller J.F., Guiguen Y. & Fostier A. (1999). Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS* **55**, 910-931.
- Bateson W. (1890). The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)* 1, 225-256.
- Baumgartner L., Bettanin M., McPherson J., Jones M., Zampatti B. & Beyer K. (2010). Assessment of an infrared fish counter (Vaki Riverwatcher) to quantify fish migrations in the Murray-Darling Basin. Australia: Industry & Investment NSW Fisheries Final Report Series.
- Baumgartner L.J., Reynoldson N., Cameron L. & Stanger J. (2006). Assessment of a Dual-frequency Identification Sonar (DIDSON) for application in fish migration studies. In *Fisheries Final Report Series*. Narrandera.
- Becker A., Whitfield A.K., Cowley P.D., Järnegren J. & Næsje T.F. (2011). An assessment of the size structure, distribution and behaviour of fish populations within a temporarily closed estuary using dual frequency identification sonar (DIDSON). *Journal of Fish Biology* **79**, 761-775.
- Belcher E.O. & Lynn D.C. (2000). Acoustic, near-video-quality images for work in turbid water. In *The Proceedings of Underwater Intervention*. Houston, Texas: Preprint.
- Belcher E.O., Matsuyama B. & Trimble G. (2001). Object Identification with Acoustic Lenses. In *MTS/IEEE Oceans*, pp. 6-11. Honolulu, Hawaï.
- Bellail R. & Dintheer C. (1992). La pêche maritime en Guyane française, flottilles et engins de pêche., p. 120: Ifremer.

- Benevides E.A., Vallinoto M.N.S., Fetter Filho A.F.H., de Souza J.R.B., Silva-Oliveira G., Freitas M.O., Ferreira B.P., Hostim-Silva M., Bertoncini A.A., Blanchard F. & Torres R.A. (soumis). When physical oceanography meets population genetics: the case study of the genetic/evolutionary discontinuity in the endangered Goliath grouper (*Epinephelus itajara*; Perciformes: Epinephelidae) with comments on the conservation of the species. *Biochemical Systematics and Ecology journal*.
- Biegler R. & Morris R.G.M. (1996). Landmark stability:studies exploring whether the perceived stability of the environment influences spatial representation. *Journal of Experimental Biology* **199**, 187-193.
- Blanchard F. (1996). Le système pêche côtière en Guyane, bilan des trois dernières années : une nécessaire prise en compte de la complexité. *La pêche maritime* **1393**, 3-8.
- Block B.A., Dewar H., Blackwell S.B., Williams T.D., Prince E.D., Farwell C.J., Boustany A., Teo S.L.H., Seitz A., Walli A. & Fudge D. (2001). Migratory Movements, Depth Preferences, and Thermal Biology of Atlantic Bluefin Tuna. *Science* **293**, 1310-1314.
- Block B.A., Dewar H., Farwell C. & Prince E.D. (1998). A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic Bluefin Tuna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**, 9384-9389.
- Block B.A., Teo S.L.H., Walli A., Boustany A., Stokesbury M.J.W., Farwell C.J., Weng K.C., Dewar H. & Williams T.D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic Bluefin Tuna. *Nature* **434**, 1121-1127.
- Block M.E. (1790). *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. Berlin: J. Morino & Comp.
- Bolle L.J., Hunter E., Rijnsdorp A.D., Pastoors M.A., Metcalfe J.D. & Reynolds J.D. (2005). Do tagging experiments tell the truth? Using electronic tags to evaluate conventional tagging data. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **62**, 236-246.
- Bonner T.H. & Wilde G.R. (2002). Effects of Turbidity on Prey Consumption by Prairie Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 1203-1208.
- Boswell K.M., Wilson M.P. & Cowan J.H. (2008). A Semiautomated Approach to Estimating Fish Size, Abundance, and Behavior from Dual-Frequency Identification Sonar (DIDSON) Data. *North American Journal of Fisheries Management* **28**, 799-807.

- Bourret A., Devenon J.L. & Chevalier C. (2005). Investigation on passive open boundary conditions adapted to the conjunction of strong currents, standing tidal wave and high stratification: Application to the French Guiana Continental Shelf. *Continental shelf Research* **25**, 1353-1373.
- Bourret A., Devenon J.L. & Chevalier C. (2008). Tidal influence on the hydrodynamics of the French Guiana continental shelf. *Continental shelf Research* **28**, 951-961.
- Bouysse P., Kudrass H.-R., Le Lann F. & Martin P. (1977). Reconnaissance sédimentologique du plateau continental de la Guyane française. Orléans: BRGM.
- Brennan J.S. & Cailliet G.M. (1989). Comparative age determination techniques for white sturgeon in California. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**, 296-310.
- Brichet M. (2010). Analyse strategique regionale Guyane. : Agence des Aires Marines Protégées.
- Broderick A.C., Coyne M.S., Fuller W.J., Glen F. & Godley B.J. (2007). Fidelity and over-wintering of sea turtles. *Proc Biol Sci* **274**, 1533-1538.
- Brown C. & Laland K.N. (2003). Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* **4**, 280-288.
- Brusher J.H. & Schull J. (2009). Non-lethal age determination for juvenile Goliath Grouper *Epinephelus itajara* from southwest Florida. *Endangered Species Research* 7, 205-212.
- Buchheister A. & Latour R.J. (2010). Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 445-461.
- Bullock L.H., Godcharles M.F. & Mitchell M.E. (1992). Age, growth and reproduction of jewfish *Epinephelus itajara* in the eastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, *U.S.* **90**, 243-249.
- Bullock L.H. & Murphy M.D. (1994). Aspects of the life history of the yellowmouth grouper, *Mycteroperca interstitialis*, in the eastern gulf of mexico. *Bulletin of Marine Science* **55**, 30-45.
- Bullock L.H. & Smith G.B. (1991). Seabasses (Pisces:Serranidae) pp. 1-243. St Petersburg, Florida: Memoirs of the Hourglass Cruises.

- Bunn S.E., Loneragan N.R. & Kempster M.A. (1995). Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for foodweb studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography* **40**, 622-625.
- Burgos R. & Defeo O. (2004). Long-term population structure, mortality and modeling of a tropical multi-fleet fishery: the Red Grouper Epinephelus morio of the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Fisheries Research* **66**, 325-335.
- Burress E.D., Duarte A., Serra W.S., Gangloff M.M. & Siefferman L. (2013). Species-specific ontogenetic diet shifts among Neotropical *Crenicichla*: using stable isotopes and tissue stoichiometry. *Journal of Fish Biology* **82**, 1904-1915.
- Burton M. (2008). Reproductive omission and "skipped spawning": Detection and importance. *Cybium* **32**, 315-316.
- Burwen D.L., Fleischman S.J. & Miller J.D. (2007). Evaluation of a dual-frequency imaging sonar for detecting and estimating the size in the Kenai River. Anchorage.
- Burwen D.L., Fleischman S.J. & Miller J.D. (2010). Accuracy and Precision of Salmon Length Estimates Taken from DIDSON Sonar Images. *Transactions of the American Fisheries Society* **139**, 1306-1314.
- Cadamuro L. (2004). Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane française). p. 254: Université de Paul Sabatier Toulouse III.
- Cadigan N.G. & Brattey J. (2003). Semiparametric Estimation of Tag Loss and Reporting Rates for Tag-Recovery Experiments Using Exact Time-at-Liberty Data. *Biometrics* **59**, 869-876.
- Caillart B. & Morize E. (1989). Étude du rythme de dépôt des microstries sur les otolithes d'un Serranidé tropical, *Epinephelus microdon* (Bleeker), à l'aide d'un marqueur fluorescent : l'oxytétracycline. *Aquat. Living Resour.* **2**, 255-261.
- Chapman D.G. & Robson D.S. (1960). The Analysis of a Catch Curve. *Biometrics* **16**, 354-368.
- Chevalier C., Froidefond J.-M. & Devenon J.-L. (2008). Numerical analysis of the combined action of littoral current, tide and waves on the suspended mud transport and on turbid plumes around French Guiana mudbanks. *Continental shelf Research* **28**, 545-560.

- Chouvelon T., Spitz J., Cherel Y., Caurant F., Sirmel R., Mèndez-Fernandez P. & Bustamante P. (2011). Inter-specific and ontogenic differences in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values and Hg and Cd concentrations in cephalopods. *Marine Ecology Progress Series* **433**, 107-120.
- Cissé A.A. (2013). Evaluation, scénarios et viabilité écologique et économique des pêcheries côtières tropicales : application au cas de la Guyane française. p. 205: Université des Antilles et de la Guyane.
- Cocheret de la Morinière E., Pollux B.J.A., Nagelkerken I., Hemminga M.A., Huiskes A.H.L. & van der Velde G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* **246**, 279-289.
- Coleman F.C., Koenig C.C. & Collins L.A. (1996). Reproductive styles of shallow-water groupers (Pisces: Serranidae) in the eastern Gulf of Mexico and the consequences of fishing spawning aggregations. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 129-141.
- Colin P.L. (1989). Management and issues. Grouper Watcher 2 (1 and 2). p. 4.
- Colin P.L. (1994). Preliminary Investigations of Reproductive Activity of the Jewfish, *Epinephelus itajara* (Pisces: Serranidae). In *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, pp. 138-147. Miami.
- Collette B.B. (1995). Scombridae. Atunes, bacoretas, bonitos, caballas, estorninos, melva, etc. In *Guia FAO para Identification de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental* (Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. & Niem, V., eds.), pp. 1521-1543. Rome: FAO.
- 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.
- Costello M.J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* **36**, 261-263.
- Crabtree R.E. & Bullock L.H. (1998). Age, growth, and reproduction of Black Grouper, *Mycteroperca bonaci*, in Florida waters. *Fishery Bulletin, U.S.* **94**, 735-753.
- Craig M.T., Graham R.T., Torres R.A., Hyde J.R., Freitas M.O., Ferreira B.P., Hostim-Silva M., Gerhardinger L.C., Bertoncini A.A. & Robertson D.R. (2009). How many species of Goliath Grouper are there? Cryptic genetic divergence in a threatened marine fish and the resurrection of a geopolitical species. *Endangered Species Research* 7, 167-174.

- De Robertis A., Ryer C.H., Veloza A. & Brodeur R.D. (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1517-1526.
- Debicella J.M. (2005). Accuracy and precision of fin-ray aging for gag. p. 75: University of Florida.
- DeMaria K.K. (1996). Changes in the Florida Keys marine ecosystem based upon interviews with experienced residents. The Nature Conservacy and Center for Marine Conservation Special Report. Key West, Florida: The Nature Conservacy.
- DeNiro M. & Epstein S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**, 261-263.
- DeNiro M.J. & Epstein S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**, 495-506.
- Derbal F. & Kara M.H. (1996). Alimentation estivale du mérou, *Epinephelus marginatus* (Serranidae), des côtes est algeriennes. *Cybium* **20**, 295-301.
- Do Rosario Marinho Jaussaud I. (2007). Caractérisation et Dynamique comparée du Phytoplancton et du Bactérioplancton en Eaux Côtières Equatoriales (Guyane Française). p. 232: L'université du Littoral Côte d'Opale.
- Dodson J. (1988). The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **23**, 161-182.
- Domeier M.L. & Colin P.L. (1997). Tropical Reef Fish Spawning Aggregations: Defined and Reviewed. *Bulletin of Marine Science* **60**, 698-726.
- Dunn M.R. & Pawson M.G. (2002). The stock structure and migrations of plaice populations on the west coast of England and Wales. *Journal of Fish Biology* **61**, 360-393.
- Durand J. (1959). Notes sur le plateau continental guyanais. Les éléments principaux de la faune et leurs relations avec le fond. *Cahiers de l'O.R.S.T.O.M* **3**, 7-35.
- Eggleston D.B. (1995). Recruitment in Nassau grouper *Epinephelus striatus*: postsettlement abundance, microhabitat features, and ontogenetic habitat shifts. *Marine Ecology Progress Series* **124**, 9-22.
- Eggleston D.B. & Armstrong D.A. (1995). Pre- And Post-Settlement Determinants of Estuarine Dungeness Crab Recruitment. *Ecological Monographs* **65**, 193-216.

- Eggleston D.B., Grover J.J. & Lipcius R.N. (1998). Ontogenetic diet shifts in Nassau Grouper: trophic linkages and predatory impact. *Bulletin of Marine Science* **63**, 111-126.
- Eisma D., Augustinus P.G.E.F. & Alexander C. (1991). Recent and subrecent changes in the dispersal of amazon mud. *Netherlands Journal of Sea Research* **28**, 181-192.
- Eklund A.-M. & Schull J. (2001). A Stepwise Approach to Investigating the Movement Patterns and Habitat Utilization of Goliath Grouper, Epinephelus itajara, Using Conventional Tagging, Acoustic Telemetry and Satellite Tracking. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. & Nielsen, J., eds.), pp. 189-216: Springer Netherlands.
- Ellis R. (2013). Spawning-related movement patterns of Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*) off the Atlantic coast of Florida. In *66th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. Corpus Christi, Texas.
- Ferreira B.P. (1993). Reproduction of the inshore coral trout *Plectropomus maculates* (Perciformes: Serranidae) from the Central Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Fish Biology* **42**, 831-844.
- Ffield A. (2005). North Brazil current rings viewed by TRMM Microwave Imager SST and the influence of the Amazon Plume. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52**, 137-160.
- Fischer W., ed. (1978). FAO species identification sheets dor fishery purposes. Western Central Atlantic (fishing area 31). Rome: FAO.
- Fishelson L. (1980). Partinioning and sharing of space and food resources by fishes. In *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes* (Bardach, J. E., Magnuson, J. J. & Reinhart, J. M., eds.), pp. 415-445. Manila, Philippines: International Center for living aquatic resources management.
- Focken U. & Becker K. (1998). Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using  $\delta^{13}$ C data. *Oecologia* **115**, 337-343.
- Frias-Torres S. (2006). Habitat use of juvenile goliath grouper *E.itajara* in the florida Keys. *Endangered Species Research* **2**, 1-6.
- Frias-Torres S., Barroso P., Eklund A.-M., Schull J. & Serafy J.E. (2007). Activity patterns of three juvenile Goliath Grouper, *Epinephelus itajara*, in a mangrove nursery. *Bulletin of Marine Science* **80**, 587-594.

- Frias-Torres S. & Luo J. (2009). Using dual-frequency sonar to detect juvenile Goliath Grouper *Epinephelus itajara* in mangrove habitat. *Endangered Species Research* 7, 237-242.
- Froidefond J.-M., Gardel L., Guiral D., Parra M. & Ternon J.-F. (2002). Spectral remote sensing reflectances of coastal waters in French Guiana under the Amazon influence. *Remote Sensing of Environment* **80**, 225-232.
- Froidefond J.M., Pujos M. & Andre X. (1988). Migration of mud banks and changing coastline in French Guiana. *Marine Geology* **84**, 19-30.
- Fry B. (1988). Food web structure on George Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* **33**, 1182-1190.
- Fry B. (2006). Stable isotopes ecology. New-York: Springer.
- Fry B., Mumford P.L. & Robblee M.B. (1999). Stable isotope studies of pink shrimp (Farfantepenaeus duorarum Burkenroad) migrations on the southwestern Florida shelf. *Bulletin of Marine Science* **65**, 419-430.
- Gaines S. & Roughgarden J. (1985). Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **82**, 3707-3711.
- Gearing J.N. (1991). The study of diet and trophic relationships through anundance <sup>13</sup>C. In *Carbon isotope techniques* (Coleman, D. C. & Fry, B., eds.), pp. 201-218. San Diego: Academic Press.
- Gerhardinger L.C., Bertoncini A.A. & Hostim-Silva M. (2006a). Local ecological knowledge and Goliath Grouper spawning aggregations in the South Atlantic Ocean: Goliath grouper spawning aggregations in Brazil. *Traditional Marine Resource Management and Knowledge Information Bulletin*, 33-34.
- Gerhardinger L.C., Hostim-Silva M., Medeiros R.P., Matarezi J., Bertoncini Á.A., Freitas M.O. & Ferreira B.P. (2009). Fishers' resource mapping and Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (Serranidae) conservation in Brazil. *Neotropical Ichthyology* 7, 93-102.
- Gerhardinger L.C., Marenzi R.C., Bertoncini Á.A., Medeiros R.P. & Hostim-Silva M. (2006b). Local ecological knowledge on the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (teleostei: serranidae) in southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **4**, 441-450.

- Gibran F.Z. (2007). Activity, habitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **5**, 387-398.
- Gillanders B.M., Able K.W., Brown J.A., Eggleston D.B. & Sheridan P.F. (2003). Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series* **247**, 281-295.
- Girondot M. & Fretey J. (1996). Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelonian Conservatioln and Biology* **2**, 204-208.
- Gledhill C.T., Lyczkowski-Shultz J., Rademacher K., Kargard E., Crist G. & Grace M.A. (1996). Evaluation of video and acoustic index methods for assessing reeffish populations. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **53**, 483-485.
- Godley B.J., Richardson S., Broderick A.C., Coyne M.S., Glen F. & Hays G.C. (2002). Long-term satellite telemetry of the movements and habitat utilisation by green turtles in the Mediterranean. *Ecography* **25**, 352-362.
- Godo O.R. & Michalsen K. (2000). Migratory behaviour of north-east Arctic cod, studied by use of data storage tags. *Fisheries Research* **48**, 127-140.
- Graham N., Jones E.G. & Reid D.G. (2004). Review of technological advances for the study of fish behaviour in relation to demersal fishing trawls. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **61**, 1036-1043.
- Graham R.T., Rhodes K.L. & Castellanos D. (2009). Characterization of the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* fishery of southern Belize for conservation planning. *Endangered Species Research* 7, 195-204.
- Gratiot N., Anthony E.J., Gardel A., Gaucherel C., Proisy C. & Wells J.T. (2008). Significant contribution of the 18.6 year tidal cycle to regional coastal changes. *Nature Geoscience*, 169-172.
- Graves J.E., Luckhurst B.E. & Prince E.D. (2002). An evaluation of pop-up satellite tag for estimating postrelease survival of Blue Marlin (*Makaira nigricans*) from a recreational fishery. *Fishery Bulletin*, *U.S.* **100**, 134-142.
- Gray J. (2002). Antarctic marine benthic biodiversity in a world-wide latitudinal context. In *Ecological Studies in the Antarctic Sea Ice Zone* (Arntz, W. & Clarke, A., eds.), pp. 1-9: Springer Berlin Heidelberg.

- Green A.L. (1996). Spatial, temporal and ontogenetic patterns of habitat use by coral reef fishes (Family Labridae). *Marine Ecology Progress Series* **133**, 1-11.
- Guéguen F. (2000). Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organisemes benthiques marins du plateau continental (0 60 m) de Guyane française. *Life Sciences* **323**, 775-791.
- Guelinckx J., Maes J., Van Den Driessche P., Geysen B., Dehairs F. & Ollevier F. (2007). Changes in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: A laboratory diet switch experiment. *Marine Ecology Progress Series* **341**, 205-215.
- Gulf of Mexico Fishery Management Council (GMFMC) (1990). Amendment Number 2 to the Fishery Management Plan for the Reef Fish Fishery of the Gulf of Mexico. p. 31.
- Habert A. (2012). Redecoupage des masses d'eau de transition dans le cadre de la directive europeenne cadre sur l'eau. p. 203: NBC Bureau d'étude eau et environnement.
- Hammerschlag-Peyer C.M., Yeager L.A., Araújo M.S. & Layman C.A. (2011). A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS One* **6**, e27104.
- Han C.-H. & Uye S.-I. (2009). Quantification of the abundance and distribution of the common jellyfish Aurelia aurita s.l. with a Dual-frequency IDentification SONar (DIDSON). *Journal of Plankton Research* **31**, 805-814.
- Han J., Honda N., Asada A. & Shibata K. (2009). Automated acoustic method for counting and sizing farmed fish during transfer using DIDSON. *Fisheries Science* **75**, 1359-1367.
- Harmelin J.-G. & Harmelin-Vivien M. (1999). A review on habitat, diet and growth of the Dusky Grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). *Mar. Life* **9**, 11-20.
- Harrigan P., Zieman J.C. & Macko S.A. (1989). The base of nutritional support for the Gray Snapper (*Lutjanus griseus*): an evaluation based on a combined stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science* **44**, 65-77.
- Harris P.J. & Collins M.R. (2000). Age, growth and age at maturity of gag, *Mycteroperca microlepis*, from the southeastern united states during 1994–1995. *Bulletin of Marine Science* **66**, 105-117.

- Harris P.J., Wyanski D.M., White D.B. & Moore J.L. (2002). Age, growth, and reproduction of scamp *Mycteroperca phenax*, in the southwestern North Atlantic, 1979–1997. *Bulletin of Marine Science* **70**, 113-132.
- Hartman E.J. & Abrahams M.V. (1999). Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**, 571-575.
- Hasler A.D. & Scholtz A.T. (1983). *Olfactory imprinting and homing in Salmon*. Berlin: Spinger-Verlag.
- Hays G.C., Houghton J.D.R., Isaacs C., King R.S., Lloyd C. & Lovell P. (2004). First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Animal Behaviour* **67**, 733-743.
- Heemstra P.C. & Randall J.E. (1993). FAO species catalogue. Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod,hind, coral grouper and lyretail species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* **16**, 382.
- 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  $\delta^{34}$ S,  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 2071-2076.
- Heyman W.D., Graham R.T., Kjerfve B. & Johannes R.E. (2001). Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. *Marine Ecology Progress Series* **215**, 275-282.
- Hilborn R. (1990). Determination of Fish Movement Patterns from Tag Recoveries using Maximum Likelihood Estimators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 635-643.
- Hill R.D. & Braun M.J. (2001). Geolocation by Light Level The Next Step: Latitude. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. R. & Nielsen, J. L., eds.): Kluwer Academic Publishers.
- Hobson K.A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**, 314-326.
- Hobson K.A. & Clark R.G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of <sup>13</sup>C in tissues. *The Condor* **94**, 181-188.

- Holden M.J. & Raitt D.F.S., eds. (1974). *Manual Of Fisheries Science. Part 2 Methods of Resource Investigation and their Application*. Rome: Food And Agriculture Organization Of The United Nations.
- Holmes J.A., Cronkite G.M.W., Enzenhofer H.J. & Mulligan T.J. (2006). Accuracy and precision of fish-count data from a "dual-frequency identification sonar" (DIDSON) imaging system. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **63**, 543-555.
- Horn H.S. (1966). Measurement of "Overlap" in Comparative Ecological Studies. *The American Naturalist* **100**, 419-424.
- Horodysky A.Z. & Graves J.E. (2005). Application of pop-up satellite archival tag technology to estimate postrelease survival of White Marlin (*Tetrapturus albidus*) caught on circle and straight-shank ("J") hooks in the western North Atlantic recreational fishery. *Fishery Bulletin, U.S.* **103**, 84-96.
- Horwood J.W., Nichols J.H. & Milligan S. (1998). Evaluation of closed areas for fish stock conservation. *Journal of Applied Ecology* **35**, 893-903.
- Hostim-Silva M., Bertoncini A.A., Gerhardinger L.C. & Machado L.F. (2004). The "Lord of the Rock's" conservation program in Brazil: the need for a new perception of marine fishes. *Coral Reefs* **24**, 74-74.
- Hu C., Montgomery E.T., Schmitt R.W. & Muller-Karger F.E. (2004). The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **51**, 1151-1171.
- Hubert W.A., Pope K.L. & Dettmers J.L. (2012). Passive capture techniques. In *Fisheries Techniques*, *3rd edition*, pp. 223-265. Bethesta, Maryland: American Fisheries Society.
- Hunter E., Aldridge J.N., Metcalfe J.D. & Arnold G.P. (2003). Geolocation of free-ranging fish on the European continental shelf as determined from environmental variables. *Marine Biology* **142**, 601-609.
- Hunter E., Buckley A.A., Stewart C. & Metcalfe J.D. (2005). Migratory behaviour of the thornback ray, Raja clavata, in the southern North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 1095-1105.
- Hunter E., Metcalfe J.D., Arnold G.P. & Reynolds J.D. (2004). Impacts of migratory behaviour on population structure in North Sea plaice. *Journal of Animal Ecology* **73**, 377-385.

- Hyslop (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411-429.
- IUCN (2013). International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species. Version 2013.2.: <a href="www.iucnredlist.org">www.iucnredlist.org</a>.
- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R. & Beyer K. (2005). Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series* **287**, 251-253.
- Janssen J., Jones W.R., Whang A. & Oshel P.E. (1995). Use of the lateral line in particulate feeding in the dark by juvenile alewife (*Alosa pseudoharengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 358-363.
- Johns W.E., Lee T.N., Schott F.A., Zantopp R.J. & Evans R.H. (1990). The North Brazil Current retroflection: Seasonal structure and eddy variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **95**, 22103-22120.
- Johnson K., Thomas P. & Wilson R.R. (1998). Seasonal cycles of gonadal development and plasma sex steroid levels in *Epinephelus morio*, a protogynous grouper in the eastern Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* **52**, 502-518.
- Kamler J.F. & Pope K.L. (2001). Nonlethal methods of examining fish stomach contents. *Reviews in Fisheries Science* **9**, 1-11.
- Kang M.-H. (2011). Semiautomated Analysis of Data from an Imaging Sonar for Fish Counting, Sizing, and Tracking in a Post-Processing Application. *Fisheries and aquatic sciences* **14**, 218-225.
- Khan F., Johnson G.E., Royer I.M., Phillips N.R., Hughes J.S., Fisher E.S., Ham K.D. & Ploskey G.R. (2012). Acoustic imaging evaluation of juvenile Salmonid behavior in the immediate forebay of the water temperature control tower at Cougar Dam, 2010. PNNL-20625, final report submitted to the U.S. Army Corps of Engineers, Portland district, Portland, Oregon, by Pacific Northwest National Laboratory, Richland, Washington.
- Kieffer J. & Colgan P. (1992). The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **2**, 125-143.
- Kim K., Neretti N. & Intrator N. (2005). Mosaicing of acoustic camera images. *IEE Proceedings Radar, Sonar and Navigation* **152**, 263.
- Kimura D.K. & Lyons J.J. (1991). Between readers bias and variability in the agedetermination process. *Fishery Bulletin, U.S.* **89**, 53-60.

- Kingsford M.J. & Choat J.H. (1986). Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Marine Biology* **91**, 161-171.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2009). Population density, demographics and predation effects of adults Goliath Grouper. p. 79: National Oceanic and Atmospheric Administration.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2012). Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). : www.marinelab.fsu.edu.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2013). The recovering goliath grouper population of the southeastern US: non-consumptive investigations for stock assessment. St. Teresa, Florida: National Oceanic and Atmospheric Administration MARFIN Project FINAL Report.
- Koenig C.C., Coleman F.C., Eklund A.M., Schull J. & Ueland J. (2007). Mangroves as essential nursery habitat for Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). *Bulletin of Marine Science* **80**, 567-586.
- Koenig C.C., Coleman F.C. & Kingon K. (2011). Pattern of Recovery of the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* Population in the Southeastern US. *Bulletin of Marine Science* 87, 891-911.
- Koslow J.A., Kloser R. & Stanley C.A. (1995). Avoidance of a camera system by a deepwater fish, the orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **42**, 233-244.
- Krebs C.J. (1989). Ecological Methodology. New York: Harper and Row Publishers.
- Kuo C.-M., Ting Y.-Y. & Yeh S.-L. (1988). Induced sex reversal and spawning of Blue-Spotted Grouper, *Epinephelus fario*. *Aquaculture* **74**, 113-126.
- Lam T.J., Nagahama Y., Chan K. & Hoar W.S. (1978). Overripe eggs and postovulatory corpora lutea in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., form trachurus. *Canadian Journal of Zoology* **56**, 2029-2036.
- Lampert L. (2011). Etude de la crise de la pêche de la crevette en Guyane. pp. 1-79. Cayenne: Ifremer.
- Lampert L. (2012). Actualisation de connaissances du domaine marin en Guyane française. p. 47: Ifremer.
- Langkau M.C., Balk H., Schmidt M.B. & Borcherding J. (2012). Can acoustic shadows identify fish species? A novel application of imaging sonar data. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 313-322.

- Lara M.R., Schull J., Jones D.L. & Allman R. (2009). Early life history stages of Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (Pisces: Epinephelidae) from Ten Thousand Islands, Florida. *Endangered Species Research* 7, 221-228.
- Le Loeuff P. & von Cosel R. (2000). aperçus sur la macrofaune benthique du plateau continental de Guyane française (résultats de la campagne GREEN 0, 16 au 20 avril 1999). p. 40: IRD.
- Lee S.Y. (2000). Carbon dynamics of Deep Bay, eastern Pearl River estuary, China. II: Trophic relationship based on carbon- and nitrogen-stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* **205**, 1-10.
- Leis J.M. (1991). The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P., ed.), pp. 183-230. New York: Academic Press.
- Léopold M. (2005). Guide des poissons de mer de Guyane. Plouzané: Ifremer.
- Levins R. (1968). *Evolution in changing environments: Some Theorotical Explorations*. New Jersey: Princeton University of Press.
- Levrel A. (2012). Estimation de la pêche illégale étrangère en Guyane française. p. 15. Guyane: Ifremer.
- Liao H., Pierce C.L. & Larscheid J.G. (2001). Empirical Assessment of Indices of Prey Importance in the Diets of Predacious Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 583-591.
- Lichtenstein M.G.G. (1822). Die Werke von Marcgrave und Piso uber die Naturgeschichte Brasiliens, erlautert aus den wieder aufgefundenen Originalzeichnungen. Abbildungen IV Fische Abh K Akad Wiss Berlin, 267-288.
- Linde M., Grau A.M., Riera F. & Massutí-Pascual E. (2004). Analysis of trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae). *Cybium* **28**, 27-35.
- Little M.C., Reay P.J. & Grove S.J. (1988). The fish community of an East African mangrove creek. *Journal of Fish Biology* **32**, 729-747.
- Liu C.K. (1944). Rudimentary hermaphroditism in the synbranchoid eel, *Monopterus javanensis*. *Sinensia* **15**, 1-8.
- Liu M. & Sadovy Y. (2004). The influence of social factors on adult sex change and juvenile sexual differentiation in a diandric, protogynous epinepheline, *Cephalopholis boenak* (Pisces, Serranidae). *Journal of Zoology* **264**, 239-248.

- Lombardi-Carlson L., Fitzhugh G., Palmer C., Gardner C., Farsky R. & Ortiz M. (2008). Regional size, age and growth differences of Red Grouper (*Epinephelus morio*) along the west coast of Florida. *Fisheries Research* **91**, 239-251.
- Longley W.H. & Hildebrand S.F. (1941). Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida with observations on color, habits, and local distribution. *Papers from the Tortugas Laboratory* **34**, 1-331.
- Luckhurst B.E. & Luckhurst K. (1977). Recruitment patterns of coral reef fishes on the fringing eef of Curaçao, Netherlands Antilles. *Can. J. Zool.* **55**, 681-689.
- Lugendo B.R., Nagelkerken I., van der Velde G. & Mgaya Y.D. (2006). The importance of mangroves, mud and sand flats, and seagrass beds as feeding areas for juvenile fishes in Chwaka Bay, Zanzibar: gut content and stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology* **69**, 1639-1661.
- Macdonald J.S., Waiwood K.G. & Green R.H. (1982). Rates of digestion of different prey in Atlantic Cod (*Gadus morhua*), Ocean Pout (*Macrozoarces americanus*), Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39, 651-659.
- Machado L.F., Daros F.A.M.L., Andrade Bertoncini Á., Hostim-Silva M. & Barreiros J.P. (2008). Feeding strategy and trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae) from Southern Brazil. *Cybium* **32**, 33-41.
- Madigan D.J., Litvin S.Y., Popp B.N., Carlisle A.B., Farwell C.J. & Block B.A. (2012). Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, pacific Bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS One* 7, e49220.
- Mann D.A., Locascio J.V., Coleman F.C. & Koenig C.C. (2009). Goliath Grouper *Epinephelus itajara* sound production and movement patterns on aggregation sites. *Endangered Species Research* 7, 229-236.
- Marchetti S., Bauer E. & Noel C. (2012). Prestations d'inventaire et d'étude de zones rocheuses côtières du secteur d'Oyapock à l'îlet La Mère en Guyane Étude morpho-sédimentaire. p. 66: Semantic TS Seaneo.
- Marguillier S., van der Velde G., Dehairs F., Hemminga M.A. & Rajagopal S. (1997). Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N. *Marine Ecology Progress Series* **151**, 115-121.
- Marino G., Panini E., Longobardi A., Mandich A., Finoia M.G., Zohar Y. & Mylonas C.C. (2003). Induction of ovulation in captive-reared Dusky Grouper,

- *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), with a sustained-release GnRHa implant. *Aquaculture* **219**, 841-858.
- Marliave J.B. (1977). Substratum preferences of settling larvae of marine fishes reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **27**, 47-60.
- Matheson R.H. & Huntsman G.R. (1984). Growth, Mortality, and Yield-per-Recruit Models for Speckled Hind and Snowy Grouper from the United States South Atlantic Bight. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 607-616.
- Maxwell S.L. & Gove N.E. (2007). Assessing a dual-frequency identification sonars' fish-counting accuracy, precision, and turbid river range capability. *The Journal of the Acoustical Society of America* **122**, 3364-3377.
- McClenachan L. (2009). Historical declines of Goliath Grouper populations in South Florida, USA. *Endangered Species Research* **7**, 175-181.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C. & McGrath C.C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**, 378-390.
- McDonald T.L., Amstrup S.C. & Manly B.F.J. (2003). Tag Loss Can Bias Jolly-Seber Capture-Recapture Estimates. *Wildlife Society Bulletin* **31**, 814-822.
- McFarlane G.A. & Beamish R.J. (1987). Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. In *The age and growth of fish* (Summerfelt, R. C. & Hall, G. E., eds.), pp. 287-300. Ames, lowa 50010: The lowa State University Press.
- McFarlane G.A. & Franzin W.G. (1978). Elevated Heavy Metals: A Stress on a Population of White Suckers, Catostomus commersoni, in Hamell Lake, Saskatchewan. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **35**, 963-970.
- McFarlane G.A. & King J.R. (2001). The validity of the fin-ray method of age determination for lingcod (*Ophiodon elongatus*). *Fishery Bulletin, U.S.* **99**, 459-464.
- Meager J.J., Solbakken T., Utne-Palm A.C. & Oen T. (2005). Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**, 1978-1984.

- Mémery L., Arhan M., Alvarez-Salgado X.A., Messias M.J., Mercier H., Castro C.G. & Rios A.F. (2000). The water masses along the western boundary of the south and equatorial Atlantic. *Progress in Oceanography* **47**, 69-98.
- Metcalfe J.D. (2001). Summary report of the workshop on daylight measurements for geolocation in animal telemetry. In *Electronic tagging and tracking in marine fisheries* (Sibert, J. R. & Nielsen, J. L., eds.), pp. 331-342. Dordrecht: Kluwer.
- Metcalfe J.D. & Arnold G.P. (1997). Tracking fish with electronic tags. *Nature* **387**, 665-666.
- Meurer B.C. & Andreata J.V. (2002). Hábito alimentar de *Diplectrum radiale* (Quoy & Gaimard, 1824)(Teleostei, Perciformes, Serranidae) na Baía da Ribeira, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* **60**, 315-320.
- Miloslavich P., Klein E., Diaz J.M., Hernandez C.E., Bigatti G., Campos L., Artigas F., Castillo J., Penchaszadeh P.E., Neill P.E., Carranza A., Retana M.V., Diaz de Astarloa J.M., Lewis M., Yorio P., Piriz M.L., Rodriguez D., Yoneshigue-Valentin Y., Gamboa L. & Martin A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One* **6**, e14631.
- Minagawa M. & Wada E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}$ N along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}$ N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**, 1135-1140.
- Miranda L.E., Brock R.E. & Dorr B.S. (2002). Uncertainty of Exploitation Estimates Made from Tag Returns. *North American Journal of Fisheries Management* **22**, 1358-1363.
- Moe M. (1969). Biology of the red grouper Epinephelus morio from the eastern Gulf of Mexico: Marine Reasearch Laboratory.
- Moguedet G. (1972). Contribution à l'étude des sédiments fins du plateau continental de la Guyane française récoltés à bord de la Thalassa pendant la campagne Antilles Guyane 1971. In *Département des Sciences de la Terre*. Nantes: Université de Nantes.
- Montgomery J., Coombs S. & Halstead M. (1995). Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **5**, 399-416.
- Morin P.-P., Dodson J.J. & Doré F.Y. (1989). Cardiac responses to a natural odorant as evidence of a sensitive period for olfactory imprinting in young Atlantic Salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 122-130.

- Morisita M. (1959). Measuring of Interspecific Association and Similarity between Communities. pp. 65-80: Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E Biol.
- Morton R.M. (1990). Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Marine Biology* **105**, 385-394.
- Moursund R.A., Carlson T.J. & Peters R.D. (2003). A fisheries application of a dual-frequency identification sonar acoustic camera. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **60**, 678-683.
- Muller-Karger F.E., McClain C.R. & Richardson P.L. (1988). The dispersal of the Amazon's water. *Nature* **333**, 56-59.
- Murie D.J., Parkyn D.C., Koenig C.C., Coleman F.C., Schull J. & Frias-Torres S. (2009). Evaluation of finrays as a non-lethal ageing method for protected Goliath Grouper *Epinephelus itajara*. *Endangered Species Research* 7, 213-220.
- Nagelkerken I. (1981). distribution of the snappers and groupers of the Netherlands Antilles. In *International Coral Reef Symposium*, pp. 479-484. Manila.
- Nagelkerken I. & van der Velde G. (2004). Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds? *Marine Ecology Progress Series* **274**, 143-151.
- Nagelkerken I. & van der Velde G. (2004b). Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. *Marine Ecology Progress Series* **274**, 153-159.
- Nakamura Y., Horinouchi M., Shibuno T., Tanaka Y., Miyajima T., Koike I., Kurokura H. & Sano M. (2008). Evidence of ontogenetic migration from mangroves to coral reefs by black-tail snapper *Lutjanus fulvus*: stable isotope approach. *Marine Ecology Progress Series* **355**, 257-266.
- Navia A.F., Mejia-Falla P.A. & Giraldo A. (2007). Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol* 7, 8.
- Neuenfeldt S., Hinrichsen H.-H., Nielsen A. & Andersen K.H. (2007). Reconstructing migrations of individual cod (*Gadus morhua* L.) in the Baltic Sea by using electronic data storage tags. *Fisheries Oceanography* **16**, 526-535.
- Nieuwenhuize J., Maas Y.E.M. & Middelburg J.J. (1994). Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Marine Chemistry* **45**, 217-224.

- NMFS (2006). Status report on the continental United States distinct population segment of the Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). Florida.
- Odling-Smee L. & Braithwaite V.A. (2003). The role of learning in fish orientation. *Fish and Fisheries* **4**, 235-246.
- Odum W.E. (1971). Pathways of energy flow in a southern Florida estuary. *Sea Grant technical bulletin* **7**, 162.
- Owens N.J.P. (1987). Natural variations in <sup>15</sup>N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* **24**, 389-451.
- Panfili J., Pontual (de) H., Troadec H. & Wright P., eds. (2002). *Manuel de sclérochronologie des poissons*.
- Paragamian V.L. & Beamesderfer R.C. (2003). Growth estimates from tagged white sturgeon suggest that ages from fin rays underestimate true age in the Kootenai River, USA and Canada. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 895-903.
- Parrish J.D. (1989). Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series* **58**, 143-160.
- Pauly D. (1985). Quelques méthodes simples pour l'estimation des stocks de poissons tropicaux. Rome: FAO Document Technique sur les pêches.
- Pauly D. (1990). Length-converted catch curves and seasonal growth of fishes. *Fishbyte* **8**, 24-29.
- Pauly D. & Moreau J. (1997). *Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques*. Toulouse: Cépaduès Editions.
- Pavlov D.S., Borisenko E.S. & Pashin V.M. (2009). Investigations of spawning migration and assessment of abundance of the Kamchatka steelhead (*Parasalmo mykiss*) from the Utkholok River by means of Didson dual-frequency identification sonar. *Journal of Ichthyology* **49**, 1042-1064.
- Penha J.M.F., Mateus L.A.F. & Petrere Jr M.P. (2004). A procedure to improve confidence in identification of the first annulus in fin-spines of fishes. *Fishery Management and Ecology* **11**, 135-137.
- Pham A.H., Lundgren B., Stage B. & Jensen J.A. (2012). Ultrasound backscatter from free-swimming fish at 1 MHz for fish identification. In *IEEE International Ultrasonics Symposium*. Dresden, Germany: IEEE Proceedings.

- Phelan M.J. (2008). Goliath Grouper aggregation and spawning behaviors at Jupiter, Florida. p. 21: Florida onceanographic coastal center.
- Pina-Amargós F. & González-Sansón G. (2009). Movement patterns of Goliath Grouper *Epinephelus itajara* around southeast Cuba: implications for conservation. *Endangered Species Research* **7**, 243-247.
- Pine W.E., Pollock K.H., Hightower J.E., Kwak T.J. & Rice J.A. (2003). A Review of Tagging Methods for Estimating Fish Population Size and Components of Mortality. *Fisheries* **28**, 10-23.
- Pinkas L., Oliphant M.S. & Iverson I.L.K. (1971). Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters. In *Fish Bulletin 152*, pp. 1-105. California: California department of fish and game.
- Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. (1999). Differential fractionation of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**, 225-231.
- Pipal K., Jessop M., Boughton D. & Adams P. (2010). Using dual-frequency identification sonar (didson) to estimate adult steelhead escapement in the San Lorenzo River, California. *California Fish and Game* **96**, 90-95.
- Pohlmann K., Atema J. & Breithaupt T. (2004). The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish. *J Exp Biol* **207**, 2971-2978.
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* **147**, 813-846.
- Post D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**, 703–718.
- Pujos M. & Froidefond J.-M. (1995). Water masses and suspended matter circulation on the French Guiana continental shelf. *Continental shelf Research* **15**, 1157-1171.
- Randall J.E. (1967). Food habits of reef fishes of West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**, 665-847.
- Randall J.E. (1983). Caribbean reef fishes. Neptune City: T.F.H. Publications.
- Reñones O., Piñeiro C., Mas X. & Goñi R. (2007). Age and growth of the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe 1834) in an exploited population of the western Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* **71**, 346-362.

- Reñones O., Polunin N.V.C. & Goni R. (2002). Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology* **61**, 122-137.
- Richardson P.L., Hufford G.E., Limeburner R. & Brown W.S. (1994). North Brazil Current retroflection eddies. *Journal of Geophysical Research* **99**, 5081-5093.
- Ricker W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada* **Bulletin 191**.
- Rideout R.M. (2011). Methods for the identification of skipped spawning. St John's, NL, Canada: Fisheries and Oceans Canada.
- Rideout R.M., Burton M.P.M. & Rose G.A. (2000). Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *Journal of Fish Biology* **57**, 1429-1440.
- Rideout R.M., Rose G.A. & Burton M.P.M. (2005). Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries* **6**, 50-72.
- Righton D. & Mills C. (2008). Reconstructing the movements of free-ranging demersal fish in the North Sea: a data-matching and simulation method. *Marine Biology* **153**, 507-521.
- Rijnsdorp A.D. & Pastoors M.A. (1995). Modelling the spatial dynamics and fisheries of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) based on tagging data. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **52**, 963-980.
- Roberts C.M. & Ormond R.F.G. (1987). abitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.
- Robertson A.I. & Duke N.C. (1987). Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Biology* **96**, 193-205.
- Rockwell Geyer W., Beardsley R.C., Candela J., Castro B.M., Legeckis R.V., Lentz S.J., Limeburner R., Miranda L.B. & Trowbridge J.H. (1991). The physical oceanography of the Amazon outflow. *Oceanography*, 8-14.
- Rodelli M.R., Gearing J.N., Gearing P.J., Marshall N. & Sasekumar A. (1984). Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia* **61**, 326-333.

- Rose C.S., Stoner A.W. & Matteson K. (2005). Use of high-frequency imaging sonar to observe fish behaviour near baited fishing gears. *Fisheries Research* **76**, 291-304.
- Rosecchi E. & Nouaze Y. (1987). Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trau. Inst. Pêches marit.* **49**, 111-123.
- Ross R.M. (1987). Sex change linked with growth acceleration in a coral-reef fish, *Thalassoma duperrey*. *J. Exp. Zool.* **244**, 455-461.
- Ross R.M., Losey G.S. & Diamond M. (1983). Sex change in a coral-reef-fish: dependence of stimulation and inhibition on relative size. *Science* **221**, 574-575.
- Ross S.W. & Moser M.L. (1995). Life History of Juvenile Gag, *Mycteroperca Microlepis*, in North Carolina Estuaries. *Bulletin of Marine Science* **56**, 222-237.
- Rossiter A., Noakes D.L.G. & Beamish F.W.H. (1995). Validation of age estimation for the lake sturgeon. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 777-781.
- Sadovy Y. & Eklund A.M. (1999). Synopsis of biological data on the Nassau Grouper, *Epinephelus striatus* (Bloch, 1792), and the Jewfish, *E. itajara* (Lichtenstein, 1822). : US Dept of Commerce.
- Sadovy Y., Rosario A. & Román A. (1994). Reproduction in an aggregating grouper, the Red Hind, *Epinephelus guttatus*. *Environmental Biology of Fishes* **41**, 269-286.
- Sadovy Y. & Severin K.P. (1992). Trace elements in biogenic aragonite: Correlation of body growth rate and strontium levels in the otoliths of the White Grunt, *Haemulon plumieri* (pisces: Haemulidae). *Bulletin of Marine Science* **50**, 237-257.
- Sadovy Y. & Shapiro D.Y. (1987). Criteria for the Diagnosis of Hermaphroditism in Fishes. *Copeia* **1987**, 136-156.
- Saikia S.K. (2012). Proposal of a new and Simple Descriptive Measure of Diet Breadth. *Ecologia* **2**, 85-92.
- Sanchez-Hernandez J., Servia M., J, , Vieira-Lanero R. & Cobo F. (2012). Ontogenetic dietary shifts in a predatory freshwater fish species: The Brown Trout as an example of a dynamic fish species: InTech.
- Schoener T.E. (1974). Resource partinioning in ecological communities. *Science et pêche* **185**, 27-38.

- Schroeder W.C. (1924). Fisheries of Key West and clam industry of southern Florida: Washington government printing office.
- Schvartz T. (2011). Appel à projet Biodiversité marine en Guyane française (Année 2009) Réalisation d'une campagne d'inventaire de la faune benthique (endogée et épigée) et démersale, sur les fonds marins du plateau continental guyanais. p. 102. Montpellier: Creocean.
- Sedberry G. & Loefer J. (2001). Satellite telemetry tracking of swordfish, *Xiphias gladius*, off the eastern United States. *Marine Biology* **139**, 355-360.
- Seitz A.C., Wilson D., Norcross B.L. & Nielsen J.L. (2003). Pop-up Archival Transmitting (PAT) Tags: A Method to Investigate the Migration and Behavior of Pacific Halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Gulf of Alaska. *Alaska Fishery Research Bulletin* **10**, 124-136.
- Shapiro D.Y. (1987). Reproduction in Groupers. In *Tropical snappers and groupers:* biology and fisheries management (Polovina, J. J. & Ralston, S., eds.), pp. 295-327. United States of America: Westview Press, Inc.
- Sheaves M. & Molony B. (2000). Short-circuit in the mangrove food chain. *Marine Ecology Progress Series* **199**, 97-109.
- Shpigel M. & Fishelson L. (1989). Habitat partitioning between species of the genus Cephalopholis (Pisces, Serranidae) across the fringing reef of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Marine Ecology Progress Series* **58**, 17-22.
- Skud B.E. (1977). Drift, Migration, and Intenningling Of Pacific Halibut Stocks. p. 42. Seattle, Washington: International Pacific Halibut Commission.
- Sluka R. & Reichenbach N. (1996). Grouper density and diversity at two sites in the republic of Maldives. *Atoll Research Bulletin* **438**, 1-16.
- Sluka R. & Sullivan K. (1996). The influence of habitat on the size distribution of groupers in the upper Florida Keys. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 177-189.
- Smith C.L. (1959). Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Letters* **44**, 111-119.
- Smith C.L. (1971). A revision of the american groupers: Epinephelus and allied genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **146**, 69-241.
- Smith C.L. (1981). Family Serranidae. In FAO species Identification sheets for fishery purposes, Eastern Central Atlantic; fishing area 34 (Fischer, W., Bianchi, G. &

- Scott, W. B., eds.). Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Smith C.L. & Tyler J.C. (1972). Space resource sharing in a coral reef fish community. *Contr. Sci.* **14**, 125-170.
- Smith G.B. (1976). *Ecology and distribution of eastern Gulf of Mexico reef fishes*. St Petersburg, Florida: Florida Marine Research Publication.
- Sparre P. & Venema S.C. (1992). *Introduction to tropical fish stock assessment Part 1 Manual*. Rome: FAO.
- St John J. (1999). Ontogenetic changes in the diet of the coral reef grouper *Plectropomus leopardus* (Serranidae): patterns in taxa, size and habitat of prey. *Marine Ecology Progress Series* **180**.
- Stephenson R.L. (1999). Stock complexity in fisheries management: a perspective of emerging issues related to population sub-units. *Fisheries Research* **43**, 247-249.
- Stramma L. & Schott F. (1999). The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 46, 279-303.
- Stransky C., Guðmundsdóttir S., Sigurðsson Þ., Lemvig S. & Nedreaas K. (2001). Age readings of sebastes marinus otoliths: Bias and precision between readers and otolith preparation methods. In *Scientific Council Meeting*: Northwest Atlantic Fisheries Organization.
- Sweeting C.J., Barry J., Barnes C., Polunin N.V.C. & Jennings S. (2007). Effects of body size and environment on diet-tissue  $\delta^{15}N$  fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**, 1-10.
- Swingle H.S. (1955). A repressive factor controlling reproduction in fishes. In *Eighth Pacific Science Congress* (Association, P. S., ed.), pp. 865-871. Quezon City, Philippines: National Research Council of Philippines.
- Takeda M. & Okutani T. (1983). Crustaceans and Mollusks trawled off Suriname and French Guiana. Tokyo: Japan Marine Fishery Resource Research Center.
- Takemura A., Rahman M.S. & Park Y.J. (2010). External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of Fish Biology* **76**, 7-26.
- Teo S.L.H., Boustany A., Blackwell S., Walli A., Weng K.C. & Block B.A. (2004). Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology Progress Series* **283**, 81-98.

- Teyke T. (1989). Learning and remembering the environment in the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of comparative physiology* **157**, 837-843.
- Thompson R. & Munro J.L. (1978). Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *Journal of Fish Biology* **12**, 115-146.
- Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G. & Slade N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for  $\delta^{13}$ C analysis of diet. *Oecologia* **57**, 32-37.
- Tiffan K.F., Rondorf D.W. & Skalicky J.J. (2004). Imaging Fall Chinook Salmon Redds in the Columbia River with a Dual-Frequency Identification Sonar. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 1421-1426.
- Tokeshi M. (1991). Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. *Freshwater Forum* **1**, 179-183.
- Trippel E.A. & Harvey H.H. (1990). Ovarian atresia and sex ratio imbalance in white sucker, Catostomus commersoni. *Journal of Fish Biology* **36**, 231-239.
- Trumble R.J., McGregor I.R., St-Pierre G., McCaughran D.A. & Hoag S.H. (1990). Sixty years of tagging Pacifi c halibut: a case study. In *American Fisheries Society Symposium*
- Utne-Palm A.C. (2002). Visual feeding of fish in a turbid environment: Physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **35**, 111-128.
- Vander Zanden M.J., Cabana G. & Rasmussen J.B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ( $\delta^{15}$ N) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 1142-1158.
- Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. (2001). Variation in  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**, 2061-2066.
- Vendeville P., Rosé J., Viera a. & Blanchard F. (2008). Durabilité des activités halieutiques et maintien de la biodiversité marine en Guyane. p. 315: Ifremer.
- Victor B.C. (1991). Sttlement strategies and biogeography of reef fishes. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P., ed.), pp. 231-260. New York: Academic Press.

- Vivien M. (1973). Contribution à la connaissance de l'éthologie alimentaire de l'chthyofaune du platier interne des recifs coralliens de Tulear (Madagascar). *Tethys* **5**, 221-308.
- von Campenhausen C., Reiss I. & Weissert R. (1981). Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of comparative physiology* **143**, 369-374.
- Wakefield C.B., Newman S.J., Marriott R.J., Boddington D.K. & Fairclough D.V. (2013). Contrasting life history characteristics of the eightbar grouper *Hyporthodus octofasciatus* (Pisces: Epinephelidae) over a large latitudinal range reveals spawning omission at higher latitudes. *ICES Journal of Marine Science* **70**, 485-497.
- Weidel B.C., Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Vander Zanden M.J. (2011). Rates and components of carbon turnover in fish muscle: insights from bioenergetics models and a whole-lake <sup>13</sup>C addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**, 387-399.
- Weinstein M.P. & Heck K.L., Jr. (1979). Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean coast of Panamá and in the Gulf of Mexico: Composition, structure and community ecology. *Marine Biology* **50**, 97-107.
- Welch D.W. & Eveson J.P. (1999). An assessment of light-based geoposition estimates from archival tags. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**, 1317-1327.
- Werner E.E. & Gilliam J.F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 393-425.
- Werner E.E., Gilliam J.F., Hall D.J. & Mittelbach G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**, 1540-1548.
- West G. & Stevens J. (2001). Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (Tricas, T. & Gruber, S., eds.), pp. 283-298: Springer Netherlands.
- Wilson J.R.R. & Burns K.M. (1996). Potential Survival of Released Groupers Caught Deeper than 40 m based on Shipboard and in-situ Observations, and Tag-Recapture Data. *Bulletin of Marine Science* **58**, 234-247.
- Wilson S.G., Polovina J.J., Stewart B.S. & Meekan M.G. (2006). Movements of Whale Sharks (*Rhincodon typus*) tagged at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Biology* **148**, 1157-1166.

- Wilson S.G., Stewart B.S., Polovina J.J., Meekan M.G., Stevens J.D. & Galuardi B. (2007). Accuracy and precision of archival tag data: a multiple-tagging study conducted on a Whale Shark (*Rhincodon typus*) in the Indian Ocean. *Fisheries Oceanography* **16**, 547-554.
- Wootton R.J. (1990). Ecology of Teleost Fishes. London: Chapman and Hall.
- Wyanski D.M., White D.B. & Barans C.A. (2000). Growth, population age structure, and aspects of the reproductive biology of Snowy Grouper, *Epinephelus niveatus*, off North Carolina and South Carolina. *Fishery Bulletin, U.S.* **98**, 199-218.
- Yeh S.-L., Kuo C.-M., Ting Y.-Y. & Chang C.-F. (2003). The effects of exogenous androgens on ovarian development and sex change in female orange-spotted protogynous grouper, *Epinephelus coioides*. *Aquaculture* **218**, 729-739.
- Zinkowski N. (1971). Julia the Jewfish. In *Skin Diver*, pp. 46-50.
- Zuev G.V., Nigmatullin C.M. & Nikolsky V.N. (1985). *Nektonic oceanic squids (genus Stenoteuthis)*. Moscow: Agropromizdat.

## ANNEXES



# ANNEXE 1 : ARTICLE SOUMIS À LA REVUE ENDANGERED SPECIES RESEARCH

# ONTOGENETIC DIETARY AND HABITAT SHIFTS IN GOLIATH GROUPER, *EPINEPHELUS ITAJARA*, FROM FRENCH GUIANA

# C. Artero<sup>1,2,4</sup>\*, C. C. Koenig<sup>2</sup>, P. Richard<sup>3</sup>, R. Berzins<sup>1</sup>, G. Guillou<sup>3</sup>, C. Bouchon<sup>4</sup>, L. Lampert<sup>5</sup>

**ABSTRACT**: The ecology of the critically endangered Goliath Grouper Epinephelus itajara (Lichtenstein, 1822), is poorly understood in French Guiana (France). This study focused on the feeding ecology of Goliath Grouper through stomach contents and stables isotopes analyses sampled from captured specimens. The diet of Goliath Grouper is similar to that shown for Goliath Grouper from other areas of their range, but that off French Guiana, they exhibit an ontogenetic shift in diet. Crustaceans, primarily crabs, are dominant in the diet of smaller individuals (<120 cm), whereas demersal fishes, particularly catfishes (Siluriformes), dominate the diet of larger individuals. More, the variation of  $\delta$ 13C and  $\delta$ 15N values shows 1) an increase of these values with size, 2) low variation in diet seasonally and spatially, and 3) an apparent migration of early juveniles from mangrove to rocky reefs.

**Key words**: Epinephelidae, critically endangered species, stomach contents, carbon and nitrogen stable isotopes, dietary shift, migration, mangroves, diet

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, 23 rue des Amethystes, BP45, 97310 Kourou, French Guiana

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>Florida State University Coastal and Marine Laboratory, 3618 Coastal Highway 98, St Teresa Beach, FL 32358, United States

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup>Littoral Environnement et Sociétés, UMR 7266 CNRS – Université de La Rochelle, 2 rue Olympa de Gouges, F-17000 La Rochelle, France

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup>Université des Antilles et de la Guyane, Labex CORAIL, équipe DYNECAR, 97159 Pointe à Pitre, Guadeloupe (French West Indies)

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup>Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER, Dyneco/Pelagos, F-29280 Plouzané, France

## INTRODUCTION

Goliath Grouper Epinephelus itajara (Lichtenstein, 1822) is the largest reef fish in the western Atlantic, with a long-lived, slow growing species living in tropical and subtropical waters (Sadovy et Eklund, 1999). The species is listed as critically endangered (IUCN, 2013) primarily because of overfishing and the loss of juvenile habitat (Koenig et al., 2007). The loss of 95% of the population (McClenachan, 2009) lead to a total fishing ban in the southeastern USA in 1990 (NMFS, 2006) and in Brazil since 2002 (Hostim-Silva et al., 2004). From Florida to Brazil, there have been a number of studies on Goliath Grouper including trophic ecology (e.g. Longley et Hildebrand, 1941; Randall, 1967; Bullock et Smith, 1991; Gerhardinger et al., 2006b), age and growth (Bullock et al., 1992; Lara et al., 2009; Murie et al., 2009), and migration (Pina-Amargós et González-Sansón, 2009). Limited dietary information exists on the species throughout its range. However, observations have provided some insight into the diet of Goliath Grouper suggesting that it prefers crustaceans and slowmoving fishes (Longley et Hildebrand, 1941; Randall, 1983) but also feeds on other species, including octopus, gastropods, echinoderms, and turtles (Bullock et Smith, 1991; Gerhardinger et al., 2006b). Their dentition is comprised of small sharp teeth designed to hold prey, and their general morphology includes stout muscular bodies with very large mouths. Their powerful body allows short bursts of speed over limited distances (Bullock et Smith, 1991). This combined with suction feeding makes them effective predators at close range, but does not adapt them for chasing down pelagic prey (Smith, 1971; Randall, 1983; Bullock et Smith, 1991; Sadovy et Eklund, 1999). Because of their large adult size (max 250cm), they are prey for relatively few species, but large sharks may prey on them (Sadovy et Eklund, 1999).

Goliath Grouper inhabit rocky habitats in French Guiana (South America, France) and are relatively abundant compared to other areas of the Caribbean and supports small commercial and recreational fisheries. The marine environment off French Guiana is under the influence of the Amazon River; sediments are transported to the north of the Amazon and all along the Guiana shelf by the North Brazil Current (Gratiot *et al.*, 2008), making local marine waters extremely turbid. Although there is an abundance of marine organisms in this area, the ecology of these organisms, including Goliath Grouper, is poorly known. The focus of this study is the feeding ecology of Goliath Grouper in coastal waters off French Guiana.

Trophic ecology engages stomach content analysis and isotopic patterns. Stomach content analysis provides some indication of the species preyed upon, and stable isotopes provide an integrated view of long-term trophic patterns (Pinnegar et Polunin, 1999). Stomach content analysis gives a detailed picture of dietary preferences but tends to be unreliable regarding relative importance of various prey species because of (1) variation in digestion rates of various species, (2) difficulty in identifying partly digested prey species, and (3) unknown origin of food items (Macdonald *et al.*, 1982; Gearing, 1991; Polis et Strong, 1996; Lugendo *et al.*, 2006). Stable isotope analysis provides an average preferred diet which is less subject to temporal bias (Hesslein *et al.*, 1993). Stable carbon isotope analysis is used for determining the general food composition and its source (Harrigan *et al.*, 1989; Nagelkerken et van der Velde, 2004b). The assimilation rate varies greatly among species and with body size in terms of weeks to months (Gearing, 1991). The stable nitrogen isotope ratio indicates the consumer's relative trophic position (Owens, 1987; Vander Zanden *et al.*, 1997; Post, 2002).

Because many studies regarding diet analyses revealed ontogenetic dietary shifts (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003; Sanchez-Hernandez *et al.*, 2012; Burress *et al.*, 2013) even for grouper species (Derbal et Kara, 1996; Eggleston *et al.*, 1998; Reñones *et al.*, 2002; Linde *et al.*, 2004), this study aim to compare the diet within a wide size range, individuals < 120cm (considered as juvenile) to individual >120cm (considered as adult), that occurs in the same habitat in French Guiana. Food habits of juveniles are little documented but in Florida (United States), Koenig *et al.* (2007) have shown mangroves to be essential habitat for the first five years of benthic life.

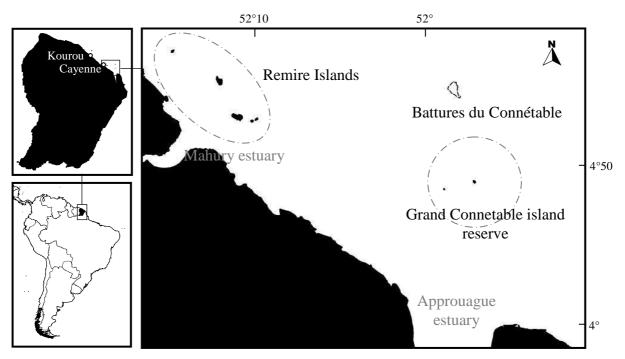
Depending on the tissue turnover rate and differences in baseline isotopic signature among habitats and because isotopic signatures in animal tissues reflect local food web patterns, stable isotope ratios can also be used to detect movements of organisms from one habitat to another (Fry *et al.*, 1999; Hobson, 1999). The second objective is to study the link between dietary information and habitat shifts.

# **MATERIALS AND METHODS**

SAMPLING AND STUDY AREAS

Field work was carried out from April 2010 to December 2012, during three rainy seasons (December to June) and three dry seasons (July to November). It was not

possible to sample from January to March of each year because of poor sea conditions. Goliath Grouper specimens were caught with fishing rods around three rocky sites (îlets Rémire, Battures, and Grand Connétable island reserve) along the French Guiana coast (Fig. 1) where depth varies from 2-5 m (îlets Rémire) to 20 m (Battures) with 6-9 m at the reserve. All fishing was realized during the day time (07:00 to 17:00 h).



**FIG. 1:** Study sites in French Guiana. White delimited zone represents submerged rock; black zones are rocky islands

Length ( $\pm$  1cm) was measured as the straight-line distance from the tip of the upper jaw to the end of the tail (total length,  $L_{\rm T}$ ). All captured Goliath Grouper were sampled (stomach content or tissue sample or both), tagged and released alive.

Two non-lethal methods of sampling stomach contents were used (Kamler et Pope, 2001) on 154 specimens (125  $\pm$  23 cm) of Goliath Grouper: 1) stomach contents were flushed out of the stomach of fish < 120 cm  $L_{\rm T}$  with a water pump 2) stomach contents were directly removed by gloved hand of fish > 120cm  $L_{\rm T}$ . Stomach contents were kept on ice in plastic bags and then frozen (-20°C) until dietary items could be identified and quantified.

White muscle biopsied from the base of dorsal fin rays was used for analysis of stable isotopes of Goliath Grouper. This tissue is considered as the best one for use in ecological work (Pinnegar et Polunin, 1999) because of its relatively low carbon turnover rate (Guelinckx *et al.*, 2007; Buchheister et Latour, 2010; Ankjærø *et al.*, 2012).

Fish species assumed to be among prey of Goliath Grouper but not actually found in stomach samples (potential prey) were collected in the same rocky habitat as Goliath Grouper and their dorsal muscles were analysed along with Goliath Grouper muscle. Muscle tissues from crustaceans found in the stomach contents were also analysed. In addition, sediment organic matter (SOM) and algae were also examined.

All stable isotopes samples were stored frozen (-20°C) in a microtube until they were freeze dried and ground to fine powder.

## STOMACH CONTENT ANALYSIS

Stomach contents were blotted dry and weighed ( $\pm$  0.1g). The composition of the diet was analysed according to recommendations of Hyslop (1980). First, frequency of occurrence (%F = 100 \* number of stomachs with a prey item i / total number of stomachs with prey items), numerical composition (%N = 100 \* number of prey item i / total number of prey items) and weight composition (%W = 100 \* weight of a prey item i / total weight of prey items) were calculated. According to Liao *et al.* (2001) these three indices were combined in the index of relative importance IRI = (%N + %W) \* %F (Pinkas *et al.*, 1971) expressed as a percentage (Cortés, 1997). Prey items were classified by ranking %IRI values (Rosecchi et Nouaze, 1987): preferential prey ( $\Sigma$  %IRI = 50), secondary prey ( $\Sigma$  %IRI  $\Sigma$  3) and occasional prey ( $\Sigma$  %IRI  $\Sigma$  75).

Prey items were identified to the lowest possible taxon following Fischer (1978), Takeda et Okutani (1983) and Léopold (2005). Vacuity coefficient (Vc = 100\* number of empty stomachs / total sampled stomachs) was calculated and a reference collection of local fish skeletons of partially digested prey items was made so as to facilitate identification of heavily digested prey items. Degree of digestion was classified into six categories according to Zuev *et al.* (1985).

The diet of Goliath Grouper was analysed relative to their length. Goliath Groupers measuring from 73 cm to 189 cm were separated into 9-10 cm size classes from <80 cm to >150 cm.

For comparisons among sizes, and to avoid biases induced by the differential digestion rates, numerical composition of prey was used. Food overlap among Goliath Grouper size classes was evaluated using Morisita's index (Morisita, 1959) as modified by Horn (1966).

Levins' index was used to measure niche breadth (B = 1 /  $\sum$  Pi<sup>2</sup>), where Pi is the proportion of item i, and its standardized measure (B<sub>A</sub> = (B - 1) / (Number of prey - 1))

(Krebs, 1989). This measure ranges from one to the number of prey categories, whereas Levins' standardized measure ranges from zero to one; low values indicate diet dominated by few prey items (specialist predator) while higher values indicate a generalist diet (Navia *et al.*, 2007).

## **GRAPHICAL METHODS**

Graphical methods of Costello (1990) were used to illustrate the relative importance of prey species and to assess the feeding strategy. This method was changed by Tokeshi (1991) in order to improve the feeding strategy interpretation. For this, individual feeding diversity (ID = -  $\sum$  Pij ln Pij / total number of individuals) and population feeding diversity (PD = -  $\sum$  Pi ln Pi) were calculated. Pij is the proportion of prey i in the individual j and Pi is proportion of prey i in the entire sampled population.

#### TISSUE SAMPLE PREPARATION AND ANALYSIS

# Lipid extraction

Lipid extractions were done because variable proportions of lipids in tissue samples distorts  $\delta^{13}$ C values (Focken et Becker, 1998) since lipids are depleted in  $^{13}$ C compared to other components (DeNiro et Epstein, 1977).

Lipids were extracted from white muscles using cyclohexane (Chouvelon *et al.*, 2011). Two cycles of extraction (1 hour agitation of 100mg white muscle with 4 ml of cyclohexane followed by a centrifugation [10°C, 1200 x g, 10 min] to discard easily the supernatant) were done before drying the pellet in a 40°C dry bath during 12 hours. Lipids were removed from Goliath Grouper tissue but not from the tissue of prey items.

# Decarbonatation

Because inorganic carbonate is depleted in  $^{13}$ C relative to other fractions, it may interfere with isotopic determinations in organic fractions (DeNiro et Epstein, 1978). To avoid this interference, samples containing calcium carbonate, such as SOM, were decarbonated by inserting 2N HCl in sediment (Fry, 1988; Nieuwenhuize *et al.*, 1994). To minimize errors in estimating  $\delta^{13}$ C values, samples were not rinsed (Jacob *et al.*, 2005). Nitrogen content is affected by acid washing (Bunn *et al.*, 1995), so SOM samples were duplicated to measure the  $\delta^{15}$ N value on non-acidified samples.

# Stable isotope ratio measurement

Dry samples were weighed in tin cups  $(0.4 \pm 0.1 \text{mg})$  for fish muscle samples,  $1.4 \pm 0.1 \text{mg}$  for algae and  $5 \pm 0.5 \text{mg}$  for SOM). Analyses were performed using a Thermo Scientific Flash EA1112 elemental analyser coupled to a Delta V Advantage mass spectrometer (Thermo Scientific, Bremen, Germany). Results are expressed in the usual delta notation  $(\delta)$  as parts of per thousand  $(\infty)$  relative to an international standard (Vienna Pee Dee Belemnite for carbon, atmospheric  $N_2$  for nitrogen) (Fry, 2006):

$$\delta X = [(R_{sample} - R_{standard}) / R_{standard}] \times 10^3$$

where X is  $^{13}$ C or  $^{15}$ N, R is the corresponding ratio, i.e.  $^{13}$ C/ $^{12}$ C or  $^{14}$ N/ $^{15}$ N. Based on replicate measurements of internal laboratory standards, precision was better than 0.15‰ and 0.20‰ for  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N respectively.

## Fractionation and turnover rate

The isotope fractionation is the difference of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values between diet and consumer (DeNiro et Epstein, 1978; Vander Zanden et Rasmussen, 2001; Post, 2002). The carbon and nitrogen fractionation ( $\Delta\delta^{13}$ C and  $\Delta\delta^{15}$ N) are reported in reviews at 0.8 to 1‰ and 3.4‰, respectively, at each trophic step (DeNiro et Epstein, 1978; Minagawa et Wada, 1984; Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003). These values are debated (Sweeting *et al.*, 2007) but well accepted for carnivorous species, so interpretation of results were based on these theoretical values.

Another important parameter when working with stable isotopes is the period required for the isotopic signature to reach equilibrium with the food source, usually named the turnover rate (Hobson et Clark, 1992). The half-life value  $(t_{1/2})$  is conventionally used to express the isotopic turnover rate (Tieszen *et al.*, 1983); that is, the amount of time (days) required to reach the midpoint value of the initial and equilibrium values (Guelinckx *et al.*, 2007).

$$t_{1/2} = \ln(2) / \lambda$$

Based on data in the literature, Weidel *et al.* (2011) found that the carbon turnover rate ( $\lambda$ ) in white muscles is linked to the fish weight (g):  $\ln(\lambda) = -3.65 - 0.2 \ln$  (weigh). In this case, it is possible to calculate the half-life from the weight (W) of the fish.

$$t_{1/2 \text{ carbon}} = \ln (2) / \exp [-3.65 - 0.2 \ln (W)]$$

#### STATISTICAL ANALYSIS

For stomach contents analysis, a constrained ordination technique, redundancy analysis (RDA), was done in order to highlight the main factors involved in the feeding variation. Both spatiotemporal (sites, bottom nature, seasons, month, year) and somatic (size) factors were evaluated. RDA was worked out using Bray-Curtis distance with the Vegan library of R software (www.r-project.org). Proportion of prey types were compared with a chi-square test. Biplots of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values were used to examine the proximity of Goliath Groupers to potential prey and source signatures. A t-test was performed to analyse both temporal and spatial variations in isotopic signatures and the effect of size on isotopic ratios. In the absence of normality and equality of variance, means were compared using non-parametric tests (Mann-Withney or Kruskal-Wallis analysis of variance of ranks for multiple samples) and Kendall rank correlation coefficient was used to compare dietary factors.

## **RESULTS**

#### GOLIATH GROUPER DIET COMPOSITION

# Number of prey

Most of the stomach content samples came from the island of Grand Connétable reserve with 133 relative to 16 from îlets Rémire and five from Battures. Forty-four percent were empty leaving a total of 87 stomach samples with contents. Sixty-six percent of the samples with food contained one prey item, 20% had two prey items and 14% had more than two prey items.

## *Main groups of prey*

The 150 prey items collected in Goliath Grouper stomachs were comprised of 49 species that can be divided into two main groups: teleosts (30 species) and crustaceans (17 species). Only three specimens of gastropods and cnidarians were found (Table I).

**Table I.** Percent number (%N), percent weight (%W), frequency of occurrence (F), and percent of index of relative importance (%IRI) of prey items observed in goliath grouper (*Epinephelus itajara*) stomach contents collected in French Guiana between April 2010 and December 2012

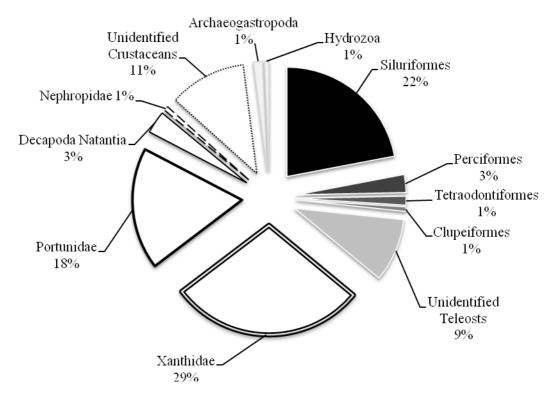
Food items	% N	% W	F	% IRI
Osteichtyens	36.00	74.46	62.07	58.70
Clupeiformes	0.67	0.05	1.15	0.01
Engraulidae	0.67	0.05	1.15	0.02
Unidentified	0.67	0.05	1.15	0.05
Perciformes	2.67	7.78	4.60	0.65
Haemulidae	0.67	4.98	1.15	0.18
Anisotremus surinamensis	0.67	4.98	1.15	0.41
Mugilidae	1.33	1.58	2.30	0.18
Mugil incilis	1.33	1.58	2.30	0.42
Sciaenidae	0.67	1.22	1.15	0.06
Cynoscion sp.	0.67	1.22	1.15	0.14
Siluriformes	22.00	50.76	37.93	37.43
Ariidae	14.00	49.02	24.14	41.65
Cathorops rugispinis	1.33	3.62	2.30	0.72
Aspitor quadriscutis	6.00	20.95	10.34	17.53
Hexanematichthys couma	2.67	21.70	4.60	7.04
Hexanematichthys herzbergii	0.67	1.67	1.15	0.17
Hexanematichtys sp.	3.33	1.10	5.75	1.60
Auchenipteridae	3.33	0.36	5.75	0.58
Pseudauchenipterus nodosus	3.33	0.36	5.75	1.33
Unidentified	4.67	1.38	8.05	1.33
S1	0.67	0.47	1.15	0.08
S2	0.67	0.15	1.15	0.06
S3	0.67	0.05	1.15	0.05
S4	1.33	0.45	2.30	0.26
S6	0.67	0.20	1.15	0.06
S7	0.67	0.06	1.15	0.05
Tetraodontiformes	1.33	7.23	2.30	0.27
Tetraodontidae	1.33	7.23	2.30	0.54
Colomesus psittacus	1.33	7.23	2.30	1.24
Unidentified	9.33	8.65	16.09	3.92
I1	1.33	4.08	2.30	0.78
I2	0.67	0.02	1.15	0.05
I3	0.67	2.23	1.15	0.21
I4	0.67	1.50	1.15	0.16
15	0.67	0.14	1.15	0.06
I6	0.67	0.37	1.15	0.07
I7	0.67	0.02	1.15	0.05
18	0.67	0.02	1.15	0.05
19	0.67	0.18	1.15	0.06
I10	0.67	0.01	1.15	0.05

	0.67	0.01	1.15	0.05
I12	0.67	0.04	1.15	0.05
I13	0.67	0.01	1.15	0.05
Crustacean decapods 6	52.00	25.37	55.17	41.27
Natantia	3.33	0.34	5.75	0.29
Aristeidae	0.67	0.14	1.15	0.03
Unidentified	0.67	0.14	1.15	0.06
Penaeidae	2.67	0.20	4.60	0.36
Penaeus	0.67	0.03	1.15	0.05
Unidentified	2.00	0.17	3.45	0.47
Reptantia 5	58.67	25.03	50.57	57.39
Carcinidae	0.67	0.18	1.15	0.03
Carcinus sp.	0.67	0.18	1.15	0.06
Portunidae 1	18.00	12.16	20.69	17.09
Callinectes bocourti	0.67	2.56	1.15	0.23
Callinectes sp.	0.67	0.24	1.15	0.07
Cronius ruber 1	14.00	5.47	17.24	21.09
Cronius sp.	0.67	3.70	1.15	0.32
Unidentified	2.00	0.19	2.30	0.32
Xanthidae 2	28.67	12.22	31.03	34.74
Sp1 1	17.33	4.87	21.84	30.46
Sp2	4.67	2.24	8.05	3.49
Sp3	3.33	2.25	5.75	2.02
Sp4	0.67	0.28	1.15	0.07
Sp5	2.00	2.50	3.45	0.98
Unidentified	0.67	0.07	1.15	0.05
Nephropidae	0.67	0.28	1.15	0.03
Enephrops sp.	0.67	0.28	1.15	0.07
Unidentified 1	10.67	0.18	10.34	7.05
Gastropoda	1.33	0.14	2.30	0.03
Archaeogastropoda Turbinidae	1.33	0.14	2.30	0.09
Turbo canaliculatus	1.33	0.14	2.30	0.21
Cnidaria	0.67	0.04	1.15	0.01
Hydrozoa	0.67	0.04	1.15	0.02
Unidentified	0.67	0.04	1.15	0.05

Teleosts and crustaceans represent respectively 36% and 62% of the number of prey items, but because of the size and mass of these two prey types teleosts could be considered as the major part of Goliath Groupers diet (IRI = 59%) followed by the crustaceans (IRI = 41%).

Among teleosts, Goliath Grouper eat mainly catfish, i.e., Siluriformes fishes (82.5%) then Perciformes (10%), Tetraodontiformes (5%), Clupeiformes (2.5%) (Fig. 2).

Among crustaceans, Decapoda, Reptantia (crabs) are the main taxon with 93% of the crustaceans ingested, followed by Decapoda Natantia (shrimp) with 7%. Crabs observed in stomachs mainly belong to two families: Xanthidae (IRI = 34.7%) and Portunidae (IRI = 17%).



**FIG. 2:** Percentage of each type of prey found in goliath grouper (*Epinephelus itajara*) stomach contents (n=87) in French Guiana between April 2010 and December 2012. Prey are teleosts (black), crustaceans (white), gastopods and cnidaria (grey).

At a species level, the principal prey items are the Xanthidae (sp1) (%IRI = 30) and Portunidae (*Cronius ruber*) (%IRI = 21). The ariid catfish, *Aspitor quadriscutis* (%IRI = 17), is the third important prey item eaten by Goliath Groupers. The other ariid *Hexanematichthys couma*, (%IRI = 7) can be considered as secondary prey. All other prey species are occasional (Table I).

# Feeding behavior

The stomach status (full or empty) was not related to the time of the day (Kendall rank correlation,  $\tau=0.014$ , N=154, P=0.82) nor the degree of digestion ( $R^2=10^{-5}$ ). There was no significant correlation between tidal stage and stomach status (Kendall rank correlation,  $\tau=0.01$ , N=154, P=0.86) or degree of digestion (Kendall rank correlation,  $\tau=-0.06$ , N=134, P=0.3).

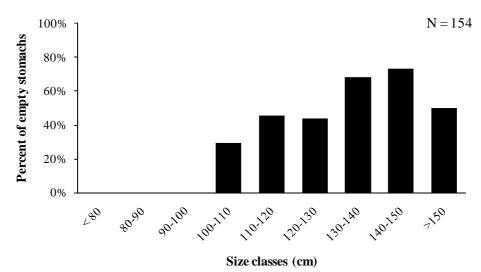
# Factors influencing the feeding ecology of Goliath Grouper

The abiotic variables (sites, month, season, year, depth, sea condition, weather) introduced in the RDA explain only 12% of the variance of Goliath Groupers diet. The main factor explaining the observed variance is the fish size (37%).

## Size related variation in Goliath Grouper diet

# Proportion of empty stomachs

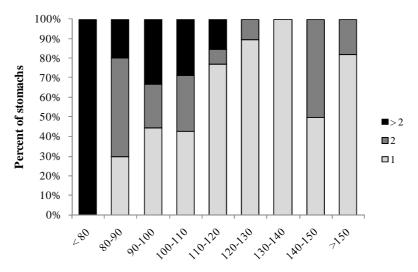
The vacuity index increased significantly with fish size (Chi-square test,  $\chi^2 = 27.55$ , N = 9, P < 0.05). Small fish had a significantly lower proportion of empty stomachs than larger fish (Fig. 3).



**FIG. 3:** Percent of empty stomachs among goliath grouper (*Epinephelus itajara*) size classes in French Guiana

# *Number of prey*

The mean number of prey items in stomachs of Goliath Grouper decreased with size (Kendall rank correlation,  $\tau$  = -0.7, N = 86, P = 0.004) (Fig. 4). Individuals measuring less than 120 cm generally had over two prey items and individuals greater than 120 cm rarely had more than one prey item in their stomachs.



**FIG. 4:** Frequency of prey per stomach among size classes of goliath grouper (*Epinephelus itajara*) in French Guiana (N = 87)

# Main groups of prey

There is a significant ontogenetic change in the diet of Goliath Grouper in French Guiana. The diet changes from crustacean-dominated to fish-dominated over the size classes examined (Chi-square test,  $\chi^2 = 58.69$ , N = 9, p-value < 0.05). The proportion of crustaceans decreases among size classes (Kendall rank correlation,  $\tau = -0.81$ , N = 9, P = 0.002) while the proportion of teleosts increases (Kendall rank correlation,  $\tau = -1$ , N = 9, P = 0.0002). Teleosts start to become important in the diet at about 90 cm  $L_T$  and Goliath Grouper are completely piscivorous by 140 cm  $L_T$  (Fig. 5). Only two crustaceans were found in the 21 stomachs of individuals > 140 cm  $L_T$ .



**FIG. 5:** Percent of crustacean and teleost taxa and mixed taxa (presence of both crustaceans and teleosts) in stomach contents of goliath grouper (*Epinephelus itajara*) in French Guiana

# Prey species

The similarity of prey species among small size classes of Goliath Grouper is strong (Table II). Indeed, small Goliath Grouper select the same prey species, primarily the portunid, *Cronius ruber* and xanthid crabs. Morisita's index is low when comparing the < 80 cm size class with others because many prey items were categorized as unidentified crustaceans.

The similarity index is not significant among the larger size classes. Nine of the ten index values between 110-120, 120-130, 130-140, 140-150 and > 150 cm classes are under 0.6 (Table II).

**Table II.** Morisita similarity index comparing the diets of goliath grouper (Epinephelus itajara) of various size classes (TL cm) in French Guiana. Significant (index > 0.6) similarities are in bold

Morisita index group\species	< 80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130-140	140-150	> 150
< 80	_	0.06	0.00	0.12	0.27	0.09	0.00	0.00	0.16
80-90	0.94	_	0.62	0.78	0.67	0.32	0.00	0.00	0.02
90-100	0.85	0.89	_	0.71	0.70	0.37	0.03	0.00	0.06
100-110	0.96	0.97	0.96	_	0.81	0.47	0.02	0.04	0.11
110-120	0.91	0.93	0.99	0.99	_	0.00	0.00	0.16	0.12
120-130	0.50	0.52	0.85	0.68	0.00	_	0.08	0.37	0.64
130-140	0.19	0.19	0.60	0.39	0.51	0.93	_	0.00	0.06
140-150	0.00	0.00	0.42	0.20	0.33	0.81	0.97	_	0.49
> 150	0.10	0.10	0.52	0.30	0.42	0.88	0.99	0.99	_

# Niche breadth

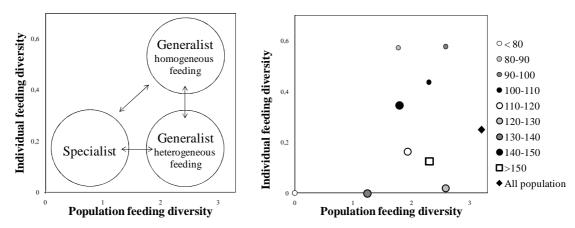
Levins' breadth index yields the greatest diet breadth for Goliath Grouper measuring between 140 and 150 cm while the size class < 80 cm is the most specialized predator (Table III). Overall groupers over 120 cm have a greater niche breadth than the small ones.

**Table III**. Niche breadth of size classes (TL cm) of goliath grouper (*Epinephelus itajara*) in French Guiana. Levins' measure of niche breadth (B) and standardized (B<sub>A</sub>) calculated with numerical data. Nt is the total number of prey categories used

Goliath Grouper size class	Nt	В	$\mathbf{B}_{\mathbf{A}}$
< 80	8	1.28	0.28
80-90	22	4.50	0.40
90-100	25	9.33	0.56
100-110	30	7.37	0.49
110-120	19	5.91	0.54
120-130	22	11.52	0.75
130-140	6	3.00	0.66
140-150	7	7.00	1.00
> 150	13	8.89	0.78

# Feeding strategy

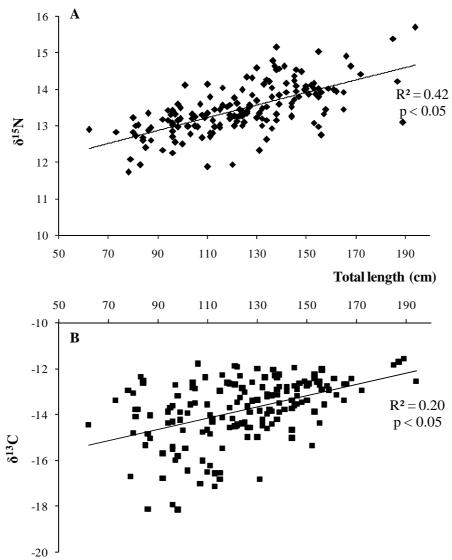
The Tokeshi representation elucidated several ontogenetic feeding strategies. The smallest individuals are specialists whereas individuals from 80 to 110 cm are generalists, consuming few major prey species. Goliath Groupers above 110 cm are also generalists but feed on a wide diversity of species (Fig. 6).



**FIG. 6:** Scheme for the interpretation of the Tokeshi graphical method (after Tokeshi 1991) and scatterplot of goliath grouper (*Epinephelus itajara*) size classes according to this method

# STABLE ISOTOPE COMPOSITION OF GOLIATH GROUPER

Values of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N in French Guiana Goliath Groupers ranged from -18.9 to -11.5‰ and 11.3 to 15.7‰, respectively (Fig. 7).



**FIG. 7:** Change of  $\delta^{15}N$  (A) and  $\delta^{13}C$  (B) values depending on the total length of goliath grouper (Epinephelus itajara) of French Guiana

# Turnover rate

The half-life varied from 151 days for a 6 kilogram fish ( $\sim$  70 cm) to 289 days for a 150 kilograms fish ( $\sim$  195 cm). Thus, in this study, it can be assumed that the carbon turnover rate is around one year.

# Spatio-temporal variation

There was no significant difference in mean values of  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  among years (ANOVA,  $F_C=0.76$ , N=164, P>0.05;  $F_N=0.51$ , N=164, P>0.05), seasons (ANOVA,  $F_C=2.92$ , N=164, P>0.05;  $F_N=0.18$ , N=164, P>0.05), or study sites (Wilcoxon, N=164, P>0.05).

# Variation with size

Values of  $\delta^{13}C$  increased with Goliath Grouper size (Kendall rank correlation,  $\tau = 0.32$ , N = 164, P < 0.05) (Fig. 7B). The variation in  $\delta^{13}C$  values was large for groupers less than 130 cm (from -18 to -11.5‰) but declined with size from -15 to -11.5‰ in larger groupers. Maximum  $\delta^{13}C$  values were stable around -12‰ among size whereas minimum values increased with size. Therefore, the positive correlation of  $\delta^{13}C$  values with size is partially explained by the decrease of  $\delta^{13}C$  range values.

The  $\delta^{15}N$  values also increased with size (Kendall rank correlation,  $\tau=0.47,\,N=164,\,P<0.05$ ) (Fig 7A).

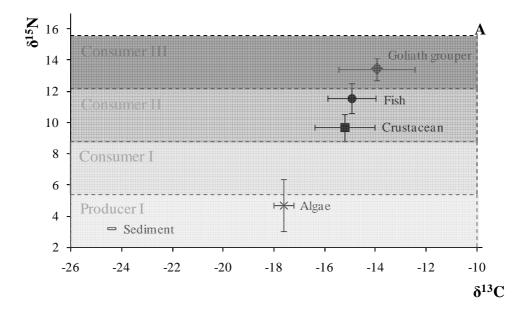
# STABLE ISOTOPE COMPOSITION AMONG PREY

Mean values of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N for collected crustaceans prey were -15.2  $\pm$  1.2% and 9.7  $\pm$  0.9%, respectively. Mean values of  $\delta^{13}$ C for collected teleost prey are similar of crustaceans with -14.9  $\pm$  0.9% whereas mean values of  $\delta^{15}$ N were slightly higher with 11.5  $\pm$  0.9%.

Potential prey (species assumed to be among prey of Goliath Grouper, but not actually found in stomach samples) taxa were divided according to their diet: detritivors, herbivors, crustacivors, zooplanktivors or piscivors (Table IV). Detritivor crustaceans had the lowest nitrogen stable isotope signature (9.6  $\pm$  0.9‰) followed by herbivorous crustaceans (9.9  $\pm$  0.5‰). Detritivorous and zooplanktivorous teleosts exhibited approximately the same  $\delta^{15}N$  value (10.9  $\pm$  0.6‰ and 11  $\pm$  1.3‰, respectively). Piscivors and crustacivors had the highest  $\delta^{15}N$  values with 11.4  $\pm$  1.7‰ and 11.7  $\pm$  0.8‰ respectively (Fig. 8).

**Table IV.** Carbon and nitrogen stable isotopes mean values ( $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N)  $\pm$  standard error (SE) of potential prey of *E. itajara* in French Guiana depending of their diet. N is the number of individuals analyzed in each category

Potential prey	N	$\delta^{13}C + SE$	$\delta^{15}N + SE$
Crustaceans	34	$-15.22 \pm 1.19$	$9.68 \pm 0.88$
Detritivors	4	$-14.89 \pm 0.45$	$9.95 \pm 0.48$
Penaeidae			
Herbivors	30	$-15.26 \pm 1.25$	$9.65 \pm 0.91$
Portunidae			
Xanthidae			
Teleosts	76	$-14.94 \pm 0.95$	$11.54 \pm 0.96$
Detritivors	4	$15.82 \pm 0.42$	$10.9 \pm 0.59$
Auchenipteridae			
Zooplanktivors	2	$15.04 \pm 1.08$	$10.97 \pm 1.29$
Clupeidae			
Engraulidae			
Crustacivors	34	$15.12 \pm 1.18$	$11.74 \pm 0.77$
Ariidae			
Haemulidae			
Ophichthidae			
Pimelodidae			
Piscivors	36	$14.88 \pm 3.55$	$11.41 \pm 1.67$
Ariidae			
Carangidae			
Carcharhinidae			
Lutjanidae			
Megalopidae			
Muraenidae			
Sciaenidae			
Scombridae			



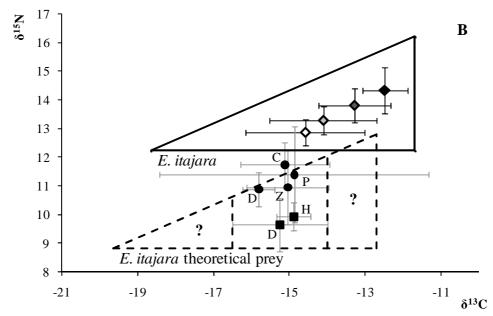


FIG. 8: Goliath groupers food web in French Guiana (A) and diagram of isotopic signatures of goliath groupers and their prey (B). Triangle in solid lines represents the carbon and nitrogen stable isotopes range values of goliath grouper; the triangle in dashed lines, the theoretical isotopic signatures of prey items based on fractionation values (+1‰ for carbon and +3.4‰ for nitrogen). Circle and square represent the mean isotopic values of teleosts and crustaceans, respectively, with standard error bars. Goliath grouper size classes are represented by gradation of grey: white (<100), light grey [100-120[, dark grey [120-150[, black (≥150) cm. D: detritivorous, Z: zooplanctonivorous, H: herbivorous, C: crustacivorous, P: piscivorous

Sediment had a  $\delta^{13}$ C equal to -24.37‰ and  $\delta^{15}$ N equal to 3.2‰. Isotopic signatures of primary producers, algae, were -17.6  $\pm$  0.4‰ for carbon and 4.7  $\pm$  1.7‰ for nitrogen.

Variation of prey among seasons and sites

Mean values  $\delta^{13}C$  for crustacean prey items were not significantly different among sites (Kruskal-Wallis test, KW = 0.03; N = 34; P > 0.05) or seasons (Kruskal-Wallis test, KW = 3.39; N = 34; p-value > 0.05).  $\delta^{15}N$  mean values of crustacean prey items were not different among sites (Kruskal Wallis test, KW = 0.26; N= 34; P > 0.05) and seasons (Kruskal Wallis test, KW = 0.82; N= 34; P > 0.05).

Carbon and nitrogen isotope signatures in fish prey were not significantly different between sites (Kruskal Wallis test,  $KW_{\delta^{13}C} = 4.05$ ; N = 78; P > 0.05,  $KW_{\delta^{15}N} = 4.01$ ; N = 78; P > 0.05). Seasonal variation could not be tested because fish prey were sampled only during the dry season, but it is assumed that there is no temporal variation of Goliath Grouper  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  values because of long-term turnover rates.

## **DISCUSSION**

FEEDING ECOLOGY OF GOLIATH GROUPER IN FRENCH GUIANA

# Diet composition

Stomach contents and stable isotopes values highlight that Goliath Grouper in French Guiana consumes two main prey groups, teleosts and crustaceans. Cnidarians and gastropods are considered as occasional prey species. In stomach contents, teleosts are less abundant but heavier than crustaceans, that makes them a major prey group. Other studies indicate that Goliath Groupers feed on a high diversity of prey: vertebrates and invertebrates (Randall, 1967; Odum, 1971; Randall, 1983; Bullock et Smith, 1991 ; Sadovy et Eklund, 1999). The diet of Goliath Grouper in French Guiana is similar to that shown in prior studies in other regions of their range (Odum, 1971; Bullock et Smith, 1991). However, in some areas Goliath Grouper preyed heavily on lobsters (Randall, 1967) that were totally absent among the 154 stomachs sampled in this study. Also, contrary to the findings of Randall (1967), Randall (1983) and Bullock et Smith (1991) there were no observation of turtles, octopus or gastropods in stomach contents. The diet of Goliath Grouper is considered less diverse than that of populations in Caribbean (Randall, 1983) or Florida (Koenig et Coleman, 2012). Lobsters and juveniles sea turtles were also reported in Epinephelus lanceatus (Bloch 1790), the second biggest grouper of the world (Heemstra et Randall, 1993). No predation on young turtles was found in French Guiana even though French Guiana is one of the most important areas for turtle emergence in the Caribbean (Girondot et Fretey, 1996). Because the abundance and availability of potential prey for Goliath Grouper is unknown in French Guiana, it is not possible to determine whether the lack of diversity in the diet is the result of low diversity of prey or because of the difficulty of finding prey in turbid water. Coastal waters in French Guiana (South America, France) are extremely turbid with visibility measured in centimeters rather than meters. Sediments from the Amazon are transported northwest to Guiana by the Guiana Current (Muller-Karger *et al.*, 1988; Gratiot *et al.*, 2008), so coastal marine organisms here likely feed primarily by smell, taste and lateral line sense, rather than by sight (Bateson, 1890; Janssen *et al.*, 1995; Montgomery *et al.*, 1995; Bonner et Wilde, 2002). De Robertis *et al.* (2003), Meager *et al.* (2005) or Utne-Palm (2002) demonstrated that turbidity affect the foraging behaviour and catchability of prey for piscivor fishes. In other words, more diverse food as pelagic turtles may not have been available to Goliath Grouper because they probably could not see them and other senses are likely useless to catch certain type of preys in the Goliath Grouper environment.

Goliath Grouper  $\delta^{15}N$  values are equivalent to those of a tertiary consumer, but more potential food sources need to be collected to confirm this result. This species has no known predator, except maybe large sharks (Sadovy et Eklund, 1999), so it may be characterized as a top predator in the waters off French Guiana.

## Feeding behaviour

The sea basses and groupers (Serranidae) are described as diurnal or crepuscular predators (Meurer et Andreata, 2002; Gibran, 2007). However, some species, for example the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*, Lowe 1834), may also feed nocturnally (Gibran, 2007). No pattern between time of day and vacuity coefficient or digestion rate was found with Goliath Grouper, implying that Goliath Grouper may feed diurnally and nocturnally. However it cannot be stated unless sampling at night is made to confirm this hypothesis.

Ninety-three percent of prey items found in Goliath Grouper stomachs in French Guiana were demersal species. Thus, Goliath Grouper feed primarily on the bottom, a behaviour observed in other studies (Randall, 1967; Bullock et Smith, 1991; Sadovy et Eklund, 1999; Gerhardinger *et al.*, 2006b). Many of the fish prey species occurred on mud bottoms near rocky areas suggesting that Goliath Grouper do not venture far from home sites to feed, a behaviour observed by Koenig *et al.* (2007) for juveniles (<120

cm). Slow-moving prey, such as catfish and crabs, are most common in the diet whereas more rapidly moving prey, such as species in the family, Sciaenidae, are less common although they live in the same areas as Goliath Grouper (Artero, pers. obs.). This suggests that prey are not chased but rather engulfed as they swim near the groupers, a type of 'lie-in-wait' feeding strategy. This type of feeding would be expected in extremely turbid waters (Utne-Palm, 2002; De Robertis *et al.*, 2003), such as those in French Guiana. It is likely that hearing, lateral-line sense, taste and smell are important sensory systems in these turbid waters where visual detection of prey is almost completely eliminated (Hartman et Abrahams, 1999; Pohlmann *et al.*, 2004; Meager *et al.*, 2005).

# Spatio-temporal variation of diet

The half-life of carbon in Goliath Grouper white muscle was estimated to be from 151 to 289 days depending on size. Since the half-life of carbon indicates on the duration of integration of the diet, for Goliath Grouper,  $\delta^{13}$ C values reflect the diet assimilated over more than one year. According to Weidel *et al.* (2011), fish weight is a strong predictor of fish carbon turnover rates. Moreover, Madigan *et al.* (2012) found a carbon half-life of about 255 days for the Pacific Bluefin Tuna with a common fork length of 200cm, (Collette, 1995). Therefore, carbon half-life calculated for Goliath Groupers in this study is consistent with fish of this size.

The carbon and nitrogen stable isotope signatures do not differ among the three study sites and between the two seasons for both Goliath Groupers and their prey (crustaceans and teleost fishes). Because the white muscle turnover rate of Goliath Grouper exceeds the duration of seasons, it is not possible to evaluate a seasonal change in diet using stable isotopes. Also, no variation in stomach contents was evident seasonally. Presumably, seasonal patterns of wet and dry do not appreciably change the trophic patterns in waters off French Guiana. Indeed, variations induced by tide cycles added to shallow depth (< 15m), promote the mixing of water columns all the year (Pujos et Froidefond, 1995; Bourret *et al.*, 2005; 2008; Chevalier *et al.*, 2008). Marine species living in French Guiana experience extreme conditions: brackish waters, high temperature and turbidity, rapid salinity changes, and so on. The benthic diversity is low in coastal areas and fish diversity remains unchanged year round (Gray, 2002; Schvartz, 2011). Food availability appears to be constant throughout the year.

#### ONTOGENETIC CHANGE IN DIET

This study shows that the diet of Goliath Grouper in French Guiana changes relative to size. First, the correlation of the coefficient of vacuity with size suggests that small individuals eat more often than larger ones; second, individuals < 120 cm have twice the number of prey items in their stomach than individuals > 120 cm; third, carbon and nitrogen stable isotope values increase with size in Goliath Grouper and fourth, crustaceans are much more abundant in Goliath Grouper <120 cm than they are in larger ones.

 $\delta^{15}$ N values increase with fish size in large part because prey size is constrained by gape size (Badalamenti *et al.*, 2002; Reñones *et al.*, 2002; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003; Linde *et al.*, 2004) thus, larger groupers can eat larger prey that could occupy higher trophic levels.

 $\delta^{13}$ C values increase with size of Goliath Grouper, this is not found in dusky grouper (Reñones *et al.*, 2002) but can be found in other species such as anglerfish (Badalamenti *et al.*, 2002). In Goliath Grouper the increase in  $\delta^{13}$ C values can be explained by a decrease in variation with size. This suggests that Goliath Grouper gradually increase their dependence on larger fish prey and less on crustacean prey (or prey from other habitats) as they grown. Machado *et al.* (2008) did reported a similar tendency for *E. marginatus* from southern Brazil. They indicated that nutritional requirements are satisfied by preying on larger prey rather than more prey.

The size-related changes highlighted in this study (crustacean feeder becoming piscivorous feeder) has not been reported for Goliath Grouper. In other studies, Goliath Grouper continue to feed on lobsters and crabs even during the adult phase (Randall, 1967; 1983; Bullock et Smith, 1991; Koenig et Coleman, 2009). Because there is a lack of knowledge about crustacean abundance and diversity in French Guiana, it is not possible to determine the availability of prey species to various sizes of Goliath Grouper. Nevertheless, dietary shifts are known to occur in groupers (e.g. Derbal et Kara, 1996; Harmelin et Harmelin-Vivien, 1999; Reñones *et al.*, 2002; Linde *et al.*, 2004) or other fishes (e.g. St John, 1999; Sanchez-Hernandez *et al.*, 2012). Linde *et al.* (2004) demonstrated that diet of dusky grouper, *E. marginatus* < 50 cm was dominated by crustaceans while the proportion of cephalopods and other taxa increased with size (maximum size 105 cm). The gradual dietary change of Goliath Grouper in French

Guiana suggests that diet is related to habitat conditions and prey availability within this habitat. The fish live in high-turbidity water on rocky reefs around rocky islands. In this habitat small grouper may be able to access and feed in small nooks in and under rocks where there are crabs, whereas larger grouper may feed on mud around the rocky habitat, an area more frequently visited by fishes. As the grouper grows, the nooks become less available and the fish venture further from the protection of the rocks because of a decrease in predation risk (Wootton, 1990). Gradually the mud bottom around the rocks becomes the dominant foraging habitat. The vision being useless in French Guiana water to search for prey, only prey within near-field are eaten because only the near-field can be sensed. Thus, diet is a complex relationship between the behavior of the prey, the behavior of the predator, including avoidance of predation risk, and the ability of the predator to access the prey (Werner *et al.*, 1983).

# Niche breadth

Levins' (1968) niche breadth measure, although commonly used in ecology, does not give true range of an organism's diet in comparison to available food resources (Saikia, 2012). Nevertheless, when Levins' index is combined with Tokeshi (1991) graphics it is clear that Goliath Grouper are generalist feeders with a wide trophic niche. Navia et al. (2007) estimated a Levins' index under 4.6 for top-predator fishes. Goliath Grouper have a much higher niche breadth with a value of 13.6. As Goliath Grouper begins to catch larger prey, it changes from homogeneous (one or two major prey species) to heterogeneous feeding (a greater variety of species). Biplots of  $\delta^{13}$ C and δ<sup>15</sup>N being a representation of isotopic niche use of ontogenetically distinct groups (Hammerschlag-Peyer et al., 2011), stable isotopes also highlight the progressive niche shift of Goliath Grouper. Small Goliath Grouper have half the niche breadth of larger individuals. This could be due to the extremely territorial behaviour of small Goliath Groupers (Koenig et al., 2007). Juveniles ( $< 100 \text{ cm } L_T$ ) are known to occupy a small home range in the mangroves (Koenig et al., 2007). Goliath Grouper in French Guiana may behave similarly and therefore exploit a limited area and a limited food resource. However, as the fish grow and the predation risk decreases, they are freed to exploit a wider variety of food resources (Reñones et al., 2002). The typical pattern of Goliath Grouper development as described in Koenig et al. (2007), is that the first 5 years of benthic life is confined to mangrove habitat (maximum size,  $100 \text{ cm } L_T$ ). The fish then move offshore to join the adult population. However in French Guiana this pattern is somewhat blurred, juveniles and adults occupy the same habitat of rocky reefs surrounding offshore islands. Under these conditions, the ontogenetic shift in diet may facilitate this pattern of a wide range of sizes living together by a partitioning of food resources.

#### ONTOGENETIC HABITAT SHIFT

Tagging methods are not always sufficient for determining movement between juvenile and adult habitats because of the high numbers of individuals that must be tagged to get a significant sample size (Gillanders et al., 2003). Nagelkerken et van der Velde (2004b) used stable isotopes to discriminate feeding habitats (mangroves and seagrass beds) of different fish species. In this study, 20 of 62 individuals < 115 cm presented isotopic values that are not explained by feeding of crustaceans or teleosts living around rocky sites. Indeed, isotopic values of  $\delta^{13}$ C of identified prey items ranging between -16.2 and -14‰, which is a smaller range than expected ( $\delta^{13}$ C of expected prey range from -20 to -12.5%). Several hypotheses could explain this pattern: (1) Goliath Grouper feed on prey that were not identified or (2) captured Goliath Grouper had migrated from another habitat where the base line of isotopic values was different. As stomach contents did not reveal important food sources other than crustaceans or teleosts, a habitat change among individuals < 115 cm sounds the most probably explanation. Expected  $\delta^{13}$ C values of prey from these small groupers range from -20 to -16.2%. Those values correspond to the carbon isotope range (-27 to -15%) of fish food items found by Nagelkerken et van der Velde (2004a) in Caribbean mangroves. Moreover, Nakamura et al. (2008) found that fish with carbon stable isotopes signatures less than -16% (-23 to -17%) were derived from mangrove habitats, similar to the isotopic values that are not explained in this study. Other stable isotopes studies conducted on fish in mangroves also show depleted carbon signatures (Rodelli et al., 1984; Marguillier et al., 1997; Lee, 2000; Sheaves et Molony, 2000). Thus, mangroves are environments where there is a depletion of <sup>13</sup>C (Lugendo *et al.*, 2006). Because the carbon signature of some small Goliath Grouper could reflect mangrovehabitat-derived prey, it is likely that some groupers living around rocky sites migrate from mangroves to rocky sites.

Correspondingly, prey of Goliath Grouper with  $\delta^{13}$ C values above -12.8‰ (comprising 50 individuals from all the size classes) were not identified. Since lipids

were not removed for the isotopic analysis of prey,  $\delta^{13}C$  values of fat prey could be lower than expected.

Mangrove habitats are often characterized by a high density of juveniles and are therefore referred to as a nursery habitat (Robertson et Duke, 1987; Little et al., 1988; Parrish, 1989). Moreover, it is well documented that Goliath Grouper juveniles first grow in mangroves before the migration to their adult habitat (Bullock et al., 1992; Koenig et al., 2007; Lara et al., 2009). Mangroves cover the major part of French Guiana coasts, but there are currently no investigations into a possible link between juvenile Goliath Grouper and mangroves. In this study, about a third of the small groupers sampled seemed derived from mangrove habitats. The other two third probably settled in the rocky habitat where they were sampled (the smallest grouper caught in rocky habitat measured 38 cm). Thus, it is possible that Goliath Grouper in French Guiana could settle in mangroves or rocky reefs, but it is also possible that very small Goliath Grouper could be driven from mangroves to offshore rocky reefs by excessive freshwater during the rainy season. A comprehensive inventory of animals living in mangroves should confirm the presence of small groupers. The role of mangroves in French Guiana should be studied further as to their importance as nursery for Goliath Grouper and other species to ensure continued production of these ecologically and economically important species.

#### SUMMARY OF GOLIATH GROUPER FEEDING ECOLOGY IN FRENCH GUIANA

Goliath Grouper in French Guiana use mangroves and/or shallow rocky reefs as nursery habitat. In other locations, mangroves are the primary nursery. The dietary data suggest that early juveniles may either migrate to rocky sites very early in development or settle there, but it cannot be determined definitively because individuals less than 60 cm were not collected. At 60 cm they feed on cryptic crustaceans that they apparently found among rocks. As the grouper grow, larger crustaceans and small detritivorous and herbivorous fish are added to the diet and with further growth the proportion of fish in the diet increases. The change in diet in the same rocky habitat apparently relates to: (1) large Goliath Grouper are not as efficient at catching small crustaceans and fish as smaller ones are, and (2) larger adults appear to move to deeper rocky habitats where larger fish are abundant.

# Acknowledgements

This study was done in partial fulfilment of the degree of doctor of marine biology at the University of French West Indies and French Guiana. I thank the Grand Connetable reserve agents A. Alcide and A. Hauselmann for providing access to the field and the reserve in their research vessel, the Association des plaisanciers et pêcheurs de Guyane (APPG), especially E. Ribas, for his involvement and support in the grouper project, N. Cozannet for her help in the field and for helping with prey identification, and P. Perrichon, T. Bui and C. Dupuy for their hospitality during my journey in La Rochelle.. I also thank the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL) for supporting the research and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for the administrative and financial management of the grouper project.

# **References:**

- Abbes R., Aldebert Y., Leroy C., Lemen R., Prado J. & Saint-Felix C. (1972). Reconnaissance des fonds de pêche de le Guyane française. Campagne de la "Thalassa" dans la région des Antilles-Guyane. *Science et pêche* **210**, 1-22.
- AFD (2012). Aide-mémoire relatif à la mission de prospection « secteur pêche & aquaculture » du 14 au 22 novembre 2011. p. 49: Agence Française de Développement.
- Aizawa M., Arai T., Fujii E., Inada T., Matsuura K., Miyake T., Sasaki K., Sato Y., Shimizu T. & Uyeno T., eds. (1983). Fishes trawled of Suriname and French Guiana: JARMAC.
- Åkesson S. (2002). Tracking fish movements in the ocean. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 56-57.
- Ankjærø T., Christensen J.T. & Grønkjær P. (2012). Tissue-specific turnover rates and trophic enrichment of stable N and C isotopes in juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* fed three different diets. *Marine Ecology Progress Series* **461**, 197-209.
- Anonymous (2004). Complete stock assessment report of SEDAR 6 Goliath Grouper. pp. 1-127. Charleston: Southeastern Data Assessment and Review.
- Anonymous (2013). A service for archival tag data processing & underwater geolocation. In *Track & Loc* (Satellites, C. L., ed.).
- Arnold G. & Dewar H. (2001). Electronic Tags in Marine Fisheries Research: A 30-Year Perspective. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. & Nielsen, J., eds.), pp. 7-64: Springer Netherlands.

- Artero C., Noel C. & Mathieu F. (2012). Prestations d'inventaire et d'étude de zones rocheuses côtières du secteur d'Oyapock à l'îlet La Mère en Guyane. Rapport d'étude de l'option 1 : estimation de la population de mérous géants *Epinephelus itajara*. Sanary: Semantic TS, Seaneo.
- Artigas L.F., Vendeville P., Leopold M., Guiral D. & Ternon J.-F. (2003). Marine biodiversity in French Guiana: Estuarine, coastal, and shelf ecosystems under de influence of Amazonian waters. *Gayana* (*Concepción*) **67**, 302-326.
- Auil-Marshalleck S. (1993). A review of the occurrence of fish spawning aggregations in the Caribbean and the implications for fisheries management. p. 42: CARICOM fisheries resource assessment and management program. Large pelagics, reef and slope fishes assessment subproject specificatino workshop.
- Badalamenti F., D'Anna G., Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. (2002). Size-related trophodynamic changes in three target fish species recovering from intensive trawling. *Marine Biology* **141**, 561-570.
- Baklouti M., Devenon J.L., Bourret A., Froidefond J.M., Ternon J.F. & Fuda J.L. (2007). New insights in the French Guiana continental shelf circulation and its relation to the North Brazil Current retroflection. *Journal of Geophysical Research* 112.
- Baroiller J.F., Guiguen Y. & Fostier A. (1999). Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS* **55**, 910-931.
- Bateson W. (1890). The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)* **1**, 225-256.
- Baumgartner L., Bettanin M., McPherson J., Jones M., Zampatti B. & Beyer K. (2010). Assessment of an infrared fish counter (Vaki Riverwatcher) to quantify fish migrations in the Murray-Darling Basin. Australia: Industry & Investment NSW Fisheries Final Report Series.
- Baumgartner L.J., Reynoldson N., Cameron L. & Stanger J. (2006). Assessment of a Dual-frequency Identification Sonar (DIDSON) for application in fish migration studies. In *Fisheries Final Report Series*. Narrandera.
- Becker A., Whitfield A.K., Cowley P.D., Järnegren J. & Næsje T.F. (2011). An assessment of the size structure, distribution and behaviour of fish populations within a temporarily closed estuary using dual frequency identification sonar (DIDSON). *Journal of Fish Biology* **79**, 761-775.
- Belcher E.O. & Lynn D.C. (2000). Acoustic, near-video-quality images for work in turbid water. In *The Proceedings of Underwater Intervention*. Houston, Texas: Preprint.

- Belcher E.O., Matsuyama B. & Trimble G. (2001). Object Identification with Acoustic Lenses. In *MTS/IEEE Oceans*, pp. 6-11. Honolulu, Hawaï.
- Bellail R. & Dintheer C. (1992). La pêche maritime en Guyane française, flottilles et engins de pêche., p. 120: Ifremer.
- Benevides E.A., Vallinoto M.N.S., Fetter Filho A.F.H., de Souza J.R.B., Silva-Oliveira G., Freitas M.O., Ferreira B.P., Hostim-Silva M., Bertoncini A.A., Blanchard F. & Torres R.A. (soumis). When physical oceanography meets population genetics: the case study of the genetic/evolutionary discontinuity in the endangered Goliath grouper (*Epinephelus itajara*; Perciformes: Epinephelidae) with comments on the conservation of the species. *Biochemical Systematics and Ecology journal*.
- Berkeley S.A., Hixon M.A., Larson R.J. & Love M.S. (2004). Fisheries Sustainability via Protection of Age Structure and Spatial Distribution of Fish Populations. *Fisheries* **29**, 23-32.
- Bianchi G., Gislason H., Graham K., Hill L., Jin X., Koranteng K., Manickchand-Heileman S., Payá 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: Journal du Conseil* 57, 558-571.
- Biegler R. & Morris R.G.M. (1996). Landmark stability:studies exploring whether the perceived stability of the environment influences spatial representation. *Journal of Experimental Biology* **199**, 187-193.
- Blanchard F. (1996). Le système pêche côtière en Guyane, bilan des trois dernières années : une nécessaire prise en compte de la complexité. *La pêche maritime* **1393**, 3-8.
- Block B.A., Dewar H., Blackwell S.B., Williams T.D., Prince E.D., Farwell C.J., Boustany A., Teo S.L.H., Seitz A., Walli A. & Fudge D. (2001). Migratory Movements, Depth Preferences, and Thermal Biology of Atlantic Bluefin Tuna. *Science* **293**, 1310-1314.
- Block B.A., Dewar H., Farwell C. & Prince E.D. (1998). A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic Bluefin Tuna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**, 9384-9389.
- Block B.A., Teo S.L.H., Walli A., Boustany A., Stokesbury M.J.W., Farwell C.J., Weng K.C., Dewar H. & Williams T.D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic Bluefin Tuna. *Nature* **434**, 1121-1127.
- Block M.E. (1790). *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. Berlin: J. Morino & Comp.
- Bolle L.J., Hunter E., Rijnsdorp A.D., Pastoors M.A., Metcalfe J.D. & Reynolds J.D. (2005). Do tagging experiments tell the truth? Using electronic tags to evaluate

- conventional tagging data. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **62**, 236-246.
- Bonner T.H. & Wilde G.R. (2002). Effects of Turbidity on Prey Consumption by Prairie Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 1203-1208.
- Boswell K.M., Wilson M.P. & Cowan J.H. (2008). A Semiautomated Approach to Estimating Fish Size, Abundance, and Behavior from Dual-Frequency Identification Sonar (DIDSON) Data. *North American Journal of Fisheries Management* **28**, 799-807.
- Bourret A., Devenon J.L. & Chevalier C. (2005). Investigation on passive open boundary conditions adapted to the conjunction of strong currents, standing tidal wave and high stratification: Application to the French Guiana Continental Shelf. *Continental shelf Research* **25**, 1353-1373.
- Bourret A., Devenon J.L. & Chevalier C. (2008). Tidal influence on the hydrodynamics of the French Guiana continental shelf. *Continental shelf Research* **28**, 951-961.
- Bouysse P., Kudrass H.-R., Le Lann F. & Martin P. (1977). Reconnaissance sédimentologique du plateau continental de la Guyane française. Orléans: BRGM.
- Brennan J.S. & Cailliet G.M. (1989). Comparative age determination techniques for white sturgeon in California. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**, 296-310.
- Brichet M. (2010). Analyse strategique regionale Guyane. : Agence des Aires Marines Protégées.
- Broderick A.C., Coyne M.S., Fuller W.J., Glen F. & Godley B.J. (2007). Fidelity and over-wintering of sea turtles. *Proc Biol Sci* **274**, 1533-1538.
- Brown C. & Laland K.N. (2003). Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* **4**, 280-288.
- Brusher J.H. & Schull J. (2009). Non-lethal age determination for juvenile Goliath Grouper *Epinephelus itajara* from southwest Florida. *Endangered Species Research* 7, 205-212.
- Buchheister A. & Latour R.J. (2010). Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 445-461.
- Bullock L.H., Godcharles M.F. & Mitchell M.E. (1992). Age, growth and reproduction of jewfish *Epinephelus itajara* in the eastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, *U.S.* **90**, 243-249.

- Bullock L.H. & Murphy M.D. (1994). Aspects of the life history of the yellowmouth grouper, *Mycteroperca interstitialis*, in the eastern gulf of mexico. *Bulletin of Marine Science* **55**, 30-45.
- Bullock L.H. & Smith G.B. (1991). Seabasses (Pisces:Serranidae) pp. 1-243. St Petersburg, Florida: Memoirs of the Hourglass Cruises.
- Bunn S.E., Loneragan N.R. & Kempster M.A. (1995). Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for foodweb studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography* **40**, 622-625.
- Burgos R. & Defeo O. (2004). Long-term population structure, mortality and modeling of a tropical multi-fleet fishery: the Red Grouper Epinephelus morio of the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Fisheries Research* **66**, 325-335.
- Burress E.D., Duarte A., Serra W.S., Gangloff M.M. & Siefferman L. (2013). Species-specific ontogenetic diet shifts among Neotropical *Crenicichla*: using stable isotopes and tissue stoichiometry. *Journal of Fish Biology* **82**, 1904-1915.
- Burton M. (2008). Reproductive omission and "skipped spawning": Detection and importance. *Cybium* **32**, 315-316.
- Burwen D.L., Fleischman S.J. & Miller J.D. (2007). Evaluation of a dual-frequency imaging sonar for detecting and estimating the size in the Kenai River. Anchorage.
- Burwen D.L., Fleischman S.J. & Miller J.D. (2010). Accuracy and Precision of Salmon Length Estimates Taken from DIDSON Sonar Images. *Transactions of the American Fisheries Society* **139**, 1306-1314.
- Cadamuro L. (2004). Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane française). p. 254: Université de Paul Sabatier Toulouse III.
- Cadigan N.G. & Brattey J. (2003). Semiparametric Estimation of Tag Loss and Reporting Rates for Tag-Recovery Experiments Using Exact Time-at-Liberty Data. *Biometrics* **59**, 869-876.
- Caillart B. & Morize E. (1989). Étude du rythme de dépôt des microstries sur les otolithes d'un Serranidé tropical, *Epinephelus microdon* (Bleeker), à l'aide d'un marqueur fluorescent : l'oxytétracycline. *Aquat. Living Resour.* 2, 255-261.
- Chapman D.G. & Robson D.S. (1960). The Analysis of a Catch Curve. *Biometrics* **16**, 354-368.
- Chevalier C., Froidefond J.-M. & Devenon J.-L. (2008). Numerical analysis of the combined action of littoral current, tide and waves on the suspended mud transport and on turbid plumes around French Guiana mudbanks. *Continental shelf Research* **28**, 545-560.

- Chouvelon T., Spitz J., Cherel Y., Caurant F., Sirmel R., Mèndez-Fernandez P. & Bustamante P. (2011). Inter-specific and ontogenic differences in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values and Hg and Cd concentrations in cephalopods. *Marine Ecology Progress Series* **433**, 107-120.
- Cissé A.A. (2013). Evaluation, scénarios et viabilité écologique et économique des pêcheries côtières tropicales : application au cas de la Guyane française. p. 205: Université des Antilles et de la Guyane.
- Cocheret de la Morinière E., Pollux B.J.A., Nagelkerken I., Hemminga M.A., Huiskes A.H.L. & van der Velde G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* **246**, 279-289.
- Coleman F.C., Koenig C.C. & Collins L.A. (1996). Reproductive styles of shallow-water groupers (Pisces: Serranidae) in the eastern Gulf of Mexico and the consequences of fishing spawning aggregations. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 129-141.
- Colin P.L. (1989). Management and issues. Grouper Watcher 2 (1 and 2). p. 4.
- Colin P.L. (1994). Preliminary Investigations of Reproductive Activity of the Jewfish, *Epinephelus itajara* (Pisces: Serranidae). In *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, pp. 138-147. Miami.
- Collette B.B. (1995). Scombridae. Atunes, bacoretas, bonitos, caballas, estorninos, melva, etc. In *Guia FAO para Identification de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental* (Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. & Niem, V., eds.), pp. 1521-1543. Rome: FAO.
- 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.
- Costello M.J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* **36**, 261-263.
- Crabtree R.E. & Bullock L.H. (1998). Age, growth, and reproduction of Black Grouper, *Mycteroperca bonaci*, in Florida waters. *Fishery Bulletin, U.S.* **94**, 735-753.
- Craig M.T., Graham R.T., Torres R.A., Hyde J.R., Freitas M.O., Ferreira B.P., Hostim-Silva M., Gerhardinger L.C., Bertoncini A.A. & Robertson D.R. (2009). How many species of Goliath Grouper are there? Cryptic genetic divergence in a threatened marine fish and the resurrection of a geopolitical species. *Endangered Species Research* 7, 167-174.
- De Robertis A., Ryer C.H., Veloza A. & Brodeur R.D. (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1517-1526.

- Debicella J.M. (2005). Accuracy and precision of fin-ray aging for gag. p. 75: University of Florida.
- DeMaria K.K. (1996). Changes in the Florida Keys marine ecosystem based upon interviews with experienced residents. The Nature Conservacy and Center for Marine Conservation Special Report. Key West, Florida: The Nature Conservacy.
- DeNiro M. & Epstein S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**, 261-263.
- DeNiro M.J. & Epstein S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**, 495-506.
- Derbal F. & Kara M.H. (1996). Alimentation estivale du mérou, *Epinephelus marginatus* (Serranidae), des côtes est algeriennes. *Cybium* **20**, 295-301.
- Do Rosario Marinho Jaussaud I. (2007). Caractérisation et Dynamique comparée du Phytoplancton et du Bactérioplancton en Eaux Côtières Equatoriales (Guyane Française). p. 232: L'université du Littoral Côte d'Opale.
- Dodson J. (1988). The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **23**, 161-182.
- Domeier M.L. & Colin P.L. (1997). Tropical Reef Fish Spawning Aggregations: Defined and Reviewed. *Bulletin of Marine Science* **60**, 698-726.
- Dulvy N.K., Polunin N.V., Mill A.C. & Graham N.A. (2004). Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 466-475.
- Dunn M.R. & Pawson M.G. (2002). The stock structure and migrations of plaice populations on the west coast of England and Wales. *Journal of Fish Biology* **61**, 360-393.
- Durand J. (1959). Notes sur le plateau continental guyanais. Les éléments principaux de la faune et leurs relations avec le fond. *Cahiers de l'O.R.S.T.O.M* **3**, 7-35.
- Eggleston D.B. (1995). Recruitment in Nassau grouper *Epinephelus striatus*: postsettlement abundance, microhabitat features, and ontogenetic habitat shifts. *Marine Ecology Progress Series* **124**, 9-22.
- Eggleston D.B. & Armstrong D.A. (1995). Pre- And Post-Settlement Determinants of Estuarine Dungeness Crab Recruitment. *Ecological Monographs* **65**, 193-216.
- Eggleston D.B., Grover J.J. & Lipcius R.N. (1998). Ontogenetic diet shifts in Nassau Grouper: trophic linkages and predatory impact. *Bulletin of Marine Science* **63**, 111-126.

- Eisma D., Augustinus P.G.E.F. & Alexander C. (1991). Recent and subrecent changes in the dispersal of amazon mud. *Netherlands Journal of Sea Research* **28**, 181-192.
- Eklund A.-M. & Schull J. (2001). A Stepwise Approach to Investigating the Movement Patterns and Habitat Utilization of Goliath Grouper, Epinephelus itajara, Using Conventional Tagging, Acoustic Telemetry and Satellite Tracking. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. & Nielsen, J., eds.), pp. 189-216: Springer Netherlands.
- Ellis R. (2013). Spawning-related movement patterns of Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*) off the Atlantic coast of Florida. In *66th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. Corpus Christi, Texas.
- Ferreira B.P. (1993). Reproduction of the inshore coral trout *Plectropomus maculates* (Perciformes: Serranidae) from the Central Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Fish Biology* **42**, 831-844.
- Ffield A. (2005). North Brazil current rings viewed by TRMM Microwave Imager SST and the influence of the Amazon Plume. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52**, 137-160.
- Fischer W., ed. (1978). FAO species identification sheets dor fishery purposes. Western Central Atlantic (fishing area 31). Rome: FAO.
- Fishelson L. (1980). Partinioning and sharing of space and food resources by fishes. In *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes* (Bardach, J. E., Magnuson, J. J. & Reinhart, J. M., eds.), pp. 415-445. Manila, Philippines: International Center for living aquatic resources management.
- Focken U. & Becker K. (1998). Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using  $\delta^{13}$ C data. *Oecologia* **115**, 337-343.
- Frias-Torres S. (2006). Habitat use of juvenile goliath grouper *E.itajara* in the florida Keys. *Endangered Species Research* **2**, 1-6.
- Frias-Torres S., Barroso P., Eklund A.-M., Schull J. & Serafy J.E. (2007). Activity patterns of three juvenile Goliath Grouper, *Epinephelus itajara*, in a mangrove nursery. *Bulletin of Marine Science* **80**, 587-594.
- Frias-Torres S. & Luo J. (2009). Using dual-frequency sonar to detect juvenile Goliath Grouper *Epinephelus itajara* in mangrove habitat. *Endangered Species Research* **7**, 237-242.
- Froidefond J.-M., Gardel L., Guiral D., Parra M. & Ternon J.-F. (2002). Spectral remote sensing reflectances of coastal waters in French Guiana under the Amazon influence. *Remote Sensing of Environment* **80**, 225-232.

- Froidefond J.M., Pujos M. & Andre X. (1988). Migration of mud banks and changing coastline in French Guiana. *Marine Geology* **84**, 19-30.
- Fry B. (1988). Food web structure on George Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* **33**, 1182-1190.
- Fry B. (2006). Stable isotopes ecology. New-York: Springer.
- Fry B., Mumford P.L. & Robblee M.B. (1999). Stable isotope studies of pink shrimp (Farfantepenaeus duorarum Burkenroad) migrations on the southwestern Florida shelf. *Bulletin of Marine Science* **65**, 419-430.
- Gaines S. & Roughgarden J. (1985). Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **82**, 3707-3711.
- Gearing J.N. (1991). The study of diet and trophic relationships through anundance <sup>13</sup>C. In *Carbon isotope techniques* (Coleman, D. C. & Fry, B., eds.), pp. 201-218. San Diego: Academic Press.
- Gerhardinger L.C., Bertoncini A.A. & Hostim-Silva M. (2006a). Local ecological knowledge and Goliath Grouper spawning aggregations in the South Atlantic Ocean: Goliath grouper spawning aggregations in Brazil. *Traditional Marine Resource Management and Knowledge Information Bulletin*, 33-34.
- Gerhardinger L.C., Hostim-Silva M., Medeiros R.P., Matarezi J., Bertoncini Á.A., Freitas M.O. & Ferreira B.P. (2009). Fishers' resource mapping and Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (Serranidae) conservation in Brazil. *Neotropical Ichthyology* 7, 93-102.
- Gerhardinger L.C., Marenzi R.C., Bertoncini Á.A., Medeiros R.P. & Hostim-Silva M. (2006b). Local ecological knowledge on the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (teleostei: serranidae) in southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **4**, 441-450.
- Gibran F.Z. (2007). Activity, habitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **5**, 387-398.
- Gillanders B.M., Able K.W., Brown J.A., Eggleston D.B. & Sheridan P.F. (2003). Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series* **247**, 281-295.
- Girondot M. & Fretey J. (1996). Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelonian Conservatioln and Biology* **2**, 204-208.
- Gledhill C.T., Lyczkowski-Shultz J., Rademacher K., Kargard E., Crist G. & Grace M.A. (1996). Evaluation of video and acoustic index methods for assessing reef-

- fish populations. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil **53**, 483-485.
- Godley B.J., Richardson S., Broderick A.C., Coyne M.S., Glen F. & Hays G.C. (2002). Long-term satellite telemetry of the movements and habitat utilisation by green turtles in the Mediterranean. *Ecography* **25**, 352-362.
- Godo O.R. & Michalsen K. (2000). Migratory behaviour of north-east Arctic cod, studied by use of data storage tags. *Fisheries Research* **48**, 127-140.
- Graham N., Jones E.G. & Reid D.G. (2004). Review of technological advances for the study of fish behaviour in relation to demersal fishing trawls. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **61**, 1036-1043.
- Graham R.T., Rhodes K.L. & Castellanos D. (2009). Characterization of the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* fishery of southern Belize for conservation planning. *Endangered Species Research* 7, 195-204.
- Gratiot N., Anthony E.J., Gardel A., Gaucherel C., Proisy C. & Wells J.T. (2008). Significant contribution of the 18.6 year tidal cycle to regional coastal changes. *Nature Geoscience*, 169-172.
- Graves J.E., Luckhurst B.E. & Prince E.D. (2002). An evaluation of pop-up satellite tag for estimating postrelease survival of Blue Marlin (*Makaira nigricans*) from a recreational fishery. *Fishery Bulletin, U.S.* **100**, 134-142.
- Gray J. (2002). Antarctic marine benthic biodiversity in a world-wide latitudinal context. In *Ecological Studies in the Antarctic Sea Ice Zone* (Arntz, W. & Clarke, A., eds.), pp. 1-9: Springer Berlin Heidelberg.
- Green A.L. (1996). Spatial, temporal and ontogenetic patterns of habitat use by coral reef fishes (Family Labridae). *Marine Ecology Progress Series* **133**, 1-11.
- Guéguen F. (2000). Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organisemes benthiques marins du plateau continental (0 60 m) de Guyane française. *Life Sciences* **323**, 775-791.
- Guelinckx J., Maes J., Van Den Driessche P., Geysen B., Dehairs F. & Ollevier F. (2007). Changes in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: A laboratory diet switch experiment. *Marine Ecology Progress Series* **341**, 205-215.
- Gulf of Mexico Fishery Management Council (GMFMC) (1990). Amendment Number 2 to the Fishery Management Plan for the Reef Fish Fishery of the Gulf of Mexico. p. 31.
- Habert A. (2012). Redecoupage des masses d'eau de transition dans le cadre de la directive europeenne cadre sur l'eau. p. 203: NBC Bureau d'étude eau et environnement.

- Halpern B.S. (2003). The impact of marine reserves: Do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* **13**, 117-137.
- Hammerschlag-Peyer C.M., Yeager L.A., Araújo M.S. & Layman C.A. (2011). A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS One* **6**, e27104.
- Han C.-H. & Uye S.-I. (2009). Quantification of the abundance and distribution of the common jellyfish Aurelia aurita s.l. with a Dual-frequency IDentification SONar (DIDSON). *Journal of Plankton Research* **31**, 805-814.
- Han J., Honda N., Asada A. & Shibata K. (2009). Automated acoustic method for counting and sizing farmed fish during transfer using DIDSON. *Fisheries Science* **75**, 1359-1367.
- Harmelin J.-G. & Harmelin-Vivien M. (1999). A review on habitat, diet and growth of the Dusky Grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). *Mar. Life* **9**, 11-20.
- Harrigan P., Zieman J.C. & Macko S.A. (1989). The base of nutritional support for the Gray Snapper (*Lutjanus griseus*): an evaluation based on a combined stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science* **44**, 65-77.
- Harris P.J. & Collins M.R. (2000). Age, growth and age at maturity of gag, *Mycteroperca microlepis*, from the southeastern united states during 1994–1995. *Bulletin of Marine Science* **66**, 105-117.
- Harris P.J., Wyanski D.M., White D.B. & Moore J.L. (2002). Age, growth, and reproduction of scamp *Mycteroperca phenax*, in the southwestern North Atlantic, 1979–1997. *Bulletin of Marine Science* **70**, 113-132.
- Hartman E.J. & Abrahams M.V. (1999). Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**, 571-575.
- Hasler A.D. & Scholtz A.T. (1983). *Olfactory imprinting and homing in Salmon*. Berlin: Spinger-Verlag.
- Hays G.C., Houghton J.D.R., Isaacs C., King R.S., Lloyd C. & Lovell P. (2004). First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Animal Behaviour* 67, 733-743.
- Heemstra P.C. & Randall J.E. (1993). FAO species catalogue. Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod,hind, coral grouper and lyretail species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* **16**, 382.
- 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  $\delta^{34}S$ ,  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$ . Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **50**, 2071-2076.
- Heyman W.D., Graham R.T., Kjerfve B. & Johannes R.E. (2001). Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. *Marine Ecology Progress Series* **215**, 275-282.
- Hilborn R. (1990). Determination of Fish Movement Patterns from Tag Recoveries using Maximum Likelihood Estimators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 635-643.
- Hill R.D. & Braun M.J. (2001). Geolocation by Light Level The Next Step: Latitude. In *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries* (Sibert, J. R. & Nielsen, J. L., eds.): Kluwer Academic Publishers.
- Hobson K.A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**, 314-326.
- Hobson K.A. & Clark R.G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of <sup>13</sup>C in tissues. *The Condor* **94**, 181-188.
- Holden M.J. & Raitt D.F.S., eds. (1974). *Manual Of Fisheries Science. Part 2 Methods of Resource Investigation and their Application*. Rome: Food And Agriculture Organization Of The United Nations.
- Holmes J.A., Cronkite G.M.W., Enzenhofer H.J. & Mulligan T.J. (2006). Accuracy and precision of fish-count data from a "dual-frequency identification sonar" (DIDSON) imaging system. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **63**, 543-555.
- Horn H.S. (1966). Measurement of "Overlap" in Comparative Ecological Studies. *The American Naturalist* **100**, 419-424.
- Horodysky A.Z. & Graves J.E. (2005). Application of pop-up satellite archival tag technology to estimate postrelease survival of White Marlin (*Tetrapturus albidus*) caught on circle and straight-shank ("J") hooks in the western North Atlantic recreational fishery. *Fishery Bulletin, U.S.* **103**, 84-96.
- Horwood J.W., Nichols J.H. & Milligan S. (1998). Evaluation of closed areas for fish stock conservation. *Journal of Applied Ecology* **35**, 893-903.
- Hostim-Silva M., Bertoncini A.A., Gerhardinger L.C. & Machado L.F. (2004). The "Lord of the Rock's" conservation program in Brazil: the need for a new perception of marine fishes. *Coral Reefs* **24**, 74-74.
- Hu C., Montgomery E.T., Schmitt R.W. & Muller-Karger F.E. (2004). The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **51**, 1151-1171.

- Hubert W.A., Pope K.L. & Dettmers J.L. (2012). Passive capture techniques. In *Fisheries Techniques, 3rd edition*, pp. 223-265. Bethesta, Maryland: American Fisheries Society.
- Hunter E., Aldridge J.N., Metcalfe J.D. & Arnold G.P. (2003). Geolocation of free-ranging fish on the European continental shelf as determined from environmental variables. *Marine Biology* **142**, 601-609.
- Hunter E., Buckley A.A., Stewart C. & Metcalfe J.D. (2005). Migratory behaviour of the thornback ray, Raja clavata, in the southern North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 1095-1105.
- Hunter E., Metcalfe J.D., Arnold G.P. & Reynolds J.D. (2004). Impacts of migratory behaviour on population structure in North Sea plaice. *Journal of Animal Ecology* **73**, 377-385.
- Hyslop (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411-429.
- IUCN (2013). International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species. Version 2013.2.: www.iucnredlist.org.
- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R. & Beyer K. (2005). Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series* **287**, 251-253.
- Janssen J., Jones W.R., Whang A. & Oshel P.E. (1995). Use of the lateral line in particulate feeding in the dark by juvenile alewife (*Alosa pseudoharengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 358-363.
- Johns W.E., Lee T.N., Schott F.A., Zantopp R.J. & Evans R.H. (1990). The North Brazil Current retroflection: Seasonal structure and eddy variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **95**, 22103-22120.
- Johnson K., Thomas P. & Wilson R.R. (1998). Seasonal cycles of gonadal development and plasma sex steroid levels in *Epinephelus morio*, a protogynous grouper in the eastern Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* **52**, 502-518.
- Kamler J.F. & Pope K.L. (2001). Nonlethal methods of examining fish stomach contents. *Reviews in Fisheries Science* **9**, 1-11.
- Kang M.-H. (2011). Semiautomated Analysis of Data from an Imaging Sonar for Fish Counting, Sizing, and Tracking in a Post-Processing Application. *Fisheries and aquatic sciences* **14**, 218-225.
- Khan F., Johnson G.E., Royer I.M., Phillips N.R., Hughes J.S., Fisher E.S., Ham K.D. & Ploskey G.R. (2012). Acoustic imaging evaluation of juvenile Salmonid behavior in the immediate forebay of the water temperature control tower at Cougar Dam, 2010. PNNL-20625, final report submitted to the U.S. Army

- Corps of Engineers, Portland district, Portland, Oregon, by Pacific Northwest National Laboratory, Richland, Washington.
- Kieffer J. & Colgan P. (1992). The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **2**, 125-143.
- Kim K., Neretti N. & Intrator N. (2005). Mosaicing of acoustic camera images. *IEE Proceedings Radar, Sonar and Navigation* **152**, 263.
- Kimura D.K. & Lyons J.J. (1991). Between readers bias and variability in the agedetermination process. *Fishery Bulletin*, *U.S.* **89**, 53-60.
- Kingsford M.J. & Choat J.H. (1986). Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Marine Biology* **91**, 161-171.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2009). Population density, demographics and predation effects of adults Goliath Grouper. p. 79: National Oceanic and Atmospheric Administration.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2012). Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). : www.marinelab.fsu.edu.
- Koenig C.C. & Coleman F.C. (2013). The recovering goliath grouper population of the southeastern US: non-consumptive investigations for stock assessment. St. Teresa, Florida: National Oceanic and Atmospheric Administration MARFIN Project FINAL Report.
- Koenig C.C., Coleman F.C., Eklund A.M., Schull J. & Ueland J. (2007). Mangroves as essential nursery habitat for Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). *Bulletin of Marine Science* **80**, 567-586.
- Koenig C.C., Coleman F.C. & Kingon K. (2011). Pattern of Recovery of the Goliath Grouper *Epinephelus itajara* Population in the Southeastern US. *Bulletin of Marine Science* 87, 891-911.
- Koslow J.A., Kloser R. & Stanley C.A. (1995). Avoidance of a camera system by a deepwater fish, the orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **42**, 233-244.
- Kramer D. & Chapman M. (1999). Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes* **55**, 65-79.
- Krebs C.J. (1989). Ecological Methodology. New York: Harper and Row Publishers.
- Kuo C.-M., Ting Y.-Y. & Yeh S.-L. (1988). Induced sex reversal and spawning of Blue-Spotted Grouper, *Epinephelus fario*. *Aquaculture* **74**, 113-126.
- Lam T.J., Nagahama Y., Chan K. & Hoar W.S. (1978). Overripe eggs and postovulatory corpora lutea in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., form trachurus. *Canadian Journal of Zoology* **56**, 2029-2036.

- Lampert L. (2011). Etude de la crise de la pêche de la crevette en Guyane. pp. 1-79. Cayenne: Ifremer.
- Lampert L. (2012). Actualisation de connaissances du domaine marin en Guyane française. p. 47: Ifremer.
- Langkau M.C., Balk H., Schmidt M.B. & Borcherding J. (2012). Can acoustic shadows identify fish species? A novel application of imaging sonar data. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 313-322.
- Lara M.R., Schull J., Jones D.L. & Allman R. (2009). Early life history stages of Goliath Grouper *Epinephelus itajara* (Pisces: Epinephelidae) from Ten Thousand Islands, Florida. *Endangered Species Research* 7, 221-228.
- Le Loeuff P. & von Cosel R. (2000). aperçus sur la macrofaune benthique du plateau continental de Guyane française (résultats de la campagne GREEN 0, 16 au 20 avril 1999). p. 40: IRD.
- Lee S.Y. (2000). Carbon dynamics of Deep Bay, eastern Pearl River estuary, China. II: Trophic relationship based on carbon- and nitrogen-stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* **205**, 1-10.
- Leis J.M. (1991). The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P., ed.), pp. 183-230. New York: Academic Press.
- Léopold M. (2005). Guide des poissons de mer de Guyane. Plouzané: Ifremer.
- Levins R. (1968). *Evolution in changing environments: Some Theorotical Explorations*. New Jersey: Princeton University of Press.
- Levrel A. (2012). Estimation de la pêche illégale étrangère en Guyane française. p. 15. Guyane: Ifremer.
- Liao H., Pierce C.L. & Larscheid J.G. (2001). Empirical Assessment of Indices of Prey Importance in the Diets of Predacious Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 583-591.
- Lichtenstein M.G.G. (1822). Die Werke von Marcgrave und Piso uber die Naturgeschichte Brasiliens, erlautert aus den wieder aufgefundenen Originalzeichnungen. Abbildungen IV Fische Abh K Akad Wiss Berlin, 267-288.
- Linde M., Grau A.M., Riera F. & Massutí-Pascual E. (2004). Analysis of trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae). *Cybium* **28**, 27-35.
- Little M.C., Reay P.J. & Grove S.J. (1988). The fish community of an East African mangrove creek. *Journal of Fish Biology* **32**, 729-747.

- Liu C.K. (1944). Rudimentary hermaphroditism in the synbranchoid eel, *Monopterus javanensis*. *Sinensia* **15**, 1-8.
- Liu M. & Sadovy Y. (2004). The influence of social factors on adult sex change and juvenile sexual differentiation in a diandric, protogynous epinepheline, *Cephalopholis boenak* (Pisces, Serranidae). *Journal of Zoology* **264**, 239-248.
- Lombardi-Carlson L., Fitzhugh G., Palmer C., Gardner C., Farsky R. & Ortiz M. (2008). Regional size, age and growth differences of Red Grouper (*Epinephelus morio*) along the west coast of Florida. *Fisheries Research* **91**, 239-251.
- Longley W.H. & Hildebrand S.F. (1941). Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida with observations on color, habits, and local distribution. *Papers from the Tortugas Laboratory* **34**, 1-331.
- Luckhurst B.E. & Luckhurst K. (1977). Recruitment patterns of coral reef fishes on the fringing eef of Curaçao, Netherlands Antilles. *Can. J. Zool.* **55**, 681-689.
- Lugendo B.R., Nagelkerken I., van der Velde G. & Mgaya Y.D. (2006). The importance of mangroves, mud and sand flats, and seagrass beds as feeding areas for juvenile fishes in Chwaka Bay, Zanzibar: gut content and stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology* **69**, 1639-1661.
- Macdonald J.S., Waiwood K.G. & Green R.H. (1982). Rates of digestion of different prey in Atlantic Cod (*Gadus morhua*), Ocean Pout (*Macrozoarces americanus*), Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39, 651-659.
- Machado L.F., Daros F.A.M.L., Andrade Bertoncini Á., Hostim-Silva M. & Barreiros J.P. (2008). Feeding strategy and trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae) from Southern Brazil. *Cybium* **32**, 33-41.
- Madigan D.J., Litvin S.Y., Popp B.N., Carlisle A.B., Farwell C.J. & Block B.A. (2012). Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, pacific Bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS One* 7, e49220.
- Mann D.A., Locascio J.V., Coleman F.C. & Koenig C.C. (2009). Goliath Grouper *Epinephelus itajara* sound production and movement patterns on aggregation sites. *Endangered Species Research* **7**, 229-236.
- Marchetti S., Bauer E. & Noel C. (2012). Prestations d'inventaire et d'étude de zones rocheuses côtières du secteur d'Oyapock à l'îlet La Mère en Guyane Étude morpho-sédimentaire. p. 66: Semantic TS Seaneo.
- Marguillier S., van der Velde G., Dehairs F., Hemminga M.A. & Rajagopal S. (1997). Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N. *Marine Ecology Progress Series* **151**, 115-121.

- Marino G., Panini E., Longobardi A., Mandich A., Finoia M.G., Zohar Y. & Mylonas C.C. (2003). Induction of ovulation in captive-reared Dusky Grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), with a sustained-release GnRHa implant. *Aquaculture* **219**, 841-858.
- Marliave J.B. (1977). Substratum preferences of settling larvae of marine fishes reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **27**, 47-60.
- Matheson R.H. & Huntsman G.R. (1984). Growth, Mortality, and Yield-per-Recruit Models for Speckled Hind and Snowy Grouper from the United States South Atlantic Bight. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 607-616.
- Maxwell S.L. & Gove N.E. (2007). Assessing a dual-frequency identification sonars' fish-counting accuracy, precision, and turbid river range capability. *The Journal of the Acoustical Society of America* **122**, 3364-3377.
- McClenachan L. (2009). Historical declines of Goliath Grouper populations in South Florida, USA. *Endangered Species Research* **7**, 175-181.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C. & McGrath C.C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**, 378-390.
- McDonald T.L., Amstrup S.C. & Manly B.F.J. (2003). Tag Loss Can Bias Jolly-Seber Capture-Recapture Estimates. *Wildlife Society Bulletin* **31**, 814-822.
- McFarlane G.A. & Beamish R.J. (1987). Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. In *The age and growth of fish* (Summerfelt, R. C. & Hall, G. E., eds.), pp. 287-300. Ames, lowa 50010: The lowa State University Press.
- McFarlane G.A. & Franzin W.G. (1978). Elevated Heavy Metals: A Stress on a Population of White Suckers, Catostomus commersoni, in Hamell Lake, Saskatchewan. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **35**, 963-970.
- McFarlane G.A. & King J.R. (2001). The validity of the fin-ray method of age determination for lingcod (*Ophiodon elongatus*). *Fishery Bulletin, U.S.* **99**, 459-464.
- Meager J.J., Solbakken T., Utne-Palm A.C. & Oen T. (2005). Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**, 1978-1984.
- Mémery L., Arhan M., Alvarez-Salgado X.A., Messias M.J., Mercier H., Castro C.G. & Rios A.F. (2000). The water masses along the western boundary of the south and equatorial Atlantic. *Progress in Oceanography* **47**, 69-98.

- Metcalfe J.D. (2001). Summary report of the workshop on daylight measurements for geolocation in animal telemetry. In *Electronic tagging and tracking in marine fisheries* (Sibert, J. R. & Nielsen, J. L., eds.), pp. 331-342. Dordrecht: Kluwer.
- Metcalfe J.D. & Arnold G.P. (1997). Tracking fish with electronic tags. *Nature* **387**, 665-666.
- Meurer B.C. & Andreata J.V. (2002). Hábito alimentar de *Diplectrum radiale* (Quoy & Gaimard, 1824)(Teleostei, Perciformes, Serranidae) na Baía da Ribeira, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* **60**, 315-320.
- Miloslavich P., Klein E., Diaz J.M., Hernandez C.E., Bigatti G., Campos L., Artigas F., Castillo J., Penchaszadeh P.E., Neill P.E., Carranza A., Retana M.V., Diaz de Astarloa J.M., Lewis M., Yorio P., Piriz M.L., Rodriguez D., Yoneshigue-Valentin Y., Gamboa L. & Martin A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One* **6**, e14631.
- Minagawa M. & Wada E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}$ N along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}$ N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**, 1135-1140.
- Miranda L.E., Brock R.E. & Dorr B.S. (2002). Uncertainty of Exploitation Estimates Made from Tag Returns. *North American Journal of Fisheries Management* **22**, 1358-1363.
- Moe M. (1969). Biology of the red grouper Epinephelus morio from the eastern Gulf of *Mexico*: Marine Reasearch Laboratory.
- Moguedet G. (1972). Contribution à l'étude des sédiments fins du plateau continental de la Guyane française récoltés à bord de la Thalassa pendant la campagne Antilles Guyane 1971. In *Département des Sciences de la Terre*. Nantes: Université de Nantes.
- Montgomery J., Coombs S. & Halstead M. (1995). Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **5**, 399-416.
- Morin P.-P., Dodson J.J. & Doré F.Y. (1989). Cardiac responses to a natural odorant as evidence of a sensitive period for olfactory imprinting in young Atlantic Salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 122-130.
- Morisita M. (1959). Measuring of Interspecific Association and Similarity between Communities. pp. 65-80: Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E Biol.
- Morton R.M. (1990). Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Marine Biology* **105**, 385-394.
- Moursund R.A., Carlson T.J. & Peters R.D. (2003). A fisheries application of a dual-frequency identification sonar acoustic camera. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **60**, 678-683.

- Muller-Karger F.E., McClain C.R. & Richardson P.L. (1988). The dispersal of the Amazon's water. *Nature* **333**, 56-59.
- Murie D.J., Parkyn D.C., Koenig C.C., Coleman F.C., Schull J. & Frias-Torres S. (2009). Evaluation of finrays as a non-lethal ageing method for protected Goliath Grouper *Epinephelus itajara*. *Endangered Species Research* 7, 213-220.
- Nagelkerken I. (1981). distribution of the snappers and groupers of the Netherlands Antilles. In *International Coral Reef Symposium*, pp. 479-484. Manila.
- Nagelkerken I. & van der Velde G. (2004). Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds? *Marine Ecology Progress Series* **274**, 143-151.
- Nagelkerken I. & van der Velde G. (2004b). Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. *Marine Ecology Progress Series* **274**, 153-159.
- Nakamura Y., Horinouchi M., Shibuno T., Tanaka Y., Miyajima T., Koike I., Kurokura H. & Sano M. (2008). Evidence of ontogenetic migration from mangroves to coral reefs by black-tail snapper *Lutjanus fulvus*: stable isotope approach. *Marine Ecology Progress Series* **355**, 257-266.
- Navia A.F., Mejia-Falla P.A. & Giraldo A. (2007). Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol* 7, 8.
- Neuenfeldt S., Hinrichsen H.-H., Nielsen A. & Andersen K.H. (2007). Reconstructing migrations of individual cod (*Gadus morhua* L.) in the Baltic Sea by using electronic data storage tags. *Fisheries Oceanography* **16**, 526-535.
- Nieuwenhuize J., Maas Y.E.M. & Middelburg J.J. (1994). Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Marine Chemistry* **45**, 217-224.
- NMFS (2006). Status report on the continental United States distinct population segment of the Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*). Florida.
- Odling-Smee L. & Braithwaite V.A. (2003). The role of learning in fish orientation. *Fish and Fisheries* **4**, 235-246.
- Odum W.E. (1971). Pathways of energy flow in a southern Florida estuary. *Sea Grant technical bulletin* **7**, 162.
- Owens N.J.P. (1987). Natural variations in <sup>15</sup>N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* **24**, 389-451.
- Panfili J., Pontual (de) H., Troadec H. & Wright P., eds. (2002). *Manuel de sclérochronologie des poissons*.

- Paragamian V.L. & Beamesderfer R.C. (2003). Growth estimates from tagged white sturgeon suggest that ages from fin rays underestimate true age in the Kootenai River, USA and Canada. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 895-903.
- Parrish J.D. (1989). Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series* **58**, 143-160.
- Pauly D. (1985). Quelques méthodes simples pour l'estimation des stocks de poissons tropicaux. Rome: FAO Document Technique sur les pêches.
- Pauly D. (1990). Length-converted catch curves and seasonal growth of fishes. *Fishbyte* **8**, 24-29.
- Pauly D. & Moreau J. (1997). *Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques*. Toulouse: Cépaduès Editions.
- Pavlov D.S., Borisenko E.S. & Pashin V.M. (2009). Investigations of spawning migration and assessment of abundance of the Kamchatka steelhead (*Parasalmo mykiss*) from the Utkholok River by means of Didson dual-frequency identification sonar. *Journal of Ichthyology* **49**, 1042-1064.
- Penha J.M.F., Mateus L.A.F. & Petrere Jr M.P. (2004). A procedure to improve confidence in identification of the first annulus in fin-spines of fishes. *Fishery Management and Ecology* **11**, 135-137.
- Pham A.H., Lundgren B., Stage B. & Jensen J.A. (2012). Ultrasound backscatter from free-swimming fish at 1 MHz for fish identification. In *IEEE International Ultrasonics Symposium*. Dresden, Germany: IEEE Proceedings.
- Phelan M.J. (2008). Goliath Grouper aggregation and spawning behaviors at Jupiter, Florida. p. 21: Florida onceanographic coastal center.
- Pina-Amargós F. & González-Sansón G. (2009). Movement patterns of Goliath Grouper *Epinephelus itajara* around southeast Cuba: implications for conservation. *Endangered Species Research* **7**, 243-247.
- Pine W.E., Pollock K.H., Hightower J.E., Kwak T.J. & Rice J.A. (2003). A Review of Tagging Methods for Estimating Fish Population Size and Components of Mortality. *Fisheries* **28**, 10-23.
- Pinkas L., Oliphant M.S. & Iverson I.L.K. (1971). Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters. In *Fish Bulletin 152*, pp. 1-105. California: California department of fish and game.
- Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. (1999). Differential fractionation of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**, 225-231.

- Pipal K., Jessop M., Boughton D. & Adams P. (2010). Using dual-frequency identification sonar (didson) to estimate adult steelhead escapement in the San Lorenzo River, California. *California Fish and Game* **96**, 90-95.
- Pohlmann K., Atema J. & Breithaupt T. (2004). The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish. *J Exp Biol* **207**, 2971-2978.
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* **147**, 813-846.
- Post D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**, 703–718.
- Pujos M. & Froidefond J.-M. (1995). Water masses and suspended matter circulation on the French Guiana continental shelf. *Continental shelf Research* **15**, 1157-1171.
- Randall J.E. (1967). Food habits of reef fishes of West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**, 665-847.
- Randall J.E. (1983). Caribbean reef fishes. Neptune City: T.F.H. Publications.
- Reñones O., Piñeiro C., Mas X. & Goñi R. (2007). Age and growth of the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe 1834) in an exploited population of the western Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* **71**, 346-362.
- Reñones O., Polunin N.V.C. & Goni R. (2002). Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology* **61**, 122-137.
- Richardson P.L., Hufford G.E., Limeburner R. & Brown W.S. (1994). North Brazil Current retroflection eddies. *Journal of Geophysical Research* **99**, 5081-5093.
- Ricker W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada* **Bulletin 191**.
- Rideout R.M. (2011). Methods for the identification of skipped spawning. St John's, NL, Canada: Fisheries and Oceans Canada.
- Rideout R.M., Burton M.P.M. & Rose G.A. (2000). Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *Journal of Fish Biology* **57**, 1429-1440.
- Rideout R.M., Rose G.A. & Burton M.P.M. (2005). Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries* **6**, 50-72.
- Righton D. & Mills C. (2008). Reconstructing the movements of free-ranging demersal fish in the North Sea: a data-matching and simulation method. *Marine Biology* **153**, 507-521.

- Rijnsdorp A.D. & Pastoors M.A. (1995). Modelling the spatial dynamics and fisheries of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) based on tagging data. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **52**, 963-980.
- Roberts C.M. & Ormond R.F.G. (1987). abitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.
- Robertson A.I. & Duke N.C. (1987). Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Biology* **96**, 193-205.
- Rockwell Geyer W., Beardsley R.C., Candela J., Castro B.M., Legeckis R.V., Lentz S.J., Limeburner R., Miranda L.B. & Trowbridge J.H. (1991). The physical oceanography of the Amazon outflow. *Oceanography*, 8-14.
- Rodelli M.R., Gearing J.N., Gearing P.J., Marshall N. & Sasekumar A. (1984). Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia* **61**, 326-333.
- Rose C.S., Stoner A.W. & Matteson K. (2005). Use of high-frequency imaging sonar to observe fish behaviour near baited fishing gears. *Fisheries Research* **76**, 291-304.
- Rosecchi E. & Nouaze Y. (1987). Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trau. Inst. Pêches marit.* **49**, 111-123.
- Ross R.M. (1987). Sex change linked with growth acceleration in a coral-reef fish, *Thalassoma duperrey*. *J. Exp. Zool.* **244**, 455-461.
- Ross R.M., Losey G.S. & Diamond M. (1983). Sex change in a coral-reef-fish: dependence of stimulation and inhibition on relative size. *Science* **221**, 574-575.
- Ross S.W. & Moser M.L. (1995). Life History of Juvenile Gag, *Mycteroperca Microlepis*, in North Carolina Estuaries. *Bulletin of Marine Science* **56**, 222-237.
- Rossiter A., Noakes D.L.G. & Beamish F.W.H. (1995). Validation of age estimation for the lake sturgeon. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 777-781.
- Sadovy Y. & Eklund A.M. (1999). Synopsis of biological data on the Nassau Grouper, *Epinephelus striatus* (Bloch, 1792), and the Jewfish, *E. itajara* (Lichtenstein, 1822). : US Dept of Commerce.
- Sadovy Y., Rosario A. & Román A. (1994). Reproduction in an aggregating grouper, the Red Hind, *Epinephelus guttatus*. *Environmental Biology of Fishes* **41**, 269-286.
- Sadovy Y. & Severin K.P. (1992). Trace elements in biogenic aragonite: Correlation of body growth rate and strontium levels in the otoliths of the White Grunt,

- Haemulon plumieri (pisces: Haemulidae). Bulletin of Marine Science **50**, 237-257.
- Sadovy Y. & Shapiro D.Y. (1987). Criteria for the Diagnosis of Hermaphroditism in Fishes. *Copeia* **1987**, 136-156.
- Saikia S.K. (2012). Proposal of a new and Simple Descriptive Measure of Diet Breadth. *Ecologia* **2**, 85-92.
- Sanchez-Hernandez J., Servia M., J, , Vieira-Lanero R. & Cobo F. (2012). Ontogenetic dietary shifts in a predatory freshwater fish species: The Brown Trout as an example of a dynamic fish species: InTech.
- Schoener T.E. (1974). Resource partinioning in ecological communities. *Science et pêche* **185**, 27-38.
- Schroeder W.C. (1924). Fisheries of Key West and clam industry of southern Florida: Washington government printing office.
- Schvartz T. (2011). Appel à projet Biodiversité marine en Guyane française (Année 2009) Réalisation d'une campagne d'inventaire de la faune benthique (endogée et épigée) et démersale, sur les fonds marins du plateau continental guyanais. p. 102. Montpellier: Creocean.
- Sedberry G. & Loefer J. (2001). Satellite telemetry tracking of swordfish, *Xiphias gladius*, off the eastern United States. *Marine Biology* **139**, 355-360.
- Seitz A.C., Wilson D., Norcross B.L. & Nielsen J.L. (2003). Pop-up Archival Transmitting (PAT) Tags: A Method to Investigate the Migration and Behavior of Pacific Halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Gulf of Alaska. *Alaska Fishery Research Bulletin* **10**, 124-136.
- Shapiro D.Y. (1987). Reproduction in Groupers. In *Tropical snappers and groupers:* biology and fisheries management (Polovina, J. J. & Ralston, S., eds.), pp. 295-327. United States of America: Westview Press, Inc.
- Sheaves M. & Molony B. (2000). Short-circuit in the mangrove food chain. *Marine Ecology Progress Series* **199**, 97-109.
- Shpigel M. & Fishelson L. (1989). Habitat partitioning between species of the genus Cephalopholis (Pisces, Serranidae) across the fringing reef of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Marine Ecology Progress Series* **58**, 17-22.
- Skud B.E. (1977). Drift, Migration, and Intenningling Of Pacific Halibut Stocks. p. 42. Seattle, Washington: International Pacific Halibut Commission.
- Sluka R. & Reichenbach N. (1996). Grouper density and diversity at two sites in the republic of Maldives. *Atoll Research Bulletin* **438**, 1-16.

- Sluka R. & Sullivan K. (1996). The influence of habitat on the size distribution of groupers in the upper Florida Keys. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 177-189.
- Smith C.L. (1959). Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Letters* **44**, 111-119.
- Smith C.L. (1971). A revision of the american groupers: Epinephelus and allied genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **146**, 69-241.
- Smith C.L. (1981). Family Serranidae. In *FAO species Identification sheets for fishery purposes, Eastern Central Atlantic; fishing area 34* (Fischer, W., Bianchi, G. & Scott, W. B., eds.). Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Smith C.L. & Tyler J.C. (1972). Space resource sharing in a coral reef fish community. *Contr. Sci.* **14**, 125-170.
- Smith G.B. (1976). *Ecology and distribution of eastern Gulf of Mexico reef fishes*. St Petersburg, Florida: Florida Marine Research Publication.
- Sparre P. & Venema S.C. (1992). *Introduction to tropical fish stock assessment Part 1 Manual*. Rome: FAO.
- St John J. (1999). Ontogenetic changes in the diet of the coral reef grouper *Plectropomus leopardus* (Serranidae): patterns in taxa, size and habitat of prey. *Marine Ecology Progress Series* **180**.
- Stephenson R.L. (1999). Stock complexity in fisheries management: a perspective of emerging issues related to population sub-units. *Fisheries Research* **43**, 247-249.
- Stramma L. & Schott F. (1999). The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 46, 279-303.
- Stransky C., Guðmundsdóttir S., Sigurðsson Þ., Lemvig S. & Nedreaas K. (2001). Age readings of sebastes marinus otoliths: Bias and precision between readers and otolith preparation methods. In *Scientific Council Meeting*: Northwest Atlantic Fisheries Organization.
- Sweeting C.J., Barry J., Barnes C., Polunin N.V.C. & Jennings S. (2007). Effects of body size and environment on diet-tissue  $\delta^{15}N$  fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**, 1-10.
- Swingle H.S. (1955). A repressive factor controlling reproduction in fishes. In *Eighth Pacific Science Congress* (Association, P. S., ed.), pp. 865-871. Quezon City, Philippines: National Research Council of Philippines.
- Takeda M. & Okutani T. (1983). Crustaceans and Mollusks trawled off Suriname and French Guiana. Tokyo: Japan Marine Fishery Resource Research Center.

- Takemura A., Rahman M.S. & Park Y.J. (2010). External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of Fish Biology* **76**, 7-26.
- Teo S.L.H., Boustany A., Blackwell S., Walli A., Weng K.C. & Block B.A. (2004). Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology Progress Series* **283**, 81-98.
- Teyke T. (1989). Learning and remembering the environment in the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of comparative physiology* **157**, 837-843.
- Thompson R. & Munro J.L. (1978). Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *Journal of Fish Biology* **12**, 115-146.
- Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G. & Slade N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for  $\delta^{13}$ C analysis of diet. *Oecologia* **57**, 32-37.
- Tiffan K.F., Rondorf D.W. & Skalicky J.J. (2004). Imaging Fall Chinook Salmon Redds in the Columbia River with a Dual-Frequency Identification Sonar. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 1421-1426.
- Tokeshi M. (1991). Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. *Freshwater Forum* **1**, 179-183.
- Trippel E.A. & Harvey H.H. (1990). Ovarian atresia and sex ratio imbalance in white sucker, Catostomus commersoni. *Journal of Fish Biology* **36**, 231-239.
- Trumble R.J., McGregor I.R., St-Pierre G., McCaughran D.A. & Hoag S.H. (1990). Sixty years of tagging Pacifi c halibut: a case study. In *American Fisheries Society Symposium*
- Utne-Palm A.C. (2002). Visual feeding of fish in a turbid environment: Physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **35**, 111-128.
- Vander Zanden M.J., Cabana G. & Rasmussen J.B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ( $\delta^{15}$ N) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 1142-1158.
- Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. (2001). Variation in  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**, 2061-2066.
- Vendeville P., Rosé J., Viera a. & Blanchard F. (2008). Durabilité des activités halieutiques et maintien de la biodiversité marine en Guyane. p. 315: Ifremer.

- Victor B.C. (1991). Sttlement strategies and biogeography of reef fishes. In *The ecology* of fishes on coral reefs (Sale, P., ed.), pp. 231-260. New York: Academic Press.
- Vivien M. (1973). Contribution à la connaissance de l'éthologie alimentaire de l'chthyofaune du platier interne des recifs coralliens de Tulear (Madagascar). *Tethys* **5**, 221-308.
- von Campenhausen C., Reiss I. & Weissert R. (1981). Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of comparative physiology* **143**, 369-374.
- Wakefield C.B., Newman S.J., Marriott R.J., Boddington D.K. & Fairclough D.V. (2013). Contrasting life history characteristics of the eightbar grouper *Hyporthodus octofasciatus* (Pisces: Epinephelidae) over a large latitudinal range reveals spawning omission at higher latitudes. *ICES Journal of Marine Science* **70**, 485-497.
- Weidel B.C., Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Vander Zanden M.J. (2011). Rates and components of carbon turnover in fish muscle: insights from bioenergetics models and a whole-lake <sup>13</sup>C addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**, 387-399.
- Weinstein M.P. & Heck K.L., Jr. (1979). Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean coast of Panamá and in the Gulf of Mexico: Composition, structure and community ecology. *Marine Biology* **50**, 97-107.
- Welch D.W. & Eveson J.P. (1999). An assessment of light-based geoposition estimates from archival tags. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**, 1317-1327.
- Werner E.E. & Gilliam J.F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 393-425.
- Werner E.E., Gilliam J.F., Hall D.J. & Mittelbach G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**, 1540-1548.
- West G. & Stevens J. (2001). Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (Tricas, T. & Gruber, S., eds.), pp. 283-298: Springer Netherlands.
- Wilson J.R.R. & Burns K.M. (1996). Potential Survival of Released Groupers Caught Deeper than 40 m based on Shipboard and in-situ Observations, and Tag-Recapture Data. *Bulletin of Marine Science* **58**, 234-247.
- Wilson S.G., Polovina J.J., Stewart B.S. & Meekan M.G. (2006). Movements of Whale Sharks (*Rhincodon typus*) tagged at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Biology* **148**, 1157-1166.

- Wilson S.G., Stewart B.S., Polovina J.J., Meekan M.G., Stevens J.D. & Galuardi B. (2007). Accuracy and precision of archival tag data: a multiple-tagging study conducted on a Whale Shark (*Rhincodon typus*) in the Indian Ocean. *Fisheries Oceanography* **16**, 547-554.
- Wootton R.J. (1990). *Ecology of Teleost Fishes*. London: Chapman and Hall.
- Wyanski D.M., White D.B. & Barans C.A. (2000). Growth, population age structure, and aspects of the reproductive biology of Snowy Grouper, *Epinephelus niveatus*, off North Carolina and South Carolina. *Fishery Bulletin, U.S.* **98**, 199-218.
- Yeh S.-L., Kuo C.-M., Ting Y.-Y. & Chang C.-F. (2003). The effects of exogenous androgens on ovarian development and sex change in female orange-spotted protogynous grouper, *Epinephelus coioides*. *Aquaculture* **218**, 729-739.
- Zinkowski N. (1971). Julia the Jewfish. In Skin Diver, pp. 46-50.
- Zuev G.V., Nigmatullin C.M. & Nikolsky V.N. (1985). *Nektonic oceanic squids (genus Stenoteuthis)*. Moscow: Agropromizdat.

# ANNEXE 2: VALORISATION DES TRAVAUX DE RECHERCHE

#### PLAN DE CONSERVATION

Co-rédaction avec Savouré Soubelet Audrey du MNHN. RAPPORTS D'ÉTUDE RAPPORT INTERMÉDIAIRE N°4 2013 RAPPORT INTERMÉDIAIRE N°3 2012 ESTIMATION DE LA POPULATION DE MÉROUS GÉANTS EPINEPHELUS ITAJARA 2012 RAPPORT INTERMÉDIAIRE N°2 2011 POSE DE MATÉRIEL ACOUSTIQUE À LA RÉSERVE NATURELLE DE L'ÎLE DU GRAND CONNÉTABLE 2011 RAPPORT DE MISSION: ANALYSE DES ÉCHANTILLONS DE MÉROUS GÉANTS 2011 RAPPORT INTERMÉDIAIRE N°1 2010 RAPPORT DE MISSION: MISSION MÉROUS GÉANTS AVEC LES COLLABORATEURS 2010 RAPPORT DE MISSION: REPRODUCTION DES MÉROUS GÉANTS EN FLORIDE 2010

PLAN DE CONSERVATION EN FAVEUR DES ESPÈCES EN DANGER CRITIQUE D'EXTINCTION :

LE MÉROU GÉANT *EPINEPHELUS ITAJARA* (LICHTEINSTEIN, 1822)

### **VULGARISATION SCIENTIFIQUE**

**DOCUMENTAIRES** Objectif mérou (28 min) 2014 2013 Paroles de mérou (52 min) JOURNAUX TÉLÉVISÉS Guyane 1<sup>ère</sup> 2010 ÉMISSION RADIOPHONIQUE RFO Guyane: Paroles de Scientifiques 2010 Information radio 2010 PRÉSENTATIONS ORALES Présentation annuelle de l'étude mérou à la DEAL Bilan de la saison de marquage à l'APPG AAMP : Estimation de la population de mérous géants en Guyane 2013 Gepog : Bio-écologie du mérou géant (Epinephelus itajara) en Guyane française 2011 Ifremer : Bio-écologie du mérou géant (Epinephelus itajara) en Guyane française 2011 JVFC : Bio-écologie du mérou géant (Epinephelus itajara) en Guyane française 2011 ONCFS : Bio-écologie du mérou géant (Epinephelus itajara) en Guyane française 2011

2013

CRPMEM : Bio-écologie du mérou géant ( <i>Epinephelus itajara</i> ) en Guyane française	2011
ONCFS : Bio-écologie du mérou géant (Epinephelus itajara) en Guyane française	2010
APPG : Biologie, écologie et exploitation du mérou géant en Guyane française	2010
CRPMEM : Biologie, écologie et exploitation du mérou géant en Guyane française	2010
Enseignement	
BTS GPN : L'écologie du mérou géant : stratégie d'échantillonnage	2013
Articles de presse	
Beau Comme une Image : carnet sur le mérou géant	2014
France Guyane: le chiffre du jour	2013
Argos Forum n°76 : Bio-écologie des mérous géants en Guyane française	2013
Newsletter Réserve du Grand Connétable : Combien sont-ils ?	2013
Newsletter Réserve du Grand Connétable : les mérous se déplacent ?	2013
Carnet nautique : étude de bio-écologie du mérou géant	2012
Pêche sportive en Guyane : Mérou géant, une gueule d'atmosphère	2012
Pêche sportive en Guyane : Céline Artero, la Belle et la Bête	2012
Une saison en Guyane : Brèves de la mer	2012
Carnet nautique : Bio-écologie & exploitation du mérou géant	2011
France Guyane : A la pêche au record du monde	2011
Une saison en Guyane : Biodiversité marine en Guyane, les pistes d'avenir	2011
Voyage de pêche : Présentation de l'étude sur le mérou géant en Guyane	2010
Blada : Communiqué de presse, lancement de l'étude mérou	2010
Kotidien : Étude sur le mérou géant	2010
GuyaWeb : Mérou : une nouvelle étude sur la biodiversité marine	2010
France Guyane: Le mérou géant sous toutes ses coutures	2010
Maximimi : Une étude sur le mérou géant	2010
Semaine guyanaise : A la pêche scientifique au gros	2010

SITES INTERNET

ONCFS, Ifremer, APPG

### **ABSTRACT**

The critically endangered Goliath Grouper, *Epinephelus itajara*, is found in the turbid and brackish waters of French Guiana, where the species is subject to a coastal fishery. In the eastern part of the French Guiana continental shelf Goliath Grouper populations inhabit all rocky habitats (scree or wall) and exhibit increasing abundance with depth. Stable isotopes analysis showed that as much as 30% of individuals less than 115 cm total length (TL) may derive from the abundant mangrove habitat along the French Guiana coast. Stomach contents analysis reveal an ontogenetic shift in diet. Individuals < 90 cm TL feed on crustaceans then gradually incorporate fishes in their diet. At 140 cm TL they are essentially piscivorous.

The Goliath Grouper population in French Guiana is composed primarily of juveniles: only 8.5% of captured individuals are older than 6 years. These young fish are strongly territorial until 4-5 years old, but then disappear from rocky habitat. The fate of the juveniles is unknown, some may be caught in the fishery, others may move to other habitat or to spawning aggregations. However, no evidence of spawning or gonadal readiness was found in French Guiana. It is possible that environmental conditions (high turbidity and temperature) are not conducive to reproductive activity.

Satellite-tag tracking suggest that Goliath Grouper may migrate down current from French Guiana to Trinidad and Tobago or further. Reasons of this migration are unknown, but could be related to spawning. No movement of Goliath Grouper was found against the current toward Brazil, however there may also be connectivity between Brazilian and French Guiana stocks of Goliath Grouper. Evidence for this comes from a correlation between Brazilian stock declines occurring concurrently with declines in French Guiana stocks in the early 1990s: French Guiana juveniles may be derived from spawns occurring off Brazil.

Calculated total mortality of Goliath Grouper off French Guiana is high (= 0.65) in both fished and protected areas suggesting two possibilities: (1) that illegal fishing is occurring within the protected area, or (2) that emigration rates are high, as older juveniles leave the shallow rocky habitat.

Assuming that the adult population of Goliath Grouper in French Guiana has been reduced due to fishing, protection of spawning-size adults (larger than about 150 cm TL) should be instated for the protection of regional spawning. International agreements, especially between French Guiana and Brazil, hold the greatest promise for the recovery and conservation of Goliath Grouper populations of South America.

## RÉSUMÉ

Le mérou géant, *Epinephelus itajara*, espèce en danger critique d'extinction au niveau mondial, est présent dans les eaux turbides et saumâtres de la Guyane française où l'espèce est exploitée par une pêcherie côtière. Dans la partie est du plateau continental guyanais, les mérous géants se localisent autour de tous les sites rocheux marins où ils se répartissent en fonction de la profondeur et du faciès (éboulis ou tombant). Les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote suggèrent qu'environ 30% des mérous géants < 115 cm présents sur ces sites rocheux, proviendraient des mangroves alentours. Les analyses de contenus stomacaux révèlent un changement ontogénétique du régime alimentaire. Les petits individus (< 90 cm) s'alimentent principalement de Crustacés puis intègrent progressivement les poissons à leur alimentation jusqu'à devenir essentiellement piscivores au-delà de 140 cm.

La population de Guyane est principalement composée d'individus juvéniles : seulement 8,5% des individus capturés en Guyane a plus de 6 ans. Ces jeunes mérous sont très territoriaux durant les 4 – 5 premières années de leur vie puis ne sont plus retrouvés sur les sites rocheux. Le devenir de ces juvéniles est incertain, soit ils sont pêchés, soit ils migrent vers d'autres sites ou vers les agrégations de reproduction. Cependant, les mérous géants ne semblent pas se reproduire en Guyane. Il est possible que les conditions environnementales (forte turbidité et température) ne favorisent pas le développement gonadique, ce qui engendrerait une omission totale de reproduction.

Le suivi par tags satellite suggère que les mérous géants migrent dans le sens des courants marins vers Trinidad et Tobago, potentiellement pour la reproduction. Aucun mouvement vers le Brésil n'a été mis en évidence bien que les stocks de mérous géants du Brésil et de Guyane semblent liés. En effet, ces deux stocks évoluent conjointement avec un déclin des populations au début des années 90. Le maintien de la population de mérou géant en Guyane se ferait grâce à l'apport de larves des sites d'agrégation du Brésil par le courant marin.

La mortalité totale des mérous géants (0,65) est aussi élevée au sein de la réserve marine ainsi que sur les sites de pêche. Cela suggère que l'interdiction de pêche à la réserve n'est pas respectée et que les grands individus quittent la réserve pour des sites plus spacieux.

En supposant que la population de mérous géants adultes a été réduite à cause de la pêche, une protection régionale des individus > 150 cm doit être instaurée afin de régénérer le stock d'individus matures. Il semble nécessaire de développer une politique de gestion internationale de l'espèce, surtout entre la Guyane et le Brésil, afin de conserver les populations de mérous géants d'Amérique du Sud.