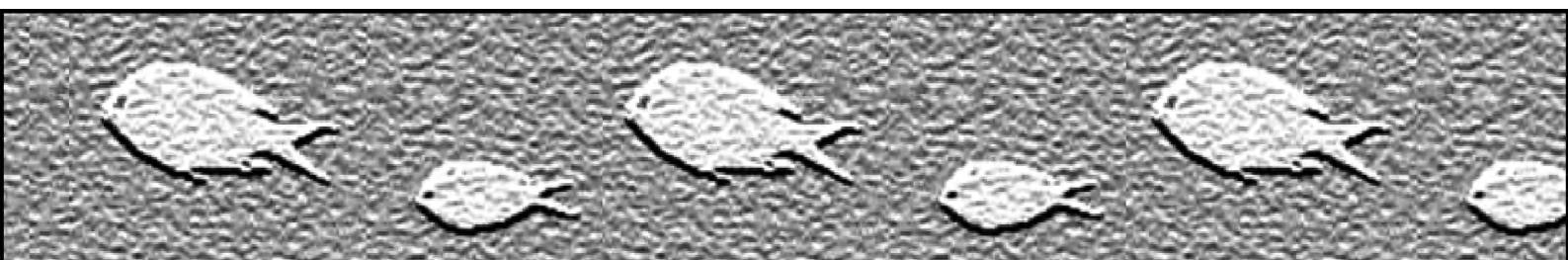


# Etude de la diversité trophique des poissons demoiselles (Perciformes, Pomacentridae) par l'examen des variations du squelette céphalique à partir de leur vie récifale

## I – Texte



Bruno Frédéric

Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en  
Sciences  
Année académique 2008-2009

---

Je remercie Messieurs les Professeurs et Docteurs **D. Adriaens**, **P. Alibert**, **D. Lecchini**, , **E. Parmentier**, **C. Michel**, **J.-M. Bouquegneau** et **P. Vandewalle** d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

---

Tout d'abord, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur **Pierre Vandewalle** pour m'avoir accueilli dans son service. C'est également au titre de géniteur de ce sujet de thèse de doctorat que je tiens à le remercier. Sa confiance et son soutien ont contribué sans aucun doute à me donner du courage tout au long de ce travail de 6 années. Son aide au cours de la rédaction a été précieuse. Merci enfin de m'avoir ouvert les portes des récifs coralliens ; ces expériences furent magnifiques.

*Well,... je tiens également à remercier le Dr. **Eric Parmentier** de m'avoir aidé tout au long de mon parcours. Merci pour tous tes conseils bienveillants et en particulier pour m'avoir inculqué ton esprit critique. Cheers.*

Un immense merci à **Monsieur Chardon** de m'avoir aidé et guidé dans ma rédaction, pour nos nombreuses discussions et débats à propos de la morphométrie géométrique...

Merci au Dr. **David Lecchini** pour les enrichissantes collaborations scientifiques, pour son aide logistique durant la mission de Rangiroa et son hilarante expression de mécontentement « oooooh put... » dont lui seul a la vocalisation adaptée. Un énorme merci... *une fois...* à **Christophe Brié** et à sa petite famille sans qui ma mission sur l'atoll de Rangiroa n'aurait pas été un pareil souvenir.

Een groot woord van dank gaat uit naar Prof. **Dominique Adriaens** wie leered me de basis van geometrische morfometrie vijf jaar geleden.

I am also pleased to thank the Dr. **Dave H. Sheets** (Buffalo) for his help in the study of ontogenetic allometries and for all his explanations, comments and suggestions about geometric morphometric methods. Many thanks to Dr. **Andrea Cardini** (Modena) and Dr. **Markus Bastir** (Madrid) for their help in geometric morphometrics.

Je poursuis avec les isotopes. Merci au Dr. **Gilles Lepoint** pour tous ses conseils, son aide précieuse dans les analyses, sa gentillesse et son positivisme à toute épreuve.

Merci à mon deuxième chef, le Professeur **Jean-Pierre Thomé**, pour sa compréhension, sa confiance et tous ses coups de pouce octroyés durant ces 6 années d'assistanat au Département.

Un énorme merci à mes compères du laboratoire de morphologie fonctionnelle et évolutionne pour tes moments de bonheurs et de rigolades ; **Orphal**, rebaptisé Mademoiselle Lorphal par un hôtelier malgache et connu comme étant l'homme qui capture des poissons clowns plus vite que son ombre (*je vous donne 15 min, pas plus... si peu de temps ??...c'est a-bu-sé !*) ; **Grégory**, mon compagnon polyglotte (français, wallon, néerlandais, anglais, allemand, arabe et russe) de bureau,

---

accessoirement bibliothécaire et expert automobile à ses heures perdues ; **Quentin**, le plus gentil de tous, avec qui nous faisons front à tous ceux qui font mumuse avec les sons ; et **Nicolas**, la momoutte tueuse hollywoodienne (*vivement le Transporteur 4 !!*). Enfin j'associerai à cette liste mon **Padawan** et mon regretté **Michael Skull**.

Je n'oublie évidemment pas de saluer tous les autres membres de notre labo : **Karine, Corby, Philippe, Nicole, Caroline, Julie, Damien, Loïc, Coralie et Laetitia**.

J'en profite également pour saluer notre secrétaire extra, **Marielle** et tous les membres du laboratoire d'écologie : **Célia, Murielle, Mathieu, Ophélie, Stéphane, Stéphanie, Sophie, Delphine, Arnaud et Mélanie**.

Les échantillonnages à Madagascar et en Polynésie française n'auraient jamais pu être réalisés sans l'aide précieuse de **Jean-Marc Ouin** (Aqualab – Belaza), **Yannick Chancerelle** et **Pascal Ung** (CRIODE).

Je voudrais aussi remercier infiniment tous mes proches ; mes **beaux-parents** grâce auxquels je peux m'évader régulièrement en Italie ; particulièrement **mon frère** et ses supers mots d'encouragements qui se résument assez facilement : « tu bosses toujours à 22h ? T'es un fou toi ! » ou bien « tu es toujours au labo à 19h ? T'es un fou toi ! » ou encore « travailler autant d'heures, t'es un fou toi ! » ; ma **maman** et mon **père** pour m'avoir toujours soutenu dans chacune de mes idées folles et mes entreprises.

Enfin, je terminerai par dire merci à **Maria** d'être à mes côté depuis 10 ans, d'accepter mes nombreux défauts et de m'avoir aidé à concrétiser tout ce dont je rêve. Bizz de B...

---

## TABLE DES MATIÈRES

### CHAPITRE 1 – INTRODUCTION GÉNÉRALE

<b>1.1. CONTEXTE ET OBJECTIFS .....</b>	<b>1</b>
Hypothèse et buts du travail.....	3
Organisation du manuscrit.....	4
<b>1.2. LES POMACENTRIDAE .....</b>	<b>5</b>
1.2.1. Situation taxonomique des Pomacentridae au sein des poissons.....	5
1.2.2. Définition morphologique des Pomacentridae.....	6
1.2.3. Taxonomie et phylogénie .....	6
1.2.4. Diversité écologique .....	7
a) Diversité éthologique et socio-écologique.....	7
b) Diversité des habitats.....	9
<b>1.3. CYCLE BIOLOGIQUE DES POISSONS CORALLIENS.....</b>	<b>10</b>
1.3.1. Correspondance reproduction/œuf .....	10
1.3.2. Correspondance dispersion océanique/larve .....	11
a) Définition du stade larvaire chez les poissons coralliens .....	11
b) Durée de la vie larvaire .....	11
c) Adaptations morphologiques des larves à la vie pélagique .....	12
d) Orientation et capacités natatoires des larves.....	12
e) Régime alimentaire des larves en milieu pélagique.....	13
1.3.3. Correspondance colonisation/larve compétente .....	14
1.3.4. Correspondance installation/juvénile.....	15
1.3.5. Correspondance recrutement/adulte.....	16
<b>1.4. HÉTÉROCHRONIE, ALLOMÉTRIE ET DISPARITÉ .....</b>	<b>17</b>
1.4.1. L'hétérochronie.....	17
1.4.2. L'allométrie .....	20
1.4.3. La disparité et la variation.....	20
<b>1.5. JUSTIFICATION DU CHOIX DES POMACENTRIDAE PARMI LES AUTRES FAMILLES DES POISSONS DES RÉCIFS CORALLIENS .....</b>	<b>21</b>
<b>1.6. LA MORPHOMÉTRIE.....</b>	<b>22</b>
1.6.1. La morphométrie traditionnelle .....	23
1.6.2. La morphométrie géométrique .....	24
1.6.3. Utilisation de la morphométrie géométrique dans le cadre de cette thèse.....	25
<b>1.7. BREF RAPPEL DE LA CONSTITUTION DU CRÂNE DE TÉLÉOSTÉENS .....</b>	<b>26</b>

### CHAPITRE 2 – MATÉRIELS & MÉTHODES

<b>2.1. MATÉRIEL BILOGIQUE .....</b>	<b>28</b>
2.1.1. Missions scientifiques .....	28
2.1.2. Poissons de musées .....	28
<b>2.2. MÉTHODES .....</b>	<b>29</b>
2.2.1. Capture des larves .....	29
2.2.2. Capture des individus juvéniles et adultes .....	30
2.2.3. Conservation du matériel biologique.....	30
2.2.4. Morphométrie géométrique.....	30
2.2.5. Microscopie électronique à balayage .....	32
2.2.6. Règle de nomenclature et abréviations.....	32

---

## CHAPITRE 3 – DIVERSITÉ DES NICHES TROPHIQUES CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

<b>3.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>34</b>
<b>3.2. MATERIALS AND METHODS .....</b>	<b>35</b>
3.2.1. Stomach content analysis .....	36
3.2.2. Stable isotopes analysis .....	36
3.2.3. Statistical analysis .....	37
<b>3.3. RESULTS .....</b>	<b>37</b>
3.3.1. Stomach content analysis .....	37
3.3.2. Stable isotope analysis.....	38
<b>3.4. Discussion .....</b>	<b>39</b>

## CHAPITRE 4 – VARIABILITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE INTRA- ET INTERPOPULATIONNELLE CHEZ UNE DEMOISELLE VIVANT EN GROUPES SOCIAUX : *DASCYLLUS ARUANUS*

<b>4.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>42</b>
<b>4.2. MATERIALS AND METHODS .....</b>	<b>43</b>
4.2.1. Field sampling .....	43
4.2.2. Stomach content analysis .....	44
4.2.3. Stable isotope analysis.....	45
4.2.4. Estimate of body condition.....	46
<b>4.3. RESULTS .....</b>	<b>46</b>
4.3.1. Stomach content analysis .....	46
4.3.2. Stable isotope analysis.....	48
4.3.3. Individual body condition .....	48
<b>4.4. DISCUSSION .....</b>	<b>49</b>
4.4.1. Intra-group variations .....	49
4.4.2. Inter-group variations .....	50
4.4.3. Variations between and within coral reef ecosystems.....	52
<b>4.5. CONCLUSIONS.....</b>	<b>52</b>

## CHAPITRE 5 – DIVERSITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

<b>5.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>53</b>
<b>5.2. VARIABILITÉ DE LA FORME DE QUATRE STRUCTURES CÉPHALIQUES IMPLIQUÉES DANS LA PRISE DE NOURRITURE CHEZ QUATORZE ESPÈCES DE POMACENTRIDAE ADULTES .....</b>	<b>54</b>
5.2.1. Matériels et méthodes.....	54
5.2.2. Résultats .....	57
5.2.2.1. Variation du squelette céphalique.....	57
a) Taille des structures squelettiques .....	57
b) Forme des structures squelettiques .....	58
5.2.2.2. Intégration morphologique du crâne.....	62
<b>5.3. DIVERSITÉ DE LA DENTITION BUCCALE CHEZ VINGT ESPÈCES DE POMACENTRIDAE ADULTES .....</b>	<b>64</b>
5.3.1. Matériels et méthodes.....	64
5.3.2. Résultats .....	64
<b>5.4. DISCUSSION .....</b>	<b>66</b>
5.4.1. Aspects fonctionnelles .....	66
5.4.2. Evolution et aspects phylogénétiques .....	70
5.4.3. Intégration des structures squelettiques dans l'évolution des Pomacentridae .....	72
<b>5.5. CONCLUSIONS.....</b>	<b>74</b>

---

## CHAPITRE 6 – VARIATION DE LA DISPARITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE AU COURS DE L’ONTOGÉNIE CHEZ LES POMACENTRIDAE

<b>6.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>75</b>
<b>6.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....</b>	<b>76</b>
6.2.1. Comparaisons des modèles ontogénétiques .....	77
a) Estimation et comparaison des formes au stade larvaire (colonisation du récif) .....	78
b) Estimation et comparaison des patrons allométriques .....	79
c) Estimation et comparaison des changements de forme.....	79
d) Estimation et comparaison des longueurs de trajectoires ontogénétiques .....	80
6.2.2. Mesure des disparités.....	81
a) Mesure du niveau de disparité des formes.....	81
b) Analyse des patrons de disparité de formes .....	81
c) Mesure du niveau de disparité fonctionnelle .....	82
<b>6.3. RÉSULTATS.....</b>	<b>82</b>
6.3.1. Comparaisons des modèles ontogénétiques .....	82
a) Formes des larves à la colonisation du récif.....	83
b) Patrons allométriques .....	83
c) Vitesses de changement de forme .....	85
d) Longueurs des trajectoires ontogénétiques.....	86
6.3.2. Disparité des formes squelettiques .....	87
a) Variation du niveau de disparité au cours de l’ontogénie .....	87
b) Variation du patron de disparité au cours de l’ontogénie .....	87
c) Disparité des propriétés biomécaniques de la mandibule .....	89
<b>6.4. DISCUSSION .....</b>	<b>90</b>
<b>6.5. CONCLUSIONS.....</b>	<b>95</b>

## CHAPITRE 7 – VARIATION DES ALLOMÉTRIES DE CROISSANCE PRODUISANT DES ESPÈCES GÉANTES : EXEMPLE DU GENRE *DASCYLLUS*

<b>7.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>96</b>
<b>7.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....</b>	<b>98</b>
a) Partage des mêmes trajectoires ontogénétiques.....	99
b) Variabilité interspécifique des formes à différents stades de l’ontogénie.....	99
c) Comparaison des dynamiques de changement de forme .....	100
d) Comparaison des longueurs de trajectoires ontogénétiques.....	100
<b>7.3. RÉSULTATS.....</b>	<b>100</b>
a) Comparaison des trajectoires ontogénétiques .....	100
b) Variabilité interspécifique des formes à différents stades de l’ontogénie.....	103
c) Comparaison des dynamiques de changements de forme .....	104
d) Comparaison des longueurs de trajectoires ontogénétiques.....	104
<b>7.4. DISCUSSION .....</b>	<b>104</b>
<b>7.5. CONCLUSIONS.....</b>	<b>107</b>

## CHAPITRE 8 – DIVERSIFICATION TROPHIQUE ET MORPHOLOGIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE

<b>8.1. EVOLUTION DE LA DIVERSITÉ TROPHIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE AU COURS DE LEUR ONTOGÉNIE .....</b>	<b>109</b>
<b>8.2. A PROPOS DE LA RADIATION DES POMACENTRIDAE DANS LES RÉCIFS MADRÉPORIQUES PAR RAPPORT À CELLE D’AUTRES FAMILLES DE POISSONS PERCIFORMES .....</b>	<b>113</b>

---

<b>8.3. CONSIDÉRATIONS SUR L'UTILISATION ET LES LIMITES DE LA MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE .....</b>	<b>117</b>
<b>8.4. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....</b>	<b>120</b>
Perspectives.....	121

BIBLIOGRAPHIE

LISTE DES PUBLICATIONS

GLOSSAIRE DE MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE ET DES STATISTIQUES

LISTE DES PROGRAMMES DE MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE

---

# **CHAPITRE 1**

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

---

## 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1.1. CONTEXTE ET OBJECTIFS

La présente dissertation de doctorat traite et cherche à mettre en relation la diversité trophique et la diversité du squelette céphalique chez les poissons demoiselles (Pomacentridae). Lors d'une plongée sous-marine ou durant la pratique du snorkeling dans les eaux turquoises d'un récif corallien, il y a environ 9 chances sur 10 que le premier poisson que vous observiez soit un Pomacentridae. Cette famille est l'une des plus visibles, des plus abondantes en terme de nombre d'espèces (350 environ) et des plus diversifiées dans cet écosystème. Ces poissons sont caractérisés par la grande diversité de leur patron de coloration, de leurs habitats et de leurs comportements socio-écologiques (voir paragraphe 1.2.1).

Au cours de son étude taxonomique des Pomacentridae, Allen (1991) a rassemblé des connaissances sur leurs régimes alimentaires. Il reconnaît trois « guildes trophiques<sup>1</sup> » : les planctonophages, les herbivores et les omnivores. Parallèlement à des études écologiques plus générales, quelques travaux ont décrit le régime alimentaire de quelques espèces de demoiselles. Par exemple, Ceccarelli *et al.* (2005), Jones *et al.* (2006), Ceccarelli (2007) ont étudié l'impact du comportement alimentaire de demoiselles omnivores territoriales sur les communautés benthiques. L'attention fut également portée sur le comportement particulier d'espèces herbivores qui « cultivent » très sélectivement certaines algues (*Polysiphonia* sp) sur leur territoire (Hata & Kato 2002, 2004, 2006, Gobler *et al.* 2006). Chez plusieurs demoiselles planctonophages, l'influence de divers facteurs sur le régime alimentaire a été testé comme l'influence du rang social (Coates 1980), la taille du groupe (Kent *et al.* 2006), la dynamique du zooplancton (Noda *et al.* 1992) et la vitesse du courant (Mann & Sancho 2007). Cependant il n'existe que deux études détaillées de la diversité des régimes alimentaires rencontrée dans l'ensemble de la famille : Emery (1973) et Kuo & Shao (1991) ont étudié respectivement l'écologie trophique de 14 espèces aux Florida Keys (Floride, USA) et 40 espèces à Taiwan.

Les études morphologiques des Pomacentridae sont rares. Parmi les seules études éco-morphologique, citons la comparaison de diverses pièces osseuses (pièces buccales, suspensoria, opercules, cleithra, corbeille branchiale) chez 14 espèces par Emery (1973) et la comparaison des pièces buccales et des suspensoria de 4 espèces par Gluckmann & Vandewalle (1998). Ces études

---

<sup>1</sup> Un guilde (trophique) est un ensemble d'espèces appartenant à un groupe taxonomique ou fonctionnel qui exploitent une ressource (alimentaire) commune d'une manière similaire (Smith & Smith 2009).

reposent uniquement sur des comparaisons qualitatives entre individus adultes. Très récemment, Cooper & Westneat (2009) ont interprété des différences dans la forme de la tête de 28 espèces (appartenant à autant de genres) comme morpho-fonctionnelles, liées à un régime soit de planctonophages soit de brouteurs d’algues.

Les Pomacentridae, comme la plupart des poissons de récifs coralliens, présentent un cycle de vie complexe avec une phase larvaire océanique et pélagique suivie d'une phase récifale relativement sédentaire pour les juvéniles et les adultes (Leis & McCormick 2002) (voir paragraphe 1.2.3.). D'un point de vue écologique, le stade larvaire se termine à la fin de la période pélagique lors de la colonisation du récif. Dans le milieu pélagique, qui apparaît très homogène, les larves sont zooplanctonophages quelle que soit l'espèce (voir paragraphe 1.2.3.) alors que le récif offre aux adultes une diversité de ressources (habitats et nourritures) importante et leur permet donc une diversité trophique plus grande. Durant ce changement de milieu au cours de leur ontogénie, des changements comportementaux, physiologiques et morphologiques sont attendus car les poissons doivent être adaptés à chaque environnement (Werner 1988). Les études des variations morphologiques durant l'ontogénie sont extrêmement abondantes chez les poissons (ex : Zelditch *et al.* 2000, Loy *et al.* 2001, Rincon *et al.* 2007, Wyckmans *et al.* 2007, Russo *et al.* 2009) et chez de nombreux autres groupes zoologiques (ex : Monteiro *et al.* 1997, Weston 2003, Vincent *et al.* 2004, Cardini & Thorington 2006, Bever 2008). Mais, étonnamment, elles sont assez peu nombreuses chez les poissons habitant les récifs coralliens en général (ex : Wainwright & Richard 1995, Lukoschek & McCormick 2001, Chen 2002, Fulton & Bellwood 2002) et totalement inexistantes chez les Pomacentridae. Pourtant, le cycle de vie de la majorité de ces poissons offre un excellent exemple de travail pour étudier les variations allométriques et/ou hétérochroniques (voir paragraphe 1.2.4) sous-jacentes à la diversification des espèces lors de leur installation sur le récif.

La disparité est le degré de différentiation morphologique parmi les taxons d'un groupe systématique (ex : les espèces ou les genres au sein d'une famille) (Ciampaglio *et al.* 2001, McNamara & McKinney 2005). Les travaux traitant de l'évolution de la disparité au cours de l'ontogénie font cependant fortement défaut dans les travaux de zoologie. Seules quelques études ont été réalisées. Chez 9 espèces de piranhas, Zelditch *et al.* (2003) ont montré que la disparité décroît au cours de l'ontogénie. Eble (2003) a tiré des conclusions identiques chez des oursins. Inversement, Gerber *et al.* (2007) ont montré qu'au niveau de la famille, la disparité adulte est significativement plus grande que la disparité juvénile chez les ammonites du Jurassique. Les résultats de ces études morphométriques (voir paragraphe 1.2.5) divergent et donc, des analyses du même type (d'un point de vue conceptuel et méthodologique) chez d'autres groupes zoologiques semblent nécessaires pour comprendre ces phénomènes. Cette problématique n'a encore jamais été

abordée chez les poissons de récifs coralliens. Grâce à leur cycle de vie, leur diversité spécifique et trophique, les Pomacentridae forment un excellent taxon zoologique pour aborder la question.

## Hypothèse et buts du travail

La principale hypothèse à la base de ce travail est que les larves de Pomacentridae, toutes zooplanctonophages, présenteraient une morphologie céphalique plus similaires entre elles que celle des adultes qui ont des régimes alimentaires variés. A cette fin, je définirai tout d'abord la diversité des Pomacentridae adultes du point de vue de leur niche trophique, notamment au travers de l'exemple d'une communauté de demoiselles de Madagascar. Deuxièmement, une étude écomorphologique sera réalisée afin, d'une part, de caractériser la diversité du squelette céphalique (dents, forme des unités squelettiques fonctionnelles telles que le neurocrâne, la joue, l'opercule et les mâchoires buccales) présente chez différentes espèces d'adultes et, d'autre part, de chercher une éventuelle adéquation entre la diversité des régimes alimentaires et la diversité du squelette céphalique. Troisièmement, la disparité morphologique (ou de forme) observée lors de la colonisation et au stade adulte sera quantifiée et comparée. Finalement, la comparaison des modèles ontogénétiques de changement de forme chez plusieurs espèces permettra de mettre en évidence les éventuels changements évolutifs dans les processus développementaux modifiant la disparité morphologique chez les Pomacentridae.

Deux aspects supplémentaires de l'écologie trophique et de l'évolution des Pomacentridae seront également illustrés. Ainsi, la variabilité potentielle du régime alimentaire d'une espèce au sein d'une même localité sera recherchée et analysée. Ensuite, les modèles ontogénétiques de changements de forme seront comparés chez des espèces appartenant au même genre mais se différenciant par de grande différence de taille (phénomène de gigantisme).

## Organisation du manuscrit

Plusieurs généralités concernant la biologie des Pomacentridae, le cycle de vie des poissons de récif, l'hétérochronie, l'allométrie ou la disparité sont définies dans le relevé bibliographique constituant la suite de ce **chapitre 1**. Le **chapitre 2** présente un tronc commun d'acquisition du matériel biologique et des méthodes employées lors de ce travail. Ensuite, l'étude des différents aspects du but du travail est organisée en cinq chapitres, chacun comportant une brève introduction, un « matériels et méthodes » spécifique, les résultats et une discussion :

- **Chapitre 3** : Description du régime alimentaire chez 13 espèces de poissons demoiselles de la région de Tuléar (Madagascar), incluant un inventaire des diverses niches trophiques occupées par les Pomacentridae.
- **Chapitre 4** : Etude de la variabilité du régime alimentaire chez *Dascyllus aruanus*, une espèce très sédentaire et vivant en groupe parmi des coraux branchus.
- **Chapitre 5** : Etude écomorphologique du squelette céphalique chez les adultes de plusieurs espèces en se focalisant sur la diversité des dents buccales et la variabilité de forme de certaines unités squelettiques céphaliques.
- **Chapitre 6** : Comparaison de la disparité morphologique présente chez les larves et les adultes suivie d'une étude détaillée des patrons allométriques chez 8 espèces de Pomacentridae au moyen de la morphométrie géométrique. Comparaison des caractéristiques des trajectoires ontogénétiques de changement de forme (longueur et direction des trajectoires, cinétique des changements de forme) et discussion de l'aspect fonctionnel des ces variations morphologiques au cours de la croissance.
- **Chapitre 7** : Examen d'un phénomène particulier de diversification, le gigantisme : cas des espèces du genre *Dascyllus*. Comparaison des patrons allométriques entre des espèces de petite taille (*D. aruanus*, *D. carneus*, *D. reticulatus*) et des espèces géantes (*D. trimaculatus*, *D. flavicaudus*).

L'ensemble du travail sera clôturé par le **chapitre 8** établissant une synthèse des résultats et apportant une réflexion sur la diversité et l'évolution des Pomacentridae. Ce chapitre sera parachevé par les conclusions générales et des perspectives.

De nombreux résultats seront obtenus grâce à des méthodes de morphométrie géométrique (voir paragraphe 1.5.2). Afin d'aider le lecteur dans sa compréhension de ces méthodes d'analyses de formes, un **glossaire** et une **liste des abréviations** ont été adjoints à la fin du manuscrit.

## 1.2. LES POMACENTRIDAE

La famille des Pomacentridae regroupe plus de 350 espèces. Connue sous le nom de demoiselles, ils vivent, pour la plupart, dans les eaux marines tropicales et sub-tropicales (Allen 1991, Nelson 2006). Elles se rencontrent principalement sur les côtes indo-pacifiques et ouest-atlantiques, dans le Golfe du Mexique, dans la mer des Caraïbes et en Mer Rouge. Un petit nombre d'espèces vit également sur les côtes ouest africaines, à l'Île de l'Ascension et l'archipel du Cap Vert (Allen 1991). Seules quelques espèces sont présentes dans des mers tempérées (ex : *Chromis chromis* en Méditerranée ; *Hypsypops rubicundus* le long des côtes californiennes). Les plus grandes espèces de demoiselles (> 20 cm de longueur standard, SL) appartiennent aux genres *Hypsypops*, *Microspathodon* et *Parma*, et habitent les mers tempérées. Mais la grande majorité des espèces sont de petite taille (5 à 15 cm, SL) et vivent dans les écosystèmes coralliens. En nombre d'espèces, les Pomacentridae représentent la troisième famille la plus importante au sein des récifs de corail après les Gobiidae (> 1.500 espèces) et les Labridae (> 450 espèces) (Wainwright & Bellwood 2002). À une échelle locale, les demoiselles sont souvent les poissons les plus abondants sur un récif corallien<sup>2</sup> (Allen 1991).

### 1.2.1. Situation taxonomique des Pomacentridae au sein des poissons

Super-classe : Gnathostomata

Classe : Actinopterygii

Sous-classe : Neopterygii

Division : Teleostei

Sous-division : Euteleostei

Super-ordre : Acanthopterygii

Ordre : Perciformes

Sous-ordre : Labroidei

Les Labroidei regroupent six familles : les Cichlidae, les Embiotocidae, les Pomacentridae, les Labridae, les Odacidae et les Scaridae. Le taxon des Labroidei comprend les Acanthoptérygiens

---

<sup>2</sup> « récif corallien » fait référence aux bioconstructions marines de grandes tailles, œuvres essentiellement des Cnidaires Anthozoaires Hexacoralliaires formant l'ordre des Madréporaires. D'autres organismes à structures calcifiées participent également à la construction du récif tels que les algues encroûtantes (Corallinaceae). C'est également le cas pour les coquilles ou les tests de mollusques, des foraminifères et des échinodermes. Tout au long du manuscrit, « récif corallien » et « récif madréporique » seront utilisés comme synonyme.

Perciformes possédant des mâchoires pharyngiennes inférieures soudées en une seule pièce et présentant une articulation (diarthrose) entre les mâchoires pharyngiennes supérieures et le neurocrâne, au niveau du paraspheoïde (Kaufman & Liem 1982). Il est généralement admis que cet appareil pharyngien (« pharyngeal jaw apparatus » ou PJA) spécialisé est en partie responsable du succès évolutif de ces familles.

Récemment, Mabuchi *et al.* (2007) ont démontré que les Labroidei ne constituaient pas un groupe monophylétique. Des données phylogénétiques moléculaires indiquent que le PJA serait apparu au moins deux fois au cours de l'évolution des Perciformes, une fois chez les Labridae (y compris Scaridae et Odacidae) et une fois chez l'ancêtre commun aux Cichlidae, Embiotocidae et Pomacentridae.

### **1.2.2. Définition morphologique des Pomacentridae**

La définition morphologique des Pomacentridae présentée ci-après se base sur les ouvrages d'Allen (1991) et de Nelson (2006). Les Pomacentridae sont des poissons dont le corps est habituellement haut et comprimé latéralement, de forme allongée à orbiculaire. Ils présentent une bouche assez petite et possèdent une unique nageoire dorsale continue et une nageoire anale avec 2 épines (très rarement 3). Leur ligne latérale est incomplète (c-à-d qu'elle n'est pas en relation avec les canaux sensoriels céphaliques) et interrompue le long de son parcours. Leur taille varie de 2 à 35 cm de longueur standard (SL).

### **1.2.3. Taxonomie et phylogénie**

A l'heure actuelle, les espèces de demoiselles sont réparties dans 28 genres (Allen 1991, Allen 1999, Nelson 2006) regroupés dans 4 sous-familles : les Amphiprioninae, les Chrominae, les Lepidoziginæ (une seule espèce : *Lepidozygus tapeinosoma*) et les Pomacentrinae (Tableau 1.1A) (Allen 1991). Cette classification taxonomique se base exclusivement sur des caractères morphologiques (caractères méristiques, type de dentition, particularités ostéologiques) et éthologiques.

Fitzpatrick (1992) a effectué la seule analyse phylogénétique explicite des Pomacentridae en utilisant la morphologie et a trouvé des caractères supportant la monophylie de la famille. Mais les relations entre les taxa de niveau inférieur (sous-familles et genres) n'ont pas pu être définies selon cette méthode cladistique. Les analyses phylogénétiques moléculaires se sont succédées durant ces dernières années. Certaines se sont focalisées sur les relations intra-génériques (*Dascyllus* : Bernardi

& Crane 1999, McCafferty *et al.* 2002 ; *Amphiprion* : Elliott *et al.* 1999, Santini & Polacco 2006 ; *Abudefduf* : Bermingham *et al.* 1997) et quatre autres ont investigué les relations plus larges au sein de la famille (Tang 2001, Jang-Liaw *et al.* 2002, Tang *et al.* 2004, Quenouille *et al.* 2004, Koh *et al.* 2006). Très récemment, Cooper *et al.* (2009) ont été les premiers à présenter une étude de phylogénie moléculaire regroupant plus de 100 espèces représentant tous les genres. Sur base de leurs analyses, ils ont suggéré une nouvelle classification où cinq sous-familles seraient distinguées : les Stegastinae, les Chrominae, les Lepidoziginae, les Abudefdufinae et les Pomacentrinae (Tableau 1.1B).

Les hypothèses phylogénétiques actuelles sont résumées par la figure 1.2. Les analyses moléculaires supportent la monophylie du groupe des *Amphiprion* ; lequel pourrait être amené au rang de tribu *Amphiprionini* (Cooper *et al.* 2009). La monophylie de six genres reçoit un support statistique significatif : *Abudefduf*, *Amblyglyphidodon*, *Dascyllus*, *Neoglyphidodon*, *Neopomacentrus* et *Pomacentrus*. Par contre, le caractère monophylétique est rejeté pour les genres *Chromis* et *Chrysiptera*. Dans le cas des *Chromis*, les analyses soutiennent fortement leur division en deux groupes, I et II, où *Chromis* II présente une affinité plus importante avec les *Dascyllus* que le groupe I. Selon Cooper *et al.* (2009), le genre *Azurina* serait un synonyme du genre *Chromis*.

Enfin, les seize genres de la sous-famille des Pomacentrinae (Tableau 1.1B) sont endémiques de la région Indo-Ouest Pacifique (Cooper *et al.* 2009).

#### 1.2.4. Diversité écologique

##### a) Diversité éthologique et socio-écologique

Les Pomacentridae possèdent les structures sociales les plus diversifiées parmi les familles des poissons de récif de corail (Fig. 1.3). La classification présentée ci-après repose essentiellement sur le travail de synthèse réalisé par Fishelson (1998). Les espèces listées à titre d'exemples sont celles citées directement par l'auteur ou proviennent de l'ouvrage d'Allen (1991).

Les espèces de demoiselles peuvent être aisément regroupées en deux grands groupes : les solitaires et les grégaires.

La grande majorité des espèces solitaires sont territoriales et défendent leur habitat (ex : une anfractuosité dans le récif, une surface de coraux morts,...) envers leurs conspécifiques et tout autre intrus. Les espèces solitaires sont de deux types : celles vivant dans un habitat très précis (*monodomus*) et celles utilisant des habitats plus divers (*polydomus*). *Plectroglyphidodon lacrymatus* et la plupart des *Stegastes* « cultivateurs » d'algues filamenteuses sont typiquement des espèces solitaires « *monodomus* », extrêmement territoriales. Le meilleur exemple des espèces solitaires

« polydomus » est certainement *Neoglyphidodon melas* où les individus adultes et juvéniles sont rencontrés seul parmi les colonies d’alcyonaires ou dans des interstices rocheux.

De façon similaire, les espèces grégaires sont liées soit à des niches très spécialisées (*monodomus*) soit à plusieurs habitats (*polydomus*). Parmi les espèces grégaires « monodomus », les poissons clowns du genre *Amphiprion* sont probablement l’exemple le plus connu à cause de leur relation symbiotique avec les grandes anémones de mer. Certains de ces poissons clowns sont monogames alors que les autres espèces grégaires sont polygames. Toutes les petites espèces du genre *Dascyllus* ainsi que *Pomacentrus amboinensis* forment des structures sociales permanentes de type harem parmi les colonies de coraux branchus (*Acropora*, *Pocillopora*). La polygynie est leur mode de reproduction. Les bancs de nombreux *Chromis*, associés à des habitats précis (ex : diverses colonies de coraux vivants), présentent un mode de reproduction de type polyandrique. Par contre, d’autres espèces grégaires forment des unités reproductrices temporaires durant la période de ponte (3 à 5 semaines). Par exemple, en Mer Rouge, chez *Amblyglyphidodon flavilatus* et *A. leucogaster*, les mâles établissent leur nid au pied de coraux en forme de plaques verticales (*Millepora dichotoma* ou *M. platyphylla*) et rassemblent quelques femelles durant plusieurs jours consécutifs. Après l’éclosion, les mâles quittent le site et les groupes se dispersent.

Chez la plupart de espèces grégaires pouvant occuper différents types d’habitats, les juvéniles et les adultes occupent des habitats totalement différents (Lecchini & Galzin 2005). Par exemple, les jeunes *Abudefduf sexfasciatus* se rencontrent à de très faibles profondeurs au niveau du récif frangeant alors que leurs adultes sont présents sur différents habitats du récif barrière (Lecchini & Galzin 2005). Sur la base d’une variabilité ontogénétique du patron de coloration, ces demoiselles grégaires polydomous peuvent être divisées en deux groupes : les espèces polymorphiques chez lesquelles les poissons changent de patron de coloration durant leur durée de vie récifale et les espèces monomorphiques chez qui la coloration acquise à la colonisation ne varie plus durant les phases juvéniles et adultes. Chez les espèces polymorphiques, les juvéniles sont généralement plus colorés que les adultes. Chez de nombreux *Pomacentrus* (ex : *P. aquilus*, *P. trilineatus*, *P. planifrons*) et *Chrysiptera* (ex : *Chry. brownriggii*, *Chry. unimaculata*), les juvéniles possèdent un patron de coloration fait de bleu et de jaune tandis que les adultes sont plus sombres, souvent brun foncé avec quelques points blanchâtres sur les nageoires ou des lignes bleutées. Parmi les espèces monomorphiques, les espèces du genre *Abudefduf* prédominent. Les genres *Chromis* (ex : *C. pelloura*, *C. ovalis*, *C. notata*, *C. multilineata*) et *Pomacentrus* (ex : *P. trichourus*, *P. coelestis*, *P. molluccensis*) sont également bien représentés dans ce groupe d’espèces. Les grandes espèces du genre *Dascyllus* (ex : *D. trimaculatus* et *D. albisella*) changent d’habitat au cours de leur ontogénèse. Les juvéniles vivent en colonies parmi les coraux ou les tentacules de grandes anémones de mer alors que les

adultes forment des groupes moins structurés dans la colonne d'eau au-dessus d'habitats variés (Randall & Allen 1977).

### b) Diversité des habitats

La grande majorité des demoiselles vit dans les 20 premiers mètres de profondeur (Allen 1991). Néanmoins, certaines espèces descendent à des profondeurs plus importantes (50-120 m) (Pyle *et al.* 2008).

Sur les récifs, les Pomacentridae sont présents sur le récif barrière (pente externe et platier) et dans le lagon (patates de corail, micro-atolls, récif frangeant). L'habitat de nombreuses espèces peut être restreint à une zone en particulier. Par exemple, *Pomacentrus sulfureus* vit uniquement sur la crête du récif (Ormond *et al.* 1996). *Stegastes nigricans* (Meekan *et al.* 1995, Lecchini & Galzin 2005) et *Dascyllus aruanus* (Forrester 1990, Holbrook *et al.* 2000) sont deux espèces strictement lagunaires. Par contre, certaines demoiselles abondantes dans certaines localités sont présentes sur plusieurs zones récifales : c'est le cas de *Pomacentrus amboinensis* et de *P. bankanensis* à Lizard Island (Meekan *et al.* 1995), et de *Stegastes albifasciatus* à Moorea (Lecchini & Galzin 2005). Enfin, relativement peu d'espèces vivent dans toutes les zones du récif, c'est-à-dire le récif barrière et le lagon. C'est le cas de *Pomacentrus trichourus* en Mer rouge (Ormond *et al.* 1996), de *P. wardi* à Heron Island (Robertson & Lassig 1980) et de *Abudefduf sexfasciatus* à Moorea (Lecchini & Galzin 2005).

Le type de distribution sur le récif varie selon les espèces de Pomacentridae. Cependant, à plus petite échelle, la présence ou l'absence d'une espèce est principalement déterminée par la profondeur, la présence/absence de conspécifiques, la présence/absence de prédateurs et/ou le type de substrat (Tolimieri 1998). En effet, le type de substrat est généralement considéré comme important car il fournit abris et sources de nourriture. Par exemple, *D. aruanus* vit toujours parmi les têtes de coraux branchus vivants des genres *Acropora*, *Pocillopora* et *Stylophora* (Holbrook *et al.* 2000) ; *Chromis viridis* est fortement associé à diverses colonies de coraux vivants (ex : *Porites rus*) (Lecchini *et al.* 2007) ; *Pomacentrus pavo* et *Chrysiptera rex* vivent à la base de micro-atolls formés de coraux massifs de type *Porites* (Lecchini 2003, Nanami & Nashihira 2004) ; *Stegastes nigricans* cultive des algues filamenteuses sur des zones de coraux morts (Allen 1991).

Notons enfin que les Pomacentridae ne vivent généralement pas dans les mangroves et les herbiers parfois adjacents au récif de corail. Seules quelques espèces du genre *Dischistodus* y sont rencontrées (Allen 1991, Nakamura *et al.* 2003).

### 1.3. CYCLE BIOLOGIQUE DES POISSONS CORALLIENS

La plupart des poissons de récifs coralliens y compris les Pomacentridae présentent un cycle de vie complexe avec une phase larvaire océanique et pélagique suivie d'une phase récifale/lagonaire relativement sédentaire pour les juvéniles et les adultes (Fig. 1.4) (Leis & McCormick 2002).

Le cycle biologique des poissons coralliens se caractérise assez simplement par cinq stades ontogénétiques : œuf, larve, larve compétente, juvénile et adulte auxquels correspondent cinq étapes essentielles de la vie d'un poisson de récif : la reproduction, la dispersion, la colonisation, l'installation et le recrutement.

#### 1.3.1. Correspondance reproduction/œuf

Selon leur mode de ponte, les poissons coralliens se répartissent en : (1) pondeurs d'œufs démersaux et (2) pondeurs d'œufs pélagiques.

La majorité des grandes familles de poissons récifaux (environ 60%) pond des œufs pélagiques en général de petite taille (ex : 0.7 mm chez le poisson ange nain *Centropyge flavissimus* [Olivotto et al. 2006]) et en très grande quantité (plusieurs centaines de milliers). Ces œufs sont entraînés vers l'océan où ils se développent en larves pélagiques. Après un temps d'incubation court (< 24h), ils produisent généralement de plus petites larves que celles issues d'œufs benthiques (3-5 < 5-10 mm, Thresher 1984). Au sein des pondeurs d'œufs pélagiques, deux sous-catégories peuvent être définies : les pondeurs migrants et non-migrants. Les pondeurs migrants (ex : Serranidae, Lutjanidae, Acanthuridae) se déplacent pour relâcher leurs produits génitaux à proximité de zones soumises aux influences océaniques comme les passes et les pentes externes. Les pondeurs non-migrants (ex : Pomacanthidae, Labridae, Chaetodontidae) pondent à proximité de leur habitat. Ils pondent en couple ou en petit groupe en quittant momentanément leur habitat et nageant rapidement vers la surface pour émettre leur gamètes.

Environ 20% des familles de poissons récifaux pondent des œufs démersaux (Pomacentridae, Gobiidae, Balistidae, Apogonidae) généralement plus grands (ex : 1,5 mm chez la demoiselle *Chrysiptera parasema* [Olivotto et al. 2003]) et en moins grand nombre que ceux des pondeurs pélagiques. L'incubation dure 7 jours en général et entre 2 et 16 jours chez les Pomacentridae en particulier (ex : 4 jours chez *Chrysiptera parasema* [Olivotto et al. 2003] et *Pomacentrus amboinensis* [Murphy et al. 2007], 7.5 jours chez *Amphiprion melanopus* [Green 2004], et exceptionnellement 15-17 jours chez *Acanthochromis polyacanthus* [Kavanagh 2000]). Ces œufs, présentant une densité supérieure à l'eau de mer, adhèrent au substrat. Ils font l'objet d'une protection accrue des parents.

Les Pomacentridae pondent des œufs qui adhèrent à des substrats durs, tels que des branches de coraux, grâce à des filaments adhésifs (Olivotto *et al.* 2003) et le mâle assure la garde du nid.

### 1.3.2. Correspondance dispersion océanique/larve

La dispersion océanique est la période durant laquelle les larves s'éloignent plus ou moins loin de leur récif d'origine grâce aux courants d'abord et à une nage active ensuite (Leis 2006).

#### a) Définition du stade larvaire chez les poissons coralliens

Nous adopterons la définition donnée par Leis & Carson-Ewart (2000) : la fin du stade larvaire correspond à l'acquisition de la totalité des caractères externes juvéniles, au positionnement ultime de certaines structures mobiles (ex : œil des poissons plats, nageoire dorsale des poissons clupéiformes), et à la perte des spécialisations temporaires liées à la vie pélagique.

Pour la majorité des poissons benthiques et démersaux, la fin du stade larvaire coïncide approximativement avec la colonisation.

#### b) Durée de la vie larvaire

La durée de la vie larvaire, ou durée de vie pélagique (Pelagic larval duration, PLD), est définie comme la période comprise entre l'éclosion et la colonisation du milieu récifal par la larve. La PLD est à la fois déterminée génétiquement et influencée par des facteurs environnementaux (Bergenius *et al.* 2005, Sponaugle & Grorud-Colvert 2006). Par exemple, la température de l'eau (Green & Fisher 2004) ou la disponibilité en nourriture (Sponaugle & Grorud-Colvert 2006) peuvent influencer la vitesse de développement, la croissance et donc la PLD. En effet, une croissance plus lente mène à une PLD plus longue et inversement. Bergenius *et al.* (2005) ont également mis en évidence que des variables telles que les radiations solaires et l'intensité des vents pouvaient expliquer une certaine variabilité de la PLD (65%) chez le poisson chirurgien, *Acanthurus chirurgicus*.

Le comptage des stries de croissance dans les otolithes, qui sont une alternance de dépôts concentriques d'aragonite et de protéine, permet de déterminer l'âge des larves et la PLD. L'équivalence « une marque égale un jour » semble valable chez de nombreuses espèces de poissons récifaux et a été établie expérimentalement chez des labres (Victor 1982) et la demoiselle bicolore des Caraïbes (Robertson *et al.* 1988).

La PLD des poissons récifaux tropicaux varie selon les familles, les genres et les espèces entre 0 et 121 jours (Tableau 1.2) (Leis 1991). Chez les Pomacentridae, la PLD varie, suivant les espèces, de 0

à 52 jours (Kavanagh & Alford 2003). Trois demoiselles sont connues pour ne plus avoir un stade larvaire pélagique : *Acanthochromis polyacanthus* (Kavanagh 2000) et les deux seules espèces du genre *Altrichthys* (*A. azureolineatus* et *A. curatus*) (Allen 1999). Cette période est relativement courte par rapport à d'autres familles telles que les Labridae dont la phase larvaire dure entre 15 et 121 jours selon les espèces (Victor 1986). La PLD varie aussi selon les stratégies de reproduction. D'une manière générale, elle est plus courte chez les espèces à œufs démersaux que chez celles à œufs pélagiques. De plus, des variations temporelles (variation au cours de l'année) et spatiales (variations entre régions) intra-spécifiques ont été également mises en évidence (Wellington & Victor 1989, Bay *et al.* 2006). Enfin, cette PLD peut aussi varier entre les individus d'une même espèce et d'une même localité ; c'est la plasticité larvaire. Celle-ci n'est évidemment pas systématique mais est souvent évoquée comme une façon de maximiser le retour des larves planctoniques vers les eaux côtières (Victor 1986). Au Panama, Victor (1986) a observé des variations de la PLD de 38 à 78 jours chez le labre *Thalassoma bifasciatum*. En Polynésie française, McCormick (1999) a démontré que le maintien de larves d'*Acanthurus triostegus* (Acanthuridae) prêtes à coloniser le récif dans des cages installées en milieu pélagique, provoquait chez elles un retard du déclenchement de la métamorphose. Par contre, les Pomacentridae semblent incapables de retarder leur métamorphose (Wellington & Victor 1989).

#### c) Adaptations morphologiques des larves à la vie pélagique

Les larves de plusieurs espèces de poissons récifaux montrent des morphologies très particulières liées probablement à leur adaptation à la vie pélagique (Leis 1991). Pour augmenter leur flottabilité et maintenir leur position dans les eaux de surface riches en nourriture, elles ont développé des structures particulières qui accroissent leur surface de contact avec le milieu (pour la majorité des espèces), des tissus gélatineux autour du corps (Antennaridae), ou des bulles de mucus (Labridae). Ces larves présentent aussi des structures épineuses nombreuses, dures et souvent de grandes dimensions, les rendant sans doute plus difficiles à avaler. De même, la transparence des larves aide à les rendre moins visibles pour les prédateurs.

#### d) Orientation et capacités natatoires des larves

Auparavant, il était considéré que les larves pélagiques des poissons démersaux avaient des capacités natatoires très limitées et que par conséquent, elles étaient des objets passifs sans contrôle sur leur trajectoire et leur orientation. La dispersion des larves était présumée gouvernée par advection hydrographique. Mais récemment, de nombreux travaux ont démontré le contraire : les

larves à l'approche du récif sont capables de nager activement, plus rapidement que la vitesse du courant océanique local, et de contrôler leur profondeur et leur direction (Leis *et al.* 1996, Leis & Carson-Ewart 2000, 2003, Bellwood & Fisher 2001, Fisher & Wilson 2004, Fisher *et al.* 2005, Leis 2006). Cette capacité natatoire leur permet des déplacements verticaux, pour trouver de la nourriture ou échapper aux prédateurs, et des migrations horizontales, pour augmenter leur pouvoir de dispersion.

Dans l'environnement marin, les signaux susceptibles d'être utilisés par les larves de poissons pour leur orientation sont multiples (Montgomery *et al.* 2001, Kingsford *et al.* 2002). De plus, les variations de concentrations, de gradients, de fréquences et d'intensités de ceux-ci sont sans doute utilisés pour l'orientation des larves. Les principales catégories de signaux regroupent (1) les stimuli chimiques ; (2) les stimuli auditifs (les variations du bruit ambiant et les vibrations qui peuvent être d'origine biologique (ex : crevettes pistolets, poissons) ou physique (vagues)) ; (3) les stimuli visuels et (4) le champ magnétique. Il est évident que l'action de différents signaux peut être cumulée. Pour s'orienter, les larves utilisent probablement l'un ou l'autre de ces stimuli selon l'échelle spatiale (Lecchini *et al.* 2005), par exemple, des signaux sonores plutôt que des signaux visuels pour s'orienter dans le milieu pélagique océanique. Réalisées de nuit, plusieurs expériences ont révélé que des larves de poissons tropicaux démersaux (essentiellement des Pomacentridae) s'orientaient positivement aux bruits émanant des récifs (Leis *et al.* 2003, Leis & Lockett 2005), bien que ces sons ne seraient perçus par les larves qu'à une distance maximale de 1 km (Mann *et al.* 2007). Par contre, les signaux visuels, certainement plus variés dans le milieu corallien, seraient utilisables par les larves pour choisir leur lieu d'installation (Lecchini *et al.* 2005).

#### e) Régime alimentaire des larves en milieu pélagique

La majorité des études réalisées en environnements tempérés montrent que les larves de poissons consomment une large gamme de proies planctoniques : phytoplancton, dinoflagellés, ciliés, tintinnides, rotifères, copépodes, véligères de mollusques, chaetognathes, appendiculaires et larves de poissons (Hunter 1981, Leis 1991). Peu d'études ont été consacrées au régime alimentaire des larves de poissons en milieux tropicaux où les Perciformes dominent. Récemment, Østergaard *et al.* (2005) et Sampey *et al.* (2007) ont montré que dans le régime alimentaire de larves appartenant à 50 familles de poissons littoraux tropicaux, les copépodes sont de loin les proies principales des larves. Par exemple, les larves des Apogonidae, des Blennidae, des Gobiidae, des Haemulidae, des Scorpaenidae, des Scaridae, des Carangidae et des Pomacentridae mangent exclusivement des copépodes. Cependant les types de copépodes capturés diffèrent selon les taxons de poissons et au sein d'un même taxon. Par exemple, certaines familles de poissons préfèrent les copépodes adultes

de type calanoïde ou cyclopoïde, d'autres des copépodes juvéniles,... Seulement un petit nombre de familles de poissons tropicaux consomment des véligères de mollusques, des chaetognathes, des appendiculaires et des annélides polychètes (Sampey *et al.* 2007). Les Tétraodontiformes sont les seuls poissons qui mangent principalement des véligères durant leur phase larvaire pélagique. Les larves de Chaetodontidae, d'Acanthuridae et de Lethrinidae se nourrissent respectivement et uniquement de chaetognathes, de tuniciers appendiculaires et de polychètes. Cette diversité dans les préférences alimentaires est sans doute en relation avec des adaptations morphologiques et physiologiques encore peu connues.

L'ensemble des données, bien que toujours limitées, suggère que les préférences alimentaires des larves sont assez constantes à l'intérieur des familles. Notons enfin que le type et la taille de la proie sélectionnée par la larve de poisson peut varier durant l'ontogenèse larvaire. Par exemple, dans la Mer d'Andaman, les petites larves de *Scorpaenodes* sp. (< 7.0 mm SL) présentent un mélange de copépodes Calanoidae, Oncaeidae et Corycaeidae dans leur estomac tandis que les plus grandes (> 7.0 mm SL) mangent surtout des calanoïdes (> 85%) (Østergaard *et al.* 2005).

### **1.3.3. Correspondance colonisation/larve compétente**

A la fin de la vie océanique, les larves retournent vers le récif pour y continuer leur développement en juvénile, puis en adulte. On parle de « colonisation » quand une larve quitte l'environnement pélagique pour devenir étroitement associée au milieu benthique. Le stade de développement où la larve est prête à quitter la colonne d'eau et à rejoindre la population démersale est appelé « larve compétente » (Leis & McCormick 2002). Le passage du stade larve au stade juvénile est la métamorphose (Balon 1999). Celle-ci coïncide souvent avec la colonisation du récif (McCormick *et al.* 2002). La colonisation représente profond changement de mode de vie où des modifications anatomiques, physiologiques, et comportementales sont supposées étant donné que les individus doivent posséder des caractéristiques qui maximisent leur survie dans chaque environnement (Balon 1999).

Pour un grand nombre d'espèces, la colonisation du récif se fait par la crête récifale, même si d'autres le font par les passes (Dufour & Galzin 1993). Les larves franchissent la crête en « surfant » sur les vagues qui déferlent (Lo-Yat 2002). Certaines espèces typiques des peuplements de la pente externe coloniseraient directement celle-ci. La colonisation et donc le franchissement de la crête récifale se fait principalement de nuit (Dufour & Galzin 1993, Dufour 1994, Lo-Yat 2002) bien que toutes les études rapportent néanmoins un certain pourcentage de colonisation durant le jour et au crépuscule (Leis & McCormick 2002). L'importance du flux larvaire est proportionnelle à la diminution d'éclairement. Par exemple, à Moorea, ce flux est quatre fois plus élevé à la nouvelle lune

que durant les nuits de pleine lune (Dufour & Galzin 1993). Le flux s'ajuste également aux variations d'éclairement au cours d'une même nuit et dans tous les cas, il diminue dès l'aurore (Dufour & Galzin 1993, Lo-Yat 2002). Notons également qu'il existe une saisonnalité de la colonisation : elle est plus forte durant l'été austral que durant l'hiver austral (Lo-Yat 2002). Enfin, deux stratégies de colonisation se distinguent : (1) certaines espèces colonisent sur une courte période (inférieure à une semaine) et en grande quantité et (2) d'autres colonisent sur une période plus longue (durant tout un mois lunaire) mais en plus petits nombres par nuit (Lo-Yat 2002).

#### **1.3.4. Correspondance installation/juvénile**

La colonisation est une phase de transition définie par la première association du poisson avec l'environnement récifal (Leis 1991, McCormick & Makey 1997). L'installation survient juste après la colonisation où le poisson acquiert une forme juvénile et change de patrons comportementaux. Par définition, cette phase d'installation est une période dynamique. Les larves peuvent préférer certains habitats, et peuvent être attirées par les conspécifiques ou activement les éviter. Plusieurs travaux ont été consacrés à la caractérisation du choix de l'habitat par les larves de Pomacentridae (ex : Öhman *et al.* 1998). D'autres études ont recherché et testé les facteurs influençant le choix du lieu d'installation des larves. Par exemple, Holbrook *et al.* (2000) a démontré que la distribution de l'habitat était le facteur majeur influençant la distribution des *Dascyllus aruanus* juvéniles en Polynésie française. Srinivasan *et al.* (1999) ont montré une même influence de l'habitat chez deux espèces de poissons clowns. L'influence des ressources alimentaires sur le choix du lieu d'installation a été démontrée en milieu tempéré (ex : Carr 1989), mais jamais réellement testée en milieu corallien. Booth (1995) et Lecchini *et al.* (2007) ont respectivement établi que les larves de *Dascyllus albisella* et *Chromis viridis* choisissent sélectivement des têtes de corail abritant des conspécifiques, dont la présence peut être pour les nouveaux arrivants un indicateur de la qualité de l'habitat (Levin 1993) ou d'une survie favorisée (Forrester 1990). Ces trois facteurs principaux (habitat, présence de nourriture et de conspécifiques) agissent certainement de manière simultanée lors de l'installation.

De nombreuses études ont révélé des différences entre la distribution des juvéniles et celle des adultes sur le récif (ex : Nagelkerken *et al.* 2001, Lecchini & Galzin 2005, Pratchett *et al.* 2008). Ces différences de patrons d'abondance peuvent être structurées par des processus et des événements divers survenant juste après la colonisation : (1) variations spatiales de la mortalité/survie des juvéniles nouvellement installés, (2) des changements d'habitat au cours de l'ontogénie. Ainsi, Booth (2002) documentait une variation spatiale significative de la mortalité post-colonisation chez *Pomacentrus amboinensis*. D'autres auteurs ont montré que de nombreux poissons de récifs coralliens (comprenant par exemple, les Haemulidae, les Labridae, les Scaridae, les Serranidae, les

Mullidae et les Microdesmidae) colonisent des habitats spécifiques des juvéniles et, plus tard (des semaines à des mois), ils intègrent les habitats occupés par les adultes (McCormick & Makey 1997, Nagelkerken *et al.* 2001, Lecchini & Galzin 2005). Les changements d'habitat au cours de l'ontogénie post-colonisation peuvent être attribués à : (1) des changements de risques de mortalité associés à la croissance (la taille des refuges doit être en adéquation avec la taille du poisson pour prévenir la prédation) ; (2) une réduction de la compétition entre juvéniles et adultes ou (3) des changements des besoins en ressources (ex : nourriture, habitat) et les disparités spatiales dans la disponibilité de ces ressources. De plus, ces mouvements post-installation auraient aussi pour but de minimiser le risque de prédation et de favoriser le taux de croissance (Dahlgren & Eggleston 2000).

Les stratégies d'installation varient donc grandement parmi les espèces à l'intérieur d'une famille et entre les familles. Lecchini & Galzin (2005) suggèrent 4 types de patron d'installation selon la variabilité ou non des paysages coralliens occupés par les juvéniles et les adultes. Les espèces soit (1) augmentent le nombre de paysages coralliens utilisés à l'âge adulte, soit (2) le diminuent par rapport aux juvéniles, soit (3) vivent sur le même paysage à l'état juvénile et adulte en partageant ou non le même habitat, soit (4) changent totalement de paysage corallien entre le stade juvénile et adulte (utilisation d'aires de nurserie). D'une manière générale, la plupart des poissons demoiselles s'installe directement sur l'habitat de leurs conspécifiques adultes (stratégie 3) (McCormick & Makey 1997, Öhman *et al.* 1998, Booth 2002, Lecchini & Galzin 2005).

Notons enfin que durant les phases de colonisation et d'installation, la mortalité est excessivement importante. Les prédateurs (poissons et autres) consommeraient approximativement 56% des poissons nouvellement installés durant les deux jours qui suivent la colonisation du récif (revu par Almany & Webster 2006). Ce taux de mortalité varie fortement selon les cohortes<sup>3</sup> (6-100%) et devrait être mis en relation avec la « naïveté » des poissons qui arrivent sur de nouveaux habitats et rencontrent des prédateurs opportunistes et expérimentés (Almany & Webster 2006).

### 1.3.5. Correspondance recrutement/adulte

Plusieurs définitions existent pour le recrutement. Dans le cadre de cette thèse, j'adopterai celle de Sale (1980) : le recrutement correspond à l'intégration des juvéniles dans la population d'adultes. Cette intégration peut se traduire par un changement d'habitat et/ou de comportement. Ainsi, les juvéniles et les adultes de *Dascyllus aruanus* vivent sur le même habitat (colonie corallienne vivante

---

<sup>3</sup> D'une manière générale, une cohorte désigne un groupe d'individus du même âge (Smith & Smith 2009). Ici, on désigne par cohorte, un groupe de larves colonisant le récif issus des mêmes événements de ponte (ex : d'une même année, du même mois).

du genre *Acropora* ou *Pocillopora*), mais les juvéniles s'éloignent moins loin de leur habitat que les adultes (Forrester 1991, Booth 2004). Le recrutement correspond à un changement comportemental lorsque le juvénile quitte l'aire de dispersion des juvéniles pour aller nager dans celle des adultes. Chez *Abudefduf sexfasciatus*, les juvéniles s'installent sur le bord des plages, tandis que les adultes vivent sur le récif barrière (Lecchini & Galzin 2005). Dans ce cas, le recrutement correspond à un changement d'habitat. Dans ces deux exemples, le recrutement ne coïncide pas forcément avec la maturité sexuelle. Il traduit un changement dans la vie des juvéniles qui passe de la population des juvéniles à celle des adultes.

## 1.4. HÉTÉROCHRONIE, ALLOMÉTRIE ET DISPARITÉ

### 1.4.1. L'hétérochronie

L'étude de l'hétérochronie a connu une longue histoire avec de grands débats qui même aujourd'hui n'ont pas abouti à un vrai consensus (ex : Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, McKinney & McNamara 1991, Klingenberg 1998, Smith 2001, Webster & Zelditch 2005). La thématique de l'hétérochronie se trouve à la croisée de l'ontogénie, de l'évolution et de la phylogénie.

L'hétérochronie a joué un rôle crucial dans l'étude de l'ontogénie et de la phylogénie depuis son introduction par Haeckel (1866), qui l'inventa en tant que classe d'exceptions dans sa théorie de la récapitulation ontogénétique. De Beer (1930, 1951) a redéfini et élargi le concept dans un mécanisme évolutif plus actif et significatif. Il interprète l'hétérochronie comme un retard ou une accélération relatif dans la vitesse de développement du corps en comparaison avec les organes reproducteurs. Il admet aussi que ces altérations temporelles peuvent être mosaïques, c'est-à-dire que le retard ou l'accélération développemental peut être différent d'un organe à un autre. Les biologistes du développement actuels connaissent beaucoup d'exemples où des changements de processus biologiques tels des expressions de gènes ou des inductions de tissus qui peuvent altérer la morphologie adulte (voir exemples dans McKinney & McNamara 1991, Raff 1996, Hall 1999). Gould (1977) et Alberch *et al.* (1979) abordent l'hétérochronie en termes de critères morphologiques et expriment leur concept de manière adaptée aux données disponibles des morphologistes. Ils apportent le cadre de cette thèse qui est un travail exploratoire basé sur des données morphométriques.

Les travaux les plus influant sur la morphométrie et l'hétérochronie viennent de Stephen J. Gould et des collègues. Son livre *Ontogeny and Phylogeny* (Gould 1977) propose « the clock model », basé sur trois variables : l'âge, la taille et la forme (Fig. 1.5). La morphologie adulte d'une espèce peut

différer de celle d'un ancêtre dans la variabilité de l'interaction de ces trois aspects. Dans ce cadre de travail, l'hétérochronie réfère au changement dans la vitesse (rate) ou le moment (timing) du développement dont résulte un *parallélisme* entre l'ontogénie et la phylogénie (Gould 1977). La classification des types d'hétérochronie est illustrée à la figure 1.5. L'hétérochronie est détectée lorsque, pour un âge donné, (1) le descendant a une forme typique de l'ancêtre à un plus jeune âge (pédomorphose) ou à un âge plus avancé (péramorphose), ou bien (2) il garde la forme ancestrale mais diffère en taille (nanisme ou gigantisme). Il existe une nomenclature décrivant les différentes façons par lesquelles un descendant pédomorphique ou péramorphique peut résulter : soit (1) d'une augmentation (accélération) ou d'une diminution (néoténie) de la vitesse à laquelle la trajectoire de changement de forme est suivie, ou (2) d'un commencement précoce (predisplacement) ou tardif (postdisplacement) de la trajectoire de changement de forme, ou enfin (3) la fin prématurée (progenèse) ou tardive (hypermorphose) de la trajectoire de changement de forme (Gould 1977). Shea (1983) proposa en plus les termes « rate hypermorphosis » et « rate hypomorphosis » pour des changements de vitesses de croissance ou de changement de forme.

Alberch *et al.* (1979) élargirent cette approche pour comparer les trajectoires de croissance dans des graphiques de type âge-versus-forme ou taille-versus-forme. La nomenclature des types d'hétérochronie est identique à celle de Gould (1977). Dans leur schéma, une trajectoire ontogénétique linéaire (ou linéarisée) est suffisamment spécifiée par cinq paramètres de contrôle (Fig. 1.6) :  $\alpha$  pour l'âge du début de la croissance,  $\beta$  pour l'âge de la cessation de la croissance,  $k_s$  pour la vitesse de changement de taille,  $k_o$  pour la vitesse de changement de forme et  $S_0$  pour la taille initiale au commencement de la période de croissance.

Selon Gould (1977), le critère d'application du concept d'hétérochronie est strict : il doit exister un *parallélisme* entre l'ontogénie et la phylogénie. Selon cette théorie, la morphologie adulte du descendant peut être trouvée soit dans l'ontogénie ancestrale soit par une extension de cette dernière (Fig. 1.7). Le terme « parallélisme » fait référence à la direction du changement évolutif (E dans Fig. 1.7) qui coïncide avec la direction de l'ontogénie ancestrale (O dans Fig. 1.7). Le domaine d'application de l'hétérochronie serait alors restreint à la comparaison d'espèces qui partagent une trajectoire de changement ontogénétique commune (Webster & Zelditch 2005). A l'inverse, McNamara & McKinney (2005) défendent un concept plus large du domaine d'application de l'hétérochronie proposé par Alberch *et al.* (1979) qui incluent dans leur approche les changements de vitesse de la croissance de traits comme mécanismes d'hétérochronie. En faisant cela, le parallélisme direct entre l'ontogénie et la phylogénie n'apparaît plus comme un facteur déterminant de l'application du concept d'hétérochronie. Par conséquent, l'hétérochronie serait définie comme

tout changement évolutif du timing ou de la vitesse de développement dans l'ontogénie de la forme d'une espèce ancestrale (McKinney & McNamara 1991, McNamara & McKinney 2005).

L'observation du partage d'une même trajectoire de changement ontogénétique par deux espèces peut être biaisée par la méthodologie employée (Webster & Zelditch 2005). En effet, toute mesure simple d'un trait (ex : rapport entre deux longueurs) peut toujours être interprétée en terme d'hétérochronie sur une visualisation d'un graphique type trait-versus-âge (Mitteroecker *et al.* 2005). L'approche multivariée d'un trait (ex : la forme globale) permet d'entrevoir la possibilité d'un « non parallélisme » entre les trajectoires ontogénétiques du descendant et de son ancêtre (Zelditch *et al.* 2004a, Webster & Zelditch 2005). Dans la figure 1.8, l'ontogénie du descendant est une version verticalement transposée de l'ontogénie ancestrale. Ce patron diffère du *parallélisme* parce que la forme adulte du descendant ne s'observe à aucun moment de l'ontogénie ancestrale. Cette conception est difficile à dessiner ou concevoir mais repose sur le fait que le trait « forme » est un caractère multivarié, par essence. Ici, dans la figure 1.8, deux axes sont nécessaires afin de représenter cette conception : l'axe X est dans la direction de l'ontogénie partagée par les deux espèces et l'axe Y est dans la direction de la différence apparue plus tôt dans le développement. Le parallélisme conjugué au décalage entre les deux trajectoires signifie que les espèces divergent tôt dans le développement mais suivent ensuite la même trajectoire ontogénétique. Par conséquent, les adultes diffèrent précisément par les mêmes caractéristiques qui les distinguaient très tôt dans leur développement. Dans le cadre de ma thèse de doctorat, j'utiliserais les nouvelles techniques de morphométrie géométrique (voir paragraphe 1.2.5) qui permettent de définir correctement une forme dans un contexte multivarié. Par conséquent, j'adopterai le point de vue de Zelditch *et al.* (2004a), Webster *et al.* (2001), Webster & Zelditch (2005) et Mitteroecker *et al.* (2005) qui appliquent le concept d'hétérochronie uniquement lorsque les espèces comparées partagent la même trajectoire ontogénétique dans l'espace de forme. Comme suggéré par Mitteroecker *et al.* (2005), l'hétérochronie est intrinsèquement un concept multivarié qui devrait être décrit et testé uniquement via des méthodes multivariées appropriées. En fait, l'axe de forme d'Alberch *et al.* (1979) doit être un axe multidimensionnel de forme (Fig. 1.6) et l'échelle arquée de la forme de Gould (1977) devrait être un hyperhémisphère (Fig. 1.5).

Dans cette thèse, les trajectoires ontogénétiques de changements de forme seront comparées entre différentes espèces actuelles (aucune étude d'espèces fossiles). La partie de leur ontogenèse étudiée, identique pour chaque espèce, est strictement définie dans un cadre écologique et morphologique (Voir chapitre 6). Théoriquement le concept d'hétérochronie devrait s'appliquer lors de la comparaison des trajectoires ontogénétiques de deux espèces, une ancestrale et une descendante. Or, il n'est pas toujours possible d'avoir accès avec certitude à l'espèce ancestrale (ex :

fossile) et donc les relations hétérochroniques restent souvent hypothétiques. Cependant, l'avantage du concept d'hétérochronie est qu'il donne un cadre de travail accompagné d'un vocabulaire précis (ex : pédomorphose, péramorphose, hypermorphose,...) et détaillé depuis de nombreuses années dans la littérature. Ces termes permettent une définition adéquate de changements évolutifs de paramètres développementaux entre plusieurs espèces.

### 1.4.2. L'allométrie

Comme celui de l'hétérochronie, le concept d'allométrie a plusieurs significations et de multiples approches méthodologiques sont disponibles. D'une manière très générale, l'allométrie traite de la variation de traits (ex : la taille de certaines parties du corps, la forme du corps ou de structures, ou des caractéristiques physiologiques, écologiques, comportementales) associée à la variation de la taille globale d'un organisme (Klingenberg 1998). Mais à nouveau, dans le contexte de cette thèse de doctorat, je me concentrerai sur les caractéristiques ou les traits morphologiques. L'allométrie diffère fondamentalement de l'hétérochronie dans le fait qu'elle n'inclut pas explicitement la dimension du temps dans l'analyse (Klingenberg 1998) (voir paragraphe ci-après pour une discussion de l'utilisation de la taille d'un organisme comme référence développementale). Le domaine de l'allométrie, purement morphologique, concerne les mesures de la taille et de la forme.

Il existe deux manières d'aborder l'allométrie. Elles diffèrent principalement dans la façon de définir et d'analyser la forme d'un organisme et, par conséquent, par les méthodes employées (ex : Rohlf & Bookstein 1990). Dans la première approche, nommée « Huxley-Jolicoeur school » par Klingenberg (1998), la forme d'un organisme est définie par les tailles relatives de parties du corps. L'allométrie y est donc le patron de covariation entre des traits morphologiques. La seconde approche, appelée « Gould-Mosimann school » par Klingenberg (1998), définit la forme par la similarité géométrique ; l'allométrie est une association entre la taille et la forme. La morphométrie géométrique, qui sera intensément utilisée durant la présente thèse, permet aisément d'étudier l'allométrie selon ces deux approches.

### 1.4.3. La disparité et la variation

Le concept de « disparité » est fortement associé à celui de la « variation », les deux référant à l'idée générale de variabilité ou de diversité. La distinction de ces deux concepts réside dans les processus qui les produisent et les théories qui les prédisent. Généralement, la disparité signifie la

diversité au sein d'un groupe d'espèces et résulte de processus évolutifs (Zelditch *et al.* 2004a). De manière plus générale encore, la disparité est la mesure de l'importance des différences morphologiques parmi les taxons d'un groupe (McNamara & McKinney 2005, Erwin 2007). D'un autre coté, la variation réfère à la diversité des individus d'une population unique et est le matériel de base nécessaire à l'évolution (Zelditch *et al.* 2004a).

La disparité, qui n'est pas un terme familier pour beaucoup de biologistes, a émergé comme un thème majeur dans la littérature paléontologique (Erwin 2007). Ce terme fut introduit afin de clarifier la distinction entre deux notions de diversité qui sont souvent confondues : (1) la variété phénotypique (souvent mais pas toujours morphologique) et (2) la richesse taxonomique. Dans l'ancienne littérature, le nombre de taxa était souvent utilisé comme une mesure de la disparité mais Foote (1993) montra (comme beaucoup d'autres études l'ont ensuite confirmé) que le nombre de taxa augmente lorsque leur diversité morphologique décroît. A l'heure actuelle, la plupart des études de la disparité se sont focalisées sur sa dynamique temporelle au cours des temps géologiques chez des organismes fossiles. Plusieurs groupes ont été étudiés : les arthropodes marins du Cambrien (Foote & Gould 1992, Wills *et al.* 1994), les crinoïdes (Ciampaglio 2002), les gastéropodes (Wagner 1995) et les ammonites (Gerber *et al.* 2007). D'une manière générale, ces études montrent que la disparité reste stable ou diminue au cours du temps, excepté lors d'un événement de radiation adaptative d'un clade (Foote 1994, 1995, 1997, 1999). Des études de la disparité de taxons actuels sont encore relativement rares et elles se sont toutes adressées à diverses questions d'évolution. Par exemple, Neige (2003) a mis en évidence une variabilité géographique de la disparité et de la diversité des seiches de l'Ancien Monde. Hulsey & Wainwright (2002) ont illustré, au travers de la morphologie trophique des Labridae, que la disparité morphologique et la disparité biomécanique ne sont pas toujours corrélées. Enfin, Zelditch *et al.* (2003a) ont montré que les contraintes développementales peuvent limiter le niveau de disparité au cours de l'ontogénie. Comme le souligne Roy & Foote (1997), peu d'études ont essayé de lier l'hétérogénéité écologique et la disparité morphologique.

## **1.5. JUSTIFICATION DU CHOIX DES POMACENTRIDAE PARMI LES AUTRES FAMILLES DE POISSONS DES RÉCIFS CORALLIENS**

Plusieurs raisons justifient le choix d'étudier les Pomacentridae ainsi que leur régime alimentaire, leur morphologie et leur variation de disparité au cours de la croissance. Les justifications sont qualitatives et quantitatives. Les caractéristiques biologiques des Pomacentridae,

énoncées ci-après, permettent d’appréhender la problématique de cette thèse d’une façon plus aisée par rapport à d’autres modèles ichtyologiques :

1. Malgré une grande diversité spécifique, les études morphologiques et trophiques des Pomacentridae sont très peu abondantes. Cependant, les connaissances actuelles laissent entrevoir une diversité trophique suffisante à l’âge adulte nécessaire aux hypothèses de ce travail ;
2. A la colonisation, les larves de Pomacentridae sont des poissons adultes en « miniatures » capables de se déplacer et de se nourrir activement. A l’inverse de poissons qui subissent des métamorphoses profondes (ex : pleuronectiformes, élopomorphes, Carapidae), les transformations morphologiques attendues chez les Pomacentridae durant leur croissance post-colonisation devraient uniquement s’apparenter à des variations allométriques. Lesquelles peuvent être analysées de manière rigoureuses au moyen de méthodes morphométriques ;
3. Lors de leur phase d’installation sur le récif, la très grande majorité des larves de Pomacentridae rejoignent directement les paysages et les habitats occupés par leurs adultes respectifs (Lecchini & Galzin 2005). Les trajectoires ontogénétiques associées à un tel comportement devraient donc être plus simples que celles d’espèces transitant par plusieurs niches écologiques intermédiaires durant leur croissance post-colonisation.
4. Les larves de Pomacentridae sont parmi les espèces les plus abondantes capturées lors de leur retour sur le récif de corail (Lo-Yat 2002) (voir paragraphe 2.2.1 concernant les détails du matériel de capture);
5. Les juvéniles et les adultes de Pomacentridae sont très nombreux sur le récif et sont « résidents » d’un corail mort ou vivant, d’une anfractuosité,... Cet attachement à leur unique abri facilite évidemment leur capture.

## 1.6. LA MORPHOMÉTRIE

Les considérations présentées dans ce paragraphe proviennent majoritairement de l’article de Adams *et al.* (2004) faisant le point sur les progrès réalisés en morphométrie.

Comparer les caractéristiques morphologiques d’organismes fut et est un élément central de la biologie. La classification taxonomique d’organismes et la compréhension de la diversité du vivant furent historiquement basées sur des descriptions morphologiques. Au début du 20<sup>ème</sup> siècle cependant, la biologie entama la transition entre une approche descriptive et une science

quantitative, et l'analyse morphologique vécut une « révolution de la quantification » similaire (Bookstein 1998). Des études morphologiques incluent des données quantitatives pour un ou plusieurs traits mesurables qui étaient ensuite résumés sous forme de valeurs moyennes et comparés entre différents groupes. Au milieu du 20<sup>ème</sup> siècle, l'analyse quantitative de la forme était combinée à des analyses statistiques pour décrire des patrons de variation de forme entre différents groupes ou à l'intérieur d'un groupe. L'approche moderne de la morphométrie commença.

La morphométrie est l'étude de la variation de la forme et sa covariation avec d'autres variables (ex : la taille, le régime alimentaire,...) (Bookstein 1991, Dryden & Mardia 1998). La morphométrie est concernée (1) par les méthodes de description et d'analyses statistiques de la variation de forme à l'intérieur d'un échantillon d'organismes ou entre plusieurs échantillons et (2) par l'analyse du changement de forme en tant que résultat de la croissance, de traitements expérimentaux ou de l'évolution (Rohlf & Marcus 1993). Nous distinguons deux méthodes morphométriques : (1) la morphométrie traditionnelle et (2) la morphométrie géométrique.

### 1.6.1. La morphométrie traditionnelle

Selon Marcus (1990), la morphométrie traditionnelle consiste en l'application d'analyses statistiques multivariées à des séries de mesures diverses de variables morphologiques telles des distances linéaires (longueur, largeur, hauteur), des rapports et des angles. Ce type d'approche fut et est encore utilisé (ex : McCormick *et al.* 2002, Weston 2003, Molina *et al.* 2006). Cependant cette méthode présente plusieurs inconvénients. Premièrement, les mesures de distances linéaires sont habituellement fortement corrélées à la taille (Bookstein *et al.* 1985) ; pour y remédier, plusieurs méthodes de correction de la taille ont été proposées mais les résultats varient. Deuxièmement, l'homologie de distances linéaires n'est pas toujours aisée à vérifier. Par exemple, la hauteur du corps d'un poisson peut être définie par une ligne s'étendant entre deux points bien définis (ex : la base antérieure de la nageoire dorsale jusque la base antérieure de la nageoire anale) mais elle peut aussi être mesurée là où le corps est réellement le plus haut. Dans ce dernier cas, la mesure peut alors ne pas être comparable d'un point de vue anatomique d'espèce à espèce. Troisièmement, le même ensemble de mesures pourrait être obtenus pour deux formes différentes. Par exemple, si la longueur et la largeur maximale sont mesurées sur un ovale ou une goutte, les deux objets pourraient avoir les mêmes valeurs pour la largeur et la hauteur alors qu'elles ont une forme clairement différente. Finalement, il n'est généralement pas possible de générer des représentations graphiques de la forme sur base des mesures linéaires parce que les relations géométriques entre variables ne sont pas préservées. Par conséquent, des aspects de la forme sont perdus.

### 1.6.2. La morphométrie géométrique

L'évolution majeure de la morphométrie décrite par Rohlf & Marcus (1993) a été l'établissement d'un cadre géométrique pour la description de forme comme imaginé par Thompson (1917) et formalisé dans les ouvrages de Kendall (1984), Bookstein (1991) et Goodall (1991). D'une manière générale, la morphométrie géométrique remédié à beaucoup des problèmes posés par la morphométrie traditionnelle. Un des problèmes persistant restent l'analyse des courbes définies avec peu de points repères.

Parmi les méthodes qui « capturent » la géométrie des structures morphologiques, deux principales furent développées : la méthode des contours et la méthode des points repères.

1. Les méthodes des contours furent les premières utilisées. Dans ce type d'approche, la forme d'un objet est définie par son contour.
2. La méthode des points repères, appelée « landmark-based geometric morphometric methods », définit la géométrie d'un organisme ou d'une structure grâce à des points topographiques homologues entre les individus d'une étude. C'est cette dernière méthode qui sera utilisée dans le présent travail.

Parallèlement à ces avancées, une théorie statistique rigoureuse fut développée pour analyser les formes. Elle rendit possible l'utilisation combinée de méthodes statistiques et de méthodes de visualisation direct des formes biologiques. Pour la méthode des points repères, Bookstein (1991) proposa l'utilisation de la fonction « thin-plate spline » (voir glossaire) qui permet une représentation graphique des différences entre deux configurations de points repères au travers de grilles de transformation comme celles imaginées par Thompson (1917) (Fig. 1.9).

Le développement de la morphométrie géométrique a permis d'étudier de nombreux aspects de la variation des formes biologiques. Durant les quinze dernières années, ces méthodes ont été utilisées avec succès pour tester des hypothèses évolutives et écomorphologiques chez différents groupes zoologiques (ex : insectes : Alibert *et al.* 2001 ; poissons : Rüber & Adams 2001, Guill *et al.* 2003, Linde *et al.* 2004, Kassam *et al.* 2007 ; tortues : Claude *et al.* 2003, 2004 ; oiseaux : Marugán-Lobón & Buscalioni 2006, Foster *et al.* 2008 ; mammifères : Corti *et al.* 2001, Caumul & Pauly 2005, Christiansen 2008). D'autres concepts tels que l'allométrie (ex : Loy *et al.* 1998, Debat *et al.* 2003), la disparité (Zelditch *et al.* 2003a, Neige 2003), la canalisation et la stabilité développementale (ex : Auffray *et al.* 1996, Debat *et al.* 2000, Zelditch *et al.* 2004b, Breuker *et al.* 2006, Saucede *et al.* 2006), l'intégration et la modularité (Klingenberg *et al.* 2001, Bastir *et al.* 2005) ou encore l'asymétrie

anatomique (ex : Klingenberg *et al.* 2002, Stige *et al.* 2006) ont également pu être testés de manière rigoureuse.

### 1.6.3. Utilisation de la morphométrie géométrique dans le cadre de cette thèse

La majeure partie de cette thèse repose sur l'étude de la variabilité du squelette céphalique chez les poissons demoiselles. La morphométrie géométrique apparaît comme un outil idéal pour étudier la variabilité de forme des structures squelettiques au cours de la croissance et en fonction du régime alimentaire des espèces. Premièrement, la variabilité morphologique du squelette céphalique au sein d'une même famille de poissons réside essentiellement dans la forme générale. D'autres variables morphologiques devraient également être analysées : la dentition, par exemple, qui sera étudiée ici de manière qualitative ou la myologie qui, malheureusement, ne sera pas envisagée ici. Deuxièmement, l'approche quantitative de la morphométrie géométrique convient particulièrement bien pour caractériser et tester des paramètres tels que la disparité d'un taxon, la dynamique de changements de forme au cours de la croissance, la différentiation des trajectoires ontogénétiques de changements de forme entre espèces,... A titre d'exemple, la distance Procrustes (*Procrustes distance*), qui est une mesure de la dissimilarité entre deux formes dans l'espace de formes de Kendall défini dans la théorie générale des statistiques modernes de l'analyse de forme (Bookstein 1996, Klingenberg & Monteiro 2005), est particulièrement adaptée pour caractériser la disparité d'un groupe. En effet, une telle mesure remédie à un problème analytique majeur causé par des variables discrètes : des unités d'une même ampleur apparente ne sont pas nécessairement équivalentes. Grâce à l'utilisation de la distance Procrustes, il n'y a pas lieu de pondérer des caractères via une procédure subjective. Dans une analyse de morphométrie géométrique, deux groupes qui diffèrent d'une unité de distance Procrustes se différencient l'un de l'autre par la même quantité que toute autre paire de groupes qui diffèrent aussi d'une unité de distance Procrustes.

La méthode a cependant ses limites. Chaque structure squelettique est décrite par un nombre défini de points repères. Il existe une perte d'information bien que celle-ci peut être réduite par un choix judicieux des points repères et de leur nombre. Enfin, comme pour toute étude statistique, il faut également garder un avis critique sur l'adéquation entre la signification mathématique et la signification biologique.

## 1.7. BREF RAPPEL DE LA CONSTITUTION DU CRÂNE DES TÉLÉOSTÉENS

D'un point de vue morphologique, le crâne des Téléostéens est divisé en un neurocrâne, qui représente la boîte crânienne unie aux capsules nasales, et un splanchnocrâne qui comporte les dérivés des arcs mandibulaire, hyoïdien et branchiaux, et la série des os operculaires et branchiostèges (Fig. 1.10). Le crâne des poissons Téléostéens passe, durant son développement, par un stade cartilagineux : le chondrocrâne qui s'ossifie en grande partie et se complète d'os dermiques et de membrane pour constituer l'ostéocrâne. Les os profonds (P) sont des os formés à partir des ébauches cartilagineuses du chondrocrâne. Les éléments dermiques (D), comprenant au moins tous les os à dents et les os à canaux, sont issus directement d'ébauches mésenchymateuses. Les os de membrane (M) seraient des os profonds ne passant pas par un stade cartilagineux (Patterson 1977). La description qui suit est un résumé de celle de Devillers (1958) et Daget (1964).

### a) Le neurocrâne

Le neurocrâne est divisé en une région ethmoïdienne, une région orbitaire, une région otique et une région occipitale (Figs. 1.11 et 1.12A) :

- La région ethmoïdienne comprend un mésethmoïde (P), deux ethmoïdes latéraux (P), deux nasaux (D) et un vomer (D).
- La région orbitaire comprend un parasphénoïde (M), un basisphénoïde (M), deux orbitosphénoïdes (P), deux pleurosphénoïdes (P), deux frontaux (D) et deux séries de sous-orbitaires (D) comprenant notamment les lacrymaux, les os infraorbitaires et deux dermosphénotiques.
- La région otique comprend deux sphénotiques (P et D), deux prootiques (P), deux ptérotiques (P et D), deux épiotiques (P), deux pariétaux (D) et deux intercalaires (D).
- La région occipitale comprend un basioccipital (P), deux exoccipitaux (P), un supraoccipital (P), deux extrascapulaires (D) et deux posttemporaux (D).

Chez les Pomacentridae, le vomer et le parasphénoïde sont édentés (Ciardelli 1967, Emery 1980).

**b) Le splanchnocrâne**

Le splanchnocrâne se divise en plusieurs unités fonctionnelles (Figs. 1.11 - 1.13) :

- Le suspensorium (ou joue) (Fig. 1.12B) comprend un palatin (P et D), un hyomandibulaire (P), un symplectique (P), un carré (P), un métaptérygoïde (P), un entoptérygoïde (D), un ectoptérygoïde (D) et un préoperculaire. Chez les Pomacentridae, le joue s'articule antérieurement sur le neurocrâne via le palatin, et postérieurement via l'hyomandibulaire. Ce dernier s'articule sur le sphénotique et le ptérotique du neurocrâne grâce à deux condyles d'articulations (Gluckmann & Vandewalle 1998).
- La série operculaire (Fig. 1.12B) est constituée d'un operculaire (D), d'un sous-operculaire (D), et d'un interoperculaire (D).
- La demi-mâchoire supérieure des Pomacentridae est formée d'un prémaxillaire (D) et d'un maxillaire (D) (Fig. 1.13A). Ce dernier s'articule sur le « processus maxillaire » du palatin. Le prémaxillaire arborant une forme de « L » peut être divisé en deux processus : le processus dentigère et le processus ascendant, lesquels sont fusionnés en une région dénommée zone inter-processi (Fig. 1.13B). L'extrémité supérieure du processus ascendant est dénommée épine ascendante.
- Chaque demi-mandibule (Fig. 1.13C) est constituée d'un dentaire (D), d'un coronoméckien (P), d'un articulo-angulaire (P et D), d'un rétroarticulaire et d'un reste de cartilage de Meckel. Les mandibules gauche et droit sont jointives au niveau de la symphyse mandibulaire.
- Les prémaxillaires et les dentaires portent des dents de forme variable. Le palatin et les os ptérygoïdiens sont édentés chez les Pomacentridae (Ciardelli 1967, Emery 1980).

Les autres éléments du splanchnocrâne tels que les constituants de la barre hyoïdienne, les rayons branchiostèges et les arcs branchiaux ne seront pas décrits car ils ne font pas partie de l'étude.

---

## **CHAPITRE 2**

## **MATÉRIELS ET MÉTHODES**

---

## 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 2.1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Les poissons demoiselles utilisés ont été prélevés en milieu naturel lors de différentes missions scientifiques de terrain ou bien proviennent de collections de divers musées. Le nombre exact de spécimens capturés et étudiés sera donné dans chaque chapitre.

#### 2.1.1. Missions scientifiques

Les demoiselles ont été capturées lors de quatre missions scientifiques. Trois d'entre elles se sont déroulées à Tuléar (S-O de Madagascar, Canal du Mozambique) entre novembre 2005 et octobre 2007. La quatrième s'est effectuée à Moorea (Polynésie française, îles de la Société) et à Rangiroa (Polynésie française, Archipel des Tuamotu) durant les mois de juin et juillet 2007. De plus, certaines espèces ont été capturées à Laing Island (Papouasie-Nouvelle Guinée, Mer de Bismarck) par le professeur P. Vandewalle entre 1992 et 1996.

#### 2.1.2. Poissons de musées

Plusieurs individus, appartenant au genre *Dascyllus* (Voir chapitre 7), ont fait l'objet de prêts de plusieurs musées : l'Australian Museum (AM, Sydney, Australia), le Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris, France), le National Museum of Natural History (NMHN, Washington DC, USA) et le Natural History Museum (ANSP, Philadelphia, USA).

*Dascyllus carneus* : ANSP lot 109319 (15 spécimens); MNHN, 2005-1974 (2 spécimens; NMHN, 281395 (2 spécimens). *Dascyllus reticulatus* : AM I.15625016 (2 spécimens); AM I.17085012 (2 spécimens); AM I.19455057 (2 spécimens); AM I.19482024 (2 spécimens); AM I.21490013 (2 spécimens); AM I.21527060 (1 spécimen); AM I.33711008 (1 spécimen); AM I.39012033 (3 spécimens); NMHN, 226967 (5 spécimens).

## 2.2. MÉTHODES

### 2.2.1. Capture des larves

Toutes les larves proviennent de l'atoll de Rangiroa. Les prélèvements ont été effectués au niveau d'un chenal (ou hoa) s'ouvrant sur la côte nord de l'atoll (Fig. 2.1). Dans un atoll, les échanges d'eau entre le lagon et l'océan se font à travers les passes et les hoas. Alors que les passes sont toujours fonctionnelles avec un courant sortant et entrant, les hoas sont des chenaux de faible profondeur ne permettant l'entrée d'eau océanique vers le lagon que lors de la marée haute. Les captures de larves colonisant le récif ont été réalisées à l'aide de filets (Fig. 2.2) de même conception que celui utilisé par Dufour *et al.* (1996). Ce type de filet a été développé par la société « Tropical Fish Tahiti » dirigée par Christophe Brié. Cette société commerciale spécialisée dans la collecte et l'élevage de poissons coralliens m'a permis de profiter de son matériel et de sa récolte de larves.

Le filet de capture se compose d'un cadre rectangulaire en métal inoxydable (2,20 m × 1 m) faisant office d'ouverture, d'un filet trapézoïdal suivi d'un collecteur en toile souple et terminé par un collecteur en PVC (diamètre de 30 cm, 2 m de long). Le cadre constitue l'entrée du piège, il est fixé perpendiculairement à la dalle corallienne par deux tiges en métal inoxydable. Le filet trapézoïdal mesure 5 m de long, il est constitué d'une maille filtrante de type planctonique avec 2 mm de vide de maille. L'entrée du collecteur en PVC est barrée d'une grille métallique maillée de 5 mm de côté. Ce système laisse entrer les larves dans le collecteur tandis que leurs prédateurs éventuels restent bloqués dans le filet. Il s'agit d'un outil de capture passif car l'entrée des larves dans le filet ne se fait que par le flux d'eau rentrant de l'océan vers le lagon et traversant le piège. Le filet était mis en place sur le site de capture le soir et la récupération des larves s'effectuait le lendemain matin. Les larves étaient triées, les espèces déterminées et ensuite tuées par une overdose de MS-222.

La détermination des larves au niveau spécifique peut s'avérer difficile selon les familles (Leis & Carson-Ewart 2000). Les larves de Pomacentridae étudiées sont des espèces très courantes à Rangiroa, qui ont été largement exploitées durant l'activité commerciale de C. Brié. Ces larves ont été déterminées à l'aide de l'ouvrage de Maamaatuaiahutapu *et al.* (2006) mais j'ai également pu bénéficier du « savoir-faire » de C. Brié qui a acquis ses connaissances ichtyologiques durant plusieurs années de collaborations avec Alain Lo-Yat, qui a dédié sa thèse à la colonisation larvaire de l'atoll de Rangiroa, et avec René Galzin et Serge Planes, directeurs du Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement de Polynésie Française (CRIOBE), qui étudient le cycle de vie des poissons de Polynésie française depuis de nombreuses années.

### **2.2.2. Capture des individus juvéniles et adultes**

Les individus juvéniles et adultes de chaque espèce ont toujours été capturés de la même manière. Ils ont été collectés dans le lagon ou sur le récif barrière à l'aide d'une épuisette après anesthésie soit par un mélange de 10% de quinaldine et 90% d'acétone, soit par une solution de roténone mélangée à de l'eau de mer (Munday & Wilson 1997). Ramenés sur le bateau, les poissons étaient directement tués par une overdose de MS-222.

### **2.2.3. Conservation du matériel biologique**

Tous les spécimens dédiés aux seules études morphologiques (chapitres 5 à 7) ont été stockés dans une solution de formaline 7% tamponnée à pH neutre pendant 2 semaines. Ils ont ensuite été transférés dans de l'alcool 70%. Le protocole de fixation des larves était identique sauf que celles-ci n'ont transité dans la solution de formaline que durant une période de 24h afin d'éviter toute décalcification.

Les spécimens utilisés pour l'étude du régime alimentaire (contenus stomachaux et isotopes stables) (chapitres 3 et 4) ont été directement plongés dans de la glace sur le bateau après euthanasie. Au laboratoire, les poissons étaient pesés et mesurés. La totalité de leur tube digestif et les muscles, nécessaires aux analyses isotopiques, ont été prélevés. Les tubes digestifs ont été conservés dans de l'alcool 70% et les muscles ont été placés dans une étuve afin d'être déshydratés. Les restes des poissons, nécessaires aux études morphologiques, ont été fixés de la manière explicitée précédemment.

### **2.2.4. Morphométrie géométrique**

L'utilisation de la morphométrie géométrique concerne les chapitres 5, 6 et 7.

L'acquisition des données pour les analyses de morphométrie géométrique a toujours suivi un même protocole. Après mesure de sa longueur standard (SL, distance horizontale entre l'extrémité antérieure de la tête et la base du pédoncule caudale), chaque poisson a été digéré par de la trypsine et coloré à l'alizarine red S selon la méthode de Taylor & Van Dyke (1985), de façon à mettre en évidence le squelette osseux. Quatre unités squelettiques ont été étudiées, séparément, en vue latérale gauche : le neurocrâne, l'ensemble « suspensorium et opercule », la mandibule et le prémaxillaire. L'étude individuelle de ces unités squelettiques a été choisie car (1) elles nous permettent de révéler des patrons de variation morphologique qui sont cachés si la morphologie externe seule ou celle des squelettes articulés est considérée seule et (2) elles se sont révélées très

informatives dans des études d'adaptations trophiques chez d'autres poissons tels que les Cichlidae (ex : Barel 1983, Albertson & Kocher 2001, Kassam *et al.* 2004). Seize points repères (LMs – Landmarks) ont été définis sur le neurocrâne, seize sur l'unité « suspensorium-opercule », 12 sur la mandibule et 6 sur le prémaxillaire (Tableau 2.1 et Fig. 2.3). Ils furent choisis en fonction de leur exactitude de discrimination, de leur facilité de localisation et de leur critère d'homologie afin de représenter la structure et ses parties de la façon la plus correcte. Les erreurs de mesures ont été minimisées en plaçant chaque structure dans un récipient de type « verre de montre » afin de les stabiliser en vue latérale de manière semblable. Les points repères sont pris sur la projection des structures dans un plan parallèle à leur vue latérale. Ces structures étant suffisamment aplatis latéralement, leur projection sur un plan à deux dimensions n'induit qu'une faible erreur de réduction de dimensionnalité. Chaque LM est localisé à l'aide d'un stéréomicroscope Leica M 10 muni d'une chambre claire. Les coordonnées X et Y des LMs sont ensuite numérisées à l'aide du programme TpsDig (Version 1.40).

Les configurations de LMs de chacune des quatre structures de l'ensemble des spécimens étudiées (le nombre de spécimens et d'espèces varient selon les chapitres et les analyses) étaient superposées grâce à la méthode « Generalized least squares Procrustes superimposition » (GLS) (Rohlf & Slice 1990) afin d'éliminer toute variation autre que la forme (taille, orientation, translation) et obtenir la configuration consensus (moyenne totale) de chaque unité squelettique. Cette procédure GLS permet de séparer la forme et la taille comme deux composantes indépendantes. Les « partial warps scores – PWs » incluant les composantes uniformes et non-uniformes ont été calculées et utilisées comme descripteurs des variations de forme (Bookstein 1991, Rohlf 1993). Sachant que la centroïde d'une configuration de LMs est localisé à la position moyenne de toutes les coordonnées X et Y, la taille centroïde (CS - Centroid size), qui est une mesure globale de la taille de la structure, était calculée comme la racine carrée de la somme des carrés des distances de chaque LM au centroïde de la configuration.

Les descripteurs de forme (PWs) et la taille centroïde (CS) ont été utilisés dans des analyses statistiques multivariées appropriées aux questions posées. Le détail de ces analyses statistiques sera donné dans la section « méthode » des chapitres concernés.

L'ensemble des programmes TPS de morphométrie géométrique utilisé au cours de cette thèse (TpsDig, TpsSmall, TpsRelw, TpsRegr et TpsPLS) ont été écrit par F. J. Rohlf et sont disponibles gratuitement sur <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>. Les autres applications : CVAGen, PCAGen, DisparityBox6i, PairDisparity6, Regress6k, Standard6, VecCompare, VecLand, SpaceAngle et TwoGroup6h proviennent du package de morphométrie géométrique IMP créé par H. D. Sheets et

sont également disponibles gratuitement sur internet :  
<http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.

### 2.2.5. Microscopie électronique à balayage

La microscopie électronique à balayage (SEM) a été utilisée pour décrire et comparer la dentition des mâchoires buccales (prémaxillaire et mandibule) chez plusieurs espèces de Pomacentridae adultes. Les pièces étudiées ont été traitées de la manière suivante :

- Les pièces osseuses sont extraites des poissons ;
- Elles sont nettoyées minutieusement à l'aide de pinces affûtées, d'aiguilles et de pinceaux pour ôter les impuretés et le tissu conjonctif qui camouflent la base des dents et la structure osseuse ;
- Après déshydratation, le matériel a subi une dessiccation sous vide par sublimation (point critique) ;
- Les pièces osseuses de chaque espèce ont été fixées dans une position similaire sur un support métallique SEM au moyen de Temfix® et métallisées sous vide par pulvérisation de platine.

Le matériel a ensuite été examiné au moyen d'un microscope électronique à balayage (JEOL, JSM – 840 A) sous une tension d'accélération de 19 kv.

### 2.2.6. Règle de nomenclature et abréviations

Conventionnellement, les éditeurs de revues scientifiques recommandent de dénommer une espèce par son nom complet (nom de genre + nom d'espèce) lors de sa première citation dans le texte. Ensuite, le nom de genre peut généralement être abrégé par sa première lettre lors des citations successives dans le manuscrit. Dans le cas où deux genres partagent la même première lettre, il est couramment admis d'ajouter la seconde lettre du genre dans l'abréviation pour aider le lecteur à la reconnaissance du genre. Chez les Pomacentridae, un certain nombre de genres partagent les mêmes premières lettres : *Cheiloprion*, *Chromis* et *Chrysiptera*, par exemple. Par conséquent, j'adopterai une règle atypique d'abréviation des noms de genre afin de d'aider le lecteur à reconnaître directement le genre et l'espèce concerné. Les abréviations seront reprises dans les tableaux présentant les espèces étudiées dans chaque chapitre. Cependant, voici les abréviations des genres utilisés durant cette thèse :

- *Abudefduf* = *A.*
- *Amphiprion* = *Am.*
- *Cheiloprion* = *Chei.*
- *Chromis* = *C.*
- *Chrysiptera* = *Chrys.*
- *Dascyllus* = *D.*
- *Pomacentrus* = *P.*
- *Plectroglyphidodon* = *Pl.*
- *Stegastes* = *S.*

---

## CHAPITRE 3

# DIVERSITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

---

### 3. DIVERSITÉ DES NICHES TROPHIQUES CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES\*

#### 3.1. INTRODUCTION

Coral reefs have an extraordinary diversity of fishes, and a central goal of reef community ecology is to understand the mechanisms allowing the coexistence of so many species. Resources (e.g., food and habitat) partitioning may be viewed as one of the key factors in the diversifying process, promoting coexistence of closely related and ecologically equivalent species (Colwell & Fuentes 1975). The trophic niche, defined as the place of an organism in the environment in relation to its food (Silvertown 2004), is probably one of the main axes of diversification in vertebrates (Streelman & Danley 2003). In reef fishes, the trophic ecology has been widely studied. For instance, extensive evidence of trophic adaptations and a great diversity of diets were highlighted in Labridae (Wainwright 1988, Wainwright *et al.* 2004) and Chaetodontidae (Motta 1988, Ferry-Graham *et al.* 2001a, Pratchett 2005).

The damselfishes (Pomacentridae) include more than 340 species living mainly in coral reef environments (Allen 1991, Nelson 2006). Pomacentrids are perhaps the most conspicuous inhabitants of coral reefs (Allen 1991). Their abundance has led to a legitimate focus on damselfishes in reef ecological studies; most of the knowledge on reef-fish ecology is based on this family. This is particularly true for habitat use (Waldner & Robertson 1980), larvae (Wellington & Victor 1989), settlement (Leis & Carson-Ewart 2002) and recruitment (Lecchini & Galzin 2005). Diverse topics on coral reef ecology related to the diet of some damselfishes have been investigated. For instance, the effects of herbivorous damselfishes on benthic communities are increasingly studied (Hata & Kato 2002, Gobler *et al.* 2006, Ceccarelli 2007). Damselfishes have also served as a model fish for the study of planktivory. For example, the impacts of ecological factors like rank within social groups (Coates 1980), zooplankton dynamics (Noda *et al.* 1992) and current speeds (Mann & Sancho 2007) on the feeding behaviour of planktivorous species were illustrated in damselfishes. However, very few works have precisely focused on all the diversity of trophic niches present in the family Pomacentridae. Currently, only two studies are entirely devoted to comparative feeding habits in several species of damselfishes: one at Alligator Reef, Florida Keys (Emery 1973) and another in Taiwan (Kuo & Shao 1991). In general, three main feeding guilds are considered (Allen 1991): herbivorous, planktivorous and omnivorous.

---

\* Légèrement modifié de : Frédéric B, Fabri G, Lepoint G, Vandewalle P, Parmentier E. 2009. Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research* 56: 10-17.

In trophic niche analysis, two main approaches are usually used: stomach content analysis and the use of stable isotope ratios. The combination of these approaches in the same study has the advantage of balancing the inaccuracy of each method. Stomach content data are a snapshot reflecting the most recent meal and may not be representative of overall diet. The use of stable isotope ratios of carbon ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) and nitrogen ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) provides complementary data in the analysis of gut contents (e.g. : de la Morinière *et al.* 2003, Parmentier & Das 2004). Stable isotope analysis has emerged as a powerful tool for tracing dietary sources, as the isotope ratios of a consumer are related to those of its food (Peterson & Fry 1987). This method provides an integrated measure of the dietary components over a much longer period of time than gut content analysis does. Although stable isotope analysis does not provide a detailed picture of dietary preferences, it gives an average estimate of an organism's preferred diet that is much less subject to temporal bias (Pinnegar & Polunin 1999). Moreover, stable isotope analysis were recently revealed as a powerful tool for assessing the trophic niche width of species (Bearhop *et al.* 2004).

The purpose of the present study is to determine the trophic niche in thirteen sympatric species of damselfishes (Table 3.1) through an approach combining stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) and stomach contents. This framework will allow a discussion about the diversity of their feeding habits.

### 3.2. MATERIALS AND METHODS

The thirteen species were collected on the «Grand Récif» of Toliara (SW Madagascar, Mozambique Channel;  $23.36^\circ\text{S}$ ,  $43.66^\circ\text{E}$ ) in November 2005. All specimens (Table 3.1) were collected on the inner reef at depths situated at between 2 and 15 m after being anesthetized by rotenon or by a solution of quinaldin. As all damselfishes have a diurnal feeding activity (Emery 1973), all fishes were captured in the morning (between 9 and 11h a.m.). After their capture, the fishes were brought to the surface and killed as quickly as possible by an overdose immersion in MS-222. They were then placed on ice.

Each fish was weighed and its standard length (SL) was measured to the nearest millimeter. Samples ( $\pm 2\text{cm}^3$ ) of lateral muscle tissue of each fish were used for stable isotope analysis. The entire digestive tract was removed and conserved in 70% alcohol for stomach content analysis. All fish samples showed little variation in size except in *Amphiprion akallopisos*, *Abudefduf vaigensis*, *Dascyllus trimaculatus* and *Plectrygylphidodon lacrymatus*.

Different primary food sources (plankton, benthic invertebrates and algae) were taken from the fish collection site. Suspended organic matter was obtained by filtering 5 liters per sample of seawater from the collection site on GF/C Whatman filters, after pre-filtering through a  $250\text{ }\mu\text{m}$

sieve. Meso-zooplankton was trapped using a net with a mesh of 250 µm, towed on the reef at a 2 m depth. Erect macroalgae (three species of Chlorophytes, one Rhodophyte and three Phaeophytes) colonizing the reef and turf algae from dead coral areas, where some studied damselfishes lived, were taken. Benthic small invertebrates (such as isopods, amphipods, harpacticoid copepods, annelids) were collected from the reef during the night using light traps attached to the substratum above the bottom (50 cm). These traps consisted of plastic bottles (1.5 l) containing glowsticks, which were alight for 8–12 h.

### 3.2.1. Stomach content analysis

Stomachs were opened and all dietary constituents were identified using a Wild M10 binocular microscope or a polarizing microscope (Leica DM 1000). In an ecomorphological context, the preys are separated into six categories reflecting the imposed functional constraints (Barel 1983): phytoplankton, benthic algae, sessile invertebrates, vagile invertebrates, zooplankton and detritus. The stomach contents were expressed by the numerical methods (Hyslop 1980): the number of items in each food category was recorded for all the stomachs and the total was expressed as a percentage. Diet variation according to size was also investigated in *Amphiprion akallopis*, *Abudefduf vaigensis*, *Dascyllus trimaculatus* and *Plectrygylphidodon lacrymatus*.

### 3.2.2. Stable isotope analysis

Samples of lateral muscle tissue and potential food sources were dehydrated for 24 h at 50°C before being ground into a homogenous powder. After grinding, samples containing carbonates (macroalgae, zoobenthos) were placed for 24 h under a glass bell with fuming HCl (37%) (Merck, for analysis quality) in order to eliminate calcareous material. Lipids were not removed from all samples. Seawater samples were filtered through precombusted glass filters (Whatman GF/F) (at 450°C, for 4 h) for the isotopic analysis of particulate organic matter (POM). Carbon and nitrogen gas were analyzed on a V.G. Optima (Micromass) IR-MS coupled to an N-C-S elemental analyzer (Carbo Erba). Routine measurements were precise to within 0.3‰ for both  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Stable isotope ratios were expressed in  $\delta$  notation according to the following:

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

where  $X$  is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and  $R$  is the corresponding ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  for samples or standards. Carbon and nitrogen ratios are expressed relative to the vPDB (Vienna PeeDee Belemnite) standard

and to atmospheric nitrogen standard, respectively. Reference materials were IAEA-N1 ( $\delta^{15}\text{N} = +0.4 \pm 0.2\text{\textperthousand}$ ) and IAEA CH-6 (sucrose) ( $\delta^{13}\text{C} = -10.4 \pm 0.2\text{\textperthousand}$ ).

### 3.3.1. Statistical analyses

The Kolmogorov-Smirnov test was used to test the normality of the data. One-way ANOVA were used to compare isotope ratios between the different species. These analyses were computed using STATISTICA, version 7.1 (Statsoft 2005). The computer package PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research Ltd, UK, Version 5.2.9) was used to generate hierarchical clustering based on Euclidian distances applied to isotope ratios. Stomach content data were also analyzed in PRIMER using the following techniques. Hierarchical clustering was performed based on a Bray-Curtis similarity coefficient applied to percentage composition data. The non-parametric ANOSIM test (analysis of similarities) was then used to statistically test the interspecific differences in stomach contents. Finally, in order to characterize the trophic niche of each species, PRIMER was used to perform a hierarchical clustering based on the Bray-Curtis similarity coefficient applied to all data of the two approaches.

## 3.3. RESULTS

### 3.3.1. Stomach content analysis

The stomachs of 10 individuals from 134 examined specimens of the 13 species were found to be empty (Table 3.1). One specimen of *Abudefduf vaigiensis* and one of *Chromis ternatensis* had a stomach filled up with a great number of demersal fish eggs. This finding is informative about feeding opportunism but these two specimens were not included for calculating the mean diet composition. Relatively low variations are observed in stomach contents of each species (standard deviations vary from 0 to 15% of the total content according to the categories of prey).

There were significant differences in the gut contents of the 13 species, as shown in Fig. 3.1 (ANOSIM global test statistic  $R = 0.565$ ,  $P < 0.001$ ). However, pairwise comparisons revealed that some species show non-significant differences in diet (pairwise  $R < 0.5$ , Table 3.2). According to these results, the 13 species can be grouped into three clusters (Fig. 3.1, Table 3.2). The three species of *Abudefduf* and *C. ternatensis* form a first cluster where zooplankton accounts for >95% of items in the stomach contents. In these species, the preys were essentially pelagic copepods but, to a lesser extent, chaetognaths were also found in almost all stomach of *A. sexfasciatus* and *A. sparoides*, 7 and

10 specimens respectively. The second group of species is composed of *Pomacentrus caeruleus*, *Chromis dimidiata* and both *Dascyllus* species. Their stomach contents reveal that they feed mainly on zooplankton essentially composed of planktonic copepods (58% in *Dascyllus aruanus* to 83% in *P. caeruleus*) but that they also consume benthic algae and vagile benthic invertebrates in variable proportions according to each species (Fig. 3.1). For example, vagile invertebrates (essentially harpacticoid copepods) represent 38% of items found in *D. aruanus* stomachs and benthic filamentous algae constitute 28% of *C. dimidiata* stomach content. Finally, the cluster III groups species consuming mainly benthic algae (>50% of items in stomach contents): *Plectroglyphidodon lacrymatus*, *Amphiprion akallopis*, *Pomacentrus baenschi*, *Pomacentrus trilineatus* and *Chrysiptera unimaculata*. This last species even showed more than 90% of benthic algae in its stomach contents. Within the cluster III, *P. baenschi* is the species which has stomach contents filled with various items in medium-proportions: zooplankton (22%), benthic algae (53%), sessile invertebrates (19%) and vagile invertebrates (4%).

Stomach contents revealed no size related diet variation in *Am. akallopis*, *A. vaigiensis*, *D. trimaculatus* and *Pl. lacrymatus* (in the four species, linear regressions of each prey category versus fish size are not significant;  $P > 0.05$ ).

### 3.3.2. Stable isotope analysis

All the food sources had lower  $\delta^{15}\text{N}$  values than the fish species (Fig. 3.2). Isotopic values in algae (including turf algae) ranged from  $-17.5$  to  $-8.9\text{\textperthousand}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and from  $2.0$  to  $6.1\text{\textperthousand}$  for  $\delta^{15}\text{N}$ . Zooplankton had lower  $\delta^{13}\text{C}$  and higher  $\delta^{15}\text{N}$  than both algae and zoobenthos.

There were highly significant differences between the delta values of the 13 pomacentrid species (one-way ANOVA:  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $F_{12,121} = 146.6$ ,  $P < 0.0001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $F_{12,121} = 53.65$ ,  $P < 0.0001$ ). Three species clusters could be distinguished according  $\delta^{13}\text{C}$  mean values (Figs. 3.2, 3.3). A first group (A) including *Chry. unimaculata*, *Pl. lacrymatus* and *Am. akallopis* showed the least negative  $\delta^{13}\text{C}$  values. Each *Abudefduf* species, the two *Chromis* species, *D. trimaculatus* and *P. caeruleus* have the most negative  $\delta^{13}\text{C}$  values and composed a second assemblage (C). *Pomacentrus trilineatus*, *P. baenschi* and *D. aruanus* formed an intermediate cluster (B) along the  $\delta^{13}\text{C}$  axis between the first two groups. Among all species, *P. trilineatus*, *Am. akallopis* and *D. trimaculatus* have the greater variation of  $\delta^{13}\text{C}$  values. This  $\delta^{13}\text{C}$  variation is significantly correlated with the SL only in *Am. akallopis* ( $r = 0.82$ ;  $P < 0.01$ ) where the small specimens showing lower  $\delta^{13}\text{C}$  than the largest. *Dascyllus trimaculatus* and *Chry. unimaculata* respectively showed the most positive and the most negative  $\delta^{15}\text{N}$  values. However, even if significant differences existed between the mean values of  $\delta^{15}\text{N}$  in some species, no cluster could be easily distinguished along this axis using this parameter.

### 3.4. DISCUSSION

Stable isotopic analyses show that the 13 species can be divided into three main feeding guilds according their foraging strategies: benthic feeders/foragers (group A), pelagic feeders (group C) and an intermediate group (group B), feeding on both pelagic and benthic preys (Figs. 3.2, 3.3). This separation can be made along the  $\delta^{13}\text{C}$  axis, which represents a continuum of food sources from plankton (the most negative values) to zoobenthos and algae (the least negative values) (Bootsma *et al.* 1996). Pelagic feeders (*Abudefduf* species, *Chromis* species, *D. trimaculatus* and *P. caeruleus*) and benthic feeders (*Chry. unimaculata*, *Pl. lacrymatus* and *Am. akallopis*) have  $\delta^{13}\text{C}$  values that matched the isotopic signatures of, respectively, plankton and benthic preys. *Pomacentrus trilineatus*, *P. baenschi* and *D. aruanus* (Fig. 3.3) form an intermediate group in which preys could come from benthic and pelagic food webs. Generally speaking, an enrichment in  $\delta^{15}\text{N}$  relative to assimilated food is expected between two trophic levels (DeNiro & Epstein 1981). In this study, the  $\delta^{15}\text{N}$  values of fishes are higher than their potential food sources. Nevertheless,  $\delta^{15}\text{N}$  does not allow to discriminate between different trophic niches. *Dascyllus trimaculatus* displays the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values but also has a large size, and therefore, probably occupies a higher trophic position than other pomacentrids.

Stomach content analysis provides more details (e.g., kind of preys generally selected) of the diet revealing feeding preferences and some niche partitioning not shown by stable isotopes. For example, stomach contents reveal that planktonic copepods are the dominant prey in pelagic feeders (group C + *D. aruanus*) as in the majority of diurnal planktivores fishes of coral reefs (Hobson & Chess 1978). In this group, *Abudefduf sparoides*, *A. sexfasciatus*, *A. vaigiensis* and *C. ternatensis* can be considered as exclusively zooplanktivorous species (Fig. 3.1). *Dascyllus aruanus* is a carnivorous species eating both zooplankton and vagile benthic invertebrates, explaining the intermediate position given by the stable isotope analysis. *Pomacentrus caeruleus*, *C. dimidiata* and *D. trimaculatus* feed mainly on zooplankton (group C) but their diet can be occasionally completed by other selected food sources which come from the benthic compartment: algae and/or benthic invertebrates. The stomach contents of the benthic feeders (group A) are composed of variable proportions of filamentous algae. *Plectroglyphidodon lacrymatus* and *Am. akallopis* could be considered as omnivorous, feeding mainly on benthic algae while *Chrysiptera unimaculata* appears to be an almost exclusive algivore.

Although *P. baenschi* and *P. trilineatus* belong to the same feeding group (group B), a difference in their trophic niche width is suggested by stable isotope analysis (Bearhop *et al.* 2004). *Pomacentrus baenschi* might be a true omnivore (Fig. 3.1) and the very low variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in its

muscle tissue may reveal an evenness of prey components in its diet over time. On the other hand, stomach contents analysis show that filamentous algae essentially compose the diet *P. trilineatus* which does not directly match its stable isotope signatures. Such algal domination in stomach contents could be accidental and a diet switching over time is suggested by the variation of  $\delta^{13}\text{C}$  values. This intrapopulation variability of prey choice could be related to factors like predation, competition and/or prey abundance.

The variation of  $\delta^{13}\text{C}$  signatures in *Am. akallopis* is size related and could reflect some ontogenetic change in food preference (i.e., anemone tissue which could be too rapidly digested; Mariscal 1970, Allen 1991) or ontogenetic change in behaviors (i.e., dead eggs removal in males; Allen 1991) which were not revealed by stomach contents analysis, or related to an ontogenetic variability in diet-tissue fractionation and/or physiology (Bearhop *et al.* 2004).

### Diversity of feeding habits in damselfishes

In the coral reef ecosystem of Toliara, the Pomacentridae belong to three feeding guilds, exploiting different ecosystem compartments: pelagic feeders, benthic feeders and a third group which feeds in both the pelagic and benthic biota. The first guild includes zooplanktivore species. In the second and third groups, we found species feeding on small vagile animals, sessile animals (to a lesser extent) and/or algae. That supports the general trends observed in other pomacentrids of different geographical areas (Emery 1973, Allen 1991, Kuo & Shao 1991). Only two species are known as coral polyp feeders (Allen 1991, Kuo & Shao 1991): *Cheiloprion labiatus* and *Plectroglyphidodon johnstonianus*. The dietary diversity among sympatric damselfishes is relatively low in comparison with the diverse trophic niches of Labridae (e.g. : macro-mollusc, Brachyura, fish, coral, Foraminifera, gnathiid feeders) (Wainwright & Bellwood 2002). This might be because zooplankton, small benthic prey and filamentous algae are not limiting factors in coral reefs, facilitating species coexistence (Anderson *et al.* 1981). The diversity of damselfishes may be mainly related to behavior and habitat choice (Waldner & Robertson 1980, Ormond *et al.* 1996). The studied species feeding on algae are solitary (except in the case of pairs of *Am. akallopis*, living in anemones) and live close to the reef bottom, in shelters among living or dead coral, or rubble area of shallow water (Fig. 3.4) (Allen 1991, B.F. personal observation). *Pomacentrus baenschi* appears to have different shelters in a relatively large area (approximately 3 m<sup>2</sup>, B.F. personal observation) but in the other species, an individual is associated to one shelter. Species feeding mainly on small pelagic preys are generally found in aggregations (schooling species) (Emery 1973). Exclusive zooplankton feeders, such as the three species of *Abudefduf* and *C. ternatensis*, remain just above the reef, in the water column (Allen 1991, B.F. personal observation). The adults of *D. trimaculatus* occur in small to large aggregations, and

their juveniles are often commensal with large sea anemones or small coral heads (Allen 1991). *Dascyllus aruanus* form social groups living in association with branched corals (Allen 1991). *Chromis dimidiata* schools just over the reef, and *P. caeruleus* swims near the substrate and does not usually move away from the reef (B.F. personal observation). All these observations agree with Emery's (1973) results on other damselfish species at the Florida keys and reveal that diet, habitat and behavior are strongly correlated in damselfishes.

---

## CHAPITRE 4

# VARIABILITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE CHEZ *DASCYLLUS ARUANUS*

---

## 4. VARIABILITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE INTRA- ET INTER-POPULATIONNELLE CHEZ UNE DEMOISELLE VIVANT EN GROUPES SOCIAUX : *DASCYLLUS ARUANUS*<sup>\*</sup>

### 4.1. INTRODUCTION

Recently, some ecologists have focused on trophic niche width (or diet breadth) related to intrapopulation variations and their possible implications in the evolutionary mechanisms (Bolnick *et al.* 2003). The diet breadth of animal populations form a continuum between two extremes which are: (1) all individuals of the population are ecologically equivalent and use the same full set of food resources (no individual specialization) or, (2) the population is made up of specialized individuals which feed on a narrow range of resources and therefore the population diet breadth is determined by the addition of the different narrow niches of each individual (Bolnick *et al.* 2007). Specializations may result from the use of different dietary items or foraging tactics (Sargeant 2007).

Schooling planktivorous species constitute one of the major guilds of the Pomacentridae (Emery 1973, Allen 1991). The Humbug Damselfish, *Dascyllus aruanus* (L.), typically belongs to this guild (Randall & Allen 1977). It is a highly site-attached fish living in permanent social groups associated with branched corals (acroporan or pocilloporan corals) in which it shelters when threatened (Sale 1971). The social groups usually consist of individuals of regular size gradations from small to large where small fish are always subordinate to larger ones (Coates 1980). This damselfish is generally regarded as a zooplanktivorous species that feeds on copepods and other planktonic preys (Randall & Allen 1977). It was already shown that the size of prey taken up by *D. aruanus* is influenced by social rank (Coates 1980) and that larger fish feed commonly further upstream than smaller ones (Forrester 1991). At Toliara Reef (Madagascar), we showed that benthic crustaceans may constitute a part of its diet, enlarging the potential food niche of this species and allowing to individuals a certain degree of diet variability and/or specialization (Chapter 3).

In *D. aruanus* and other species living in stable social groups, diet breadth may be influenced by a combination of (1) ontogenetic factors, (2) dominance status, (3) group size and (4) composition of the social group (Forrester 1991). All these factors may enhance individual diet specialization by potentially reducing resource competition between individuals within the groups (Svanbäck & Bolnick 2005). Intra-group competition linked to group size (Bednekoff & Lima 2004) and group density (Svanbäck & Bolnick 2007) could lead to a high degree of specialization among individuals

\* Légèrement modifié de : Frédéric B, Lehane O, Vandewalle P, Lepoint G. Trophic niche width, shift and specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*. Submitted.

which could ultimately affect the individual body condition. Such interactions may also be higher in animals living within a limited home range such as highly site-attached coral reef fishes.

Measurements of carbon and nitrogen isotopic ratios and stomach content analysis (prey type and size) were used to investigate the trophic niche width of the Humbug Damselfish in the lagoon of Toliara. The first purpose was to determine whether the feeding of benthic preys is an unexpected specialization varying within and among social groups. Secondly, we also aimed to examine if individual diet specialization occurs in *D. aruanus*, which are potentially related to the group size and/or the group density.

## 4.2. MATERIALS AND METHODS

### 4.2.1. Field sampling

Five whole social groups (or colonies) of *Dascyllus aruanus* (90 fishes) were collected in the lagoon of the «Grand Récif» of Toliara (SW Madagascar, Mozambique Channel) (23.36 °S, 43.66 °E) during October 2006. The groups, ranging in size from 9 to 35 individuals (Table 4.1), all occupied *Acropora sp.* colonies at depths situated at between 6 and 8 m. The groups were located on the same site, 10 m away from each other, so the plankton supply was certainly the same for the five colonies. Visual census during 5 days before their capture highlighted that there was no migration by individuals between coral colonies. All specimens were collected the same day between 9 and 11h a.m.; after being anesthetized with a solution of quinaldine. After their capture, the fish was brought to the surface and killed as quickly as possible by an overdose immersion in MS-222. They were then placed on ice. The standard length (SL) of each fish was measured to the nearest millimeter. Sexual status (juvenile, female or male) was determined by visual examination of the gonads during dissection. Samples ( $\pm 2\text{cm}^3$ ) of lateral muscle tissue of each fish were used for stable isotope analysis, and the entire digestive tract was preserved in 70% alcohol for stomach content analysis. Potential food sources such as zooplankton, benthic invertebrates (e.g. isopods and harpacticoid copepods) and turf algae were taken from the fish collection site according to the methodology described in chapter 3. Suspended organic matter was obtained by filtering 5 liters per sample of seawater from the collection site on GF/C Whatman filters, after pre-filtering through a 250 µm sieve. The coral heads occupied by each social group were measured to the nearest centimeter and their area was calculated. The density of the *D. aruanus* colony was expressed as fish  $\text{m}^{-2}$ .

#### 4.2.2. Stomach content analysis

Fish stomachs ( $n = 90$ ) were opened and all dietary constituents were dispersed onto individual glass slides. All food items were identified using a Leica M10 binocular microscope. Animal preys were identified to the family level, class or phylum and assigned to the planktonic or the benthic compartment. Plant prey were classified as either phytoplankton or fragments of benthic algae. Other unidentified items were classified as «unrecognized». In order to define the breadth of trophic niche in *D. aruanus*, we quantified food items in 2 ways: (a) as a percentage of occurrence, and (b) as a mean percentage composition of each item in gut content (Hyslop 1980). When all food items were assigned to the planktonic or the benthic compartment, the null hypotheses of no difference in global foraging tactics among colony members was tested using a one-way ANOVA followed by a Tukey's test. The data were arcsine-square root transformed before the analysis.

We used the adaptation of Schoener's (1968) proportional similarity index ( $PS_i$ ) in order to measure individual specialization on the selected prey. This index measures the overlap between the diet of an individual  $i$  and the population diet (see Bolnick *et al.* 2002, Araújo & Gonzaga 2007 for detailed explanations on this index). The  $PS_i$  values can be calculated for all individuals in the population and are summarized as a population-wide measure of individual specialization, IS, which is the average of  $PS_i$  values (Bolnick *et al.* 2002). IS varies from near 0 (maximum individual specialization) to 1 (no individual specialization). To calculate this index, all food items were divided into four categories reflecting imposed functional constraints (Barel 1983): (1) benthic algae, (2) sessile invertebrates, (3) vagile benthic invertebrates and (4) planktonic invertebrates.

In order to compare foraging tactics among individuals of each social group, all prey items were assigned to either the planktonic or the benthic compartment. To test the hypothesis of no relationship between foraging tactics and fish size, the percentages of planktonic prey were regressed on the SL of fish. Comparisons of this relationship among colonies were carried out using an ANCOVA testing the null hypothesis of homogeneity of models (slopes and intercepts). In this test, the fish size (SL) was considered as the variate, the percentage of planktonic preys as the covariate and the colony was the grouping factor. We additionally incorporated sex status (juvenile, female or male) as a second grouping factor in order to test how sex contributes to this pattern of covariation.

Individual specialization in prey size was investigated by measuring, to the nearest 10 µm, the first fifty copepods (planktonic or benthic) encountered during the examination of each stomach content. It corresponds between 50 and 100% of stomach content items. Roughgarden's (1974) measure of individual specialization for continuous data, WIC/TNW, was used. The total niche width (TNW) is simply the variance of size for all captured copepods (i.e. when all stomach contents are pooled). The within-individual component (WIC) is the average variance of copepods size fed by each

individual and the between-individual component (BIC) is the variance among individuals' mean copepod sizes. The total niche width can be expressed as TNW = WIC + BIC (Bolnick *et al.* 2003). The index WIC/TNW varies from 0 (maximum individual specialization) to 1 (no individual specialization). It was applied to analyze specialization on copepod size within each social group. We also tested a hypothetical variation of such specialization related to group density and group size.

The calculation of all indices of specialization was performed using the software IndSpec1 (Bolnick *et al.* 2002). The significance of the WIC/TNW and the IS measures of individual specialization were tested in IndSpec1 through a Monte Carlo bootstrap procedures (N=10,000). IndSpec1 runs a nonparametric Monte Carlo procedure to generate replicate null diet matrices drawn from the population distribution from which p-values can be computed.

Additionally, we examined prey size selectivity. We tested the null hypothesis of no relationship between *D. aruanus* and copepods prey size using regression analysis. Comparisons of this relationship among colonies were carried out using an ANCOVA. We also incorporated sex status (juvenile, female or male) as a second grouping factor in order to test how sex contributes to the pattern of covariation.

#### 4.2.3. Stable isotope analysis

Samples of lateral muscle tissue and potential food sources were dehydrated for at least 48 h at 50°C before being ground into a homogenous powder. After grinding, samples containing carbonates (turf algae and zoobenthos) were placed for 24 h under a glass bell with fuming HCl (37%) (Merck, for analysis quality) in order to eliminate calcareous material. Measurements were performed with a mass spectrometer (Optima, GV Instrument, UK) coupled to a C-N-S elemental analyzer (Carlo Erba, Italy) for combustion and automated analysis. Ratios are presented as  $\delta$  values (‰), expressed relative to the vPDB (Vienna PeeDee Belemnite) standard and to atmospheric N<sub>2</sub> for carbon and nitrogen, respectively. Reference materials were IAEA-N1 ( $\delta^{15}\text{N} = +0.4 \pm 0.2\text{\textperthousand}$ ) (mean  $\pm$  SD) and IAEA CH-6 (sucrose) ( $\delta^{13}\text{C} = -10.4 \pm 0.2\text{\textperthousand}$ ) (mean  $\pm$  SD). Standard deviation on replicates of a *D. aruanus* pool was 0.3 and 0.4‰ for carbon and nitrogen, respectively.

An ANCOVA was performed in order to test the null hypothesis of the same covariation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  among colonies. Regression analysis was used to examine trends of stable isotope composition with fish size (SL). As the social groups of *D. aruanus* are highly size-structured, we had to account for this factor in order to explore hypothetical variations in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  related to the group size of *D. aruanus* colonies. Therefore, we used the variance of the residuals from a regression between SL and  $\delta^{15}\text{N}$  (or  $\delta^{13}\text{C}$ ) (Matthews & Mazumder 2004). The hypothesis of no relationship between residual variance and group size/density was also tested using regression analysis.

#### 4.2.4. Estimate of body condition

The C/N ratio is used as a proxy to assess the body conditions of an individual as there are significant positive relationships between the C/N ratio of a tissue and its lipid content for both aquatic and terrestrial animals (Post *et al.* 2007). We hypothesize that a lower individual lipid content in muscle indicates a poorer body condition. The hypothesis of group size and group density effects on the mean individual body condition of fishes in each colony was tested using regression analysis.

One-way ANOVA, ANCOVAs and regression analysis were computed using STATISTICA, version 7.1 (Statsoft 2005).

### 4.3. RESULTS

The biggest fish was always a male in each of the social groups. However, colonies structure differed according to sex ratios or the size range of individuals. Generally speaking, social groups were essentially composed of juveniles (colonies 1, 2, 4 and 5; Table 4.1). The colony 3 proportionally housed more females than the other four.

#### 4.3.1. Stomach content analysis

Among all fish ( $n = 90$ ), only four specimens had an empty stomach. The diet of *D. aruanus* consisted primarily of copepods (Table 4.2) which accounted for more than 90% of the stomach content (pooled colonies). They came from both the planktonic (Calanoida, Harpacticoida and Poecilostomatida) and the benthic (Harpacticoida) compartments. Benthic filamentous algae and ascidians were also grazed, but it generally represented less than 5% of items found.

The proportions of planktonic copepods varied among the social groups of *D. aruanus* (Table 4.2) (one-way ANOVA  $F_{4,81} = 21.72$ ;  $p < 0.01$ ). Pairwise comparisons revealed individuals of colonies 1 and 2 (i.e. the smallest ones) fed more on benthic crustaceans, such as harpacticoids and isopods, than did the members of the other colonies ( $p < 0.01$ , Tukey's tests).

The diet of *D. aruanus* varied during growth, as shown by the strong relationships between fish size (SL) and the percentage of planktonic prey found in their stomach content (Fig. 4.1), though this relationship was not significant for the colony 1 ( $r^2 = 0.37$ ;  $p = 0.08$ ). In each social group, the smaller fish (juveniles) fed more on benthic prey (Fig. 4.1), particularly harpacticoid copepods. Adults fed generally in the planktonic compartment, but with variations among social groups. The ANCOVA

showed significant differences between the intercepts and slopes of the regression models (test of common slopes:  $F_{4,76} = 4.40; p < 0.01$ ; homogeneity of intercepts:  $F_{4,80} = 67.36; p < 0.01$ ). These results confirmed that the *D. aruanus* of the smallest social groups (colonies 1 and 2) fed proportionally more on benthic prey (Fig. 4.1). On the other hand, all fish in colony 4 mainly foraged in the water column (all individuals showed >74% plankton in their stomach). ANCOVA showed that sex did not influence the covariation between fish size and the percentage of ingested planktonic preys (test of common slopes:  $F_{2,74} = 0.13; p = 0.88$ ; homogeneity of intercepts:  $F_{2,78} = 0.06; p = 0.94$ ).

There were significant positive relationships between *D. aruanus* size and the mean size of copepod prey ( $r^2 \geq 0.61$ ; Fig. 4.2). The ANCOVA revealed no difference in the slope of the regression model of each colony ( $F_{4,76} = 2.02; p = 0.09$ ). However, significant differences were present among the intercepts of the linear models ( $F_{4,80} = 50.59; p < 0.01$ ) probably related to the fact that preyed planktonic copepods are larger than preyed benthic copepods. For example, all fish in colony 4 mainly fed on planktonic copepods. Consequently, they ingested on average larger preys than the members of other social groups. Sex status did not influence the covariation between fish size and ingested copepod size (test of common slopes:  $F_{2,74} = 0.56; p = 0.58$ ; homogeneity of intercepts:  $F_{2,78} = 0.39; p = 0.68$ ). However, the biggest male always fed on the largest sized prey (Fig. 4.2).

The index of individual specialization of selected prey (IS) varied between 0.8161 and 0.9308 (Table 4.3), showing weak but significant specialization in prey types within social groups of *D. aruanus*. When social groups were compared, IS variation appears not significantly related to the size ( $r^2 = 0.45; p = 0.22$ ) or the density of the colony ( $r^2 = 0.72; p = 0.07$ ). On the other hand, a significant negative relationship between the individual specialization in prey size (WIC/TNW) and the density of the social group was observed ( $r^2 = 0.91; p = 0.01$ ) (Table 4.3, Fig. 4.3). The relationship between WIC/TNW and the group size is similar but not significant ( $r^2 = 0.73; p = 0.07$ ). Group size and especially group density drove individual specialization but these tests should be interpreted cautiously given the sample size of only 5 colonies.

No correlation was found between WIC/TNW and the fish size variance of colonies ( $r^2 = 0.06$ ). Consequently, the effect of ontogeny on the WIC/TNW variation among social groups was totally negligible. A decrease in the WIC/TNW index related to the group density was not linked to an increase in the TNW ( $r^2 = 0.01, p = 0.88$ ). However, the between individual component (BIC = the variance among individuals' mean prey sizes) increased significantly with the group density ( $r^2 = 0.95; p < 0.05$ ).

### 4.3.2. Stable isotope analysis

Turf algae and zoobenthos had lower  $\delta^{15}\text{N}$  values than *D. aruanus*, ranging from 3 to 6 ‰ (Fig. 4.4A). Zooplankton had lower  $\delta^{13}\text{C}$  and higher  $\delta^{15}\text{N}$  than both algae and zoobenthos. The  $\delta^{13}\text{C}$  values in *D. aruanus* ranged from -17 to -15.4‰ and the  $\delta^{15}\text{N}$  values from 7.8 to 10.1‰ (Fig. 4.4). Interestingly, the covariation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  did not significantly differ among social groups (ANCOVA,  $F_{4,78} = 0.37$ ;  $p = 0.83$ ). The range of  $\delta^{13}\text{C}$  was relatively low within each colony (0.2-0.6‰ according to the colony) (Fig. 4.4B), while the variation of  $\delta^{15}\text{N}$  was higher (0.8-1.3‰).

The variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in *D. aruanus* was weakly size related (when all colonies are pooled;  $r^2 = 0.25$ ;  $p < 0.01$ ) where smaller individuals showed the least negative  $\delta^{13}\text{C}$  values. On the other hand, in each colony, there was a significant positive relationship between fish size and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $0.55 \leq r^2 \leq 0.74$ ; when all colonies are pooled,  $r^2 = 0.57$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 4.5). The ANCOVA revealed no differences between the slopes of the regression models ( $F_{4,78} = 1.32$ ;  $p = 0.27$ ), indicating that the rate of enrichment in  $^{15}\text{N}$  with fish size was similar among social groups.

In order to investigate possible variations in  $\delta^{15}\text{N}$  related to the density and size of the colony, we used the variance of the residuals from the regression between fish length and  $\delta^{15}\text{N}$ . No linear relation was observed between the residual variance in  $\delta^{15}\text{N}$  and the group size ( $r^2 = 0.39$ ;  $p = 0.27$ ). However the observed variance in the residuals was higher in the smaller social groups (Table 4.4). The residual variance in  $\delta^{15}\text{N}$  was also not significantly related to the group density ( $r^2 = 0.50$ ;  $p = 0.18$ ).

Pearson correlation analysis revealed significant positive relationships between the  $\delta^{15}\text{N}$  values of *D. aruanus* and the abundance of zooplankton in their stomach ( $0.53 \leq r \leq 0.81$  according to the social group), except for colony 2 ( $p = 0.15$ ) (Fig. 4.6). This result confirmed that higher  $\delta^{15}\text{N}$  values reflect a higher proportion of zooplankton and/or different type of zooplankton in the diet of the larger *D. aruanus*.

### 4.3.3. Individual body condition

No significant linear relationships existed between the means of body condition (C/N) and the group size ( $r^2 = 0.0003$ ,  $p = 0.98$ ); and the group density ( $r^2 = 0.02$ ,  $p = 0.82$ ). Although the variations are limited (Table 4.4), the C/N ratio differed significantly between the five colonies (ANOVA,  $F_{4,82} = 16.30$ ;  $p < 0.01$ ). Social groups 3 and 4 showed significantly higher C/N values than the others ( $p < 0.01$ , Tukey's test). Variance in body condition within social groups is also not correlated to the colony size and density ( $r^2 < 0.2$ ,  $p > 0.2$ ).

## 4.4. DISCUSSION

*Dascyllus aruanus* is generally considered as a typically zooplanktivorous damselfish (Coates 1980, Forrester 1991, Kuo & Shao 1991) but this study show a wider diet than previously expected. At Toliara Reef, variations in feeding behaviour and diet specializations were highlighted within and among social groups of *D. aruanus*.

### 4.4.1. Intra-group variations

In this study, qualitative intra-group variation in diet (type and habitat of prey) was shown to be relatively high. On the other hand, the variation was low among the colonies and therefore, the trophic niche of a social group completely matches the total trophic niche width of *D. aruanus* populations.

Our results confirm the statement that body size of fish is often correlated with  $\delta^{15}\text{N}$  (Beaudoin *et al.* 1999, Matthews & Mazumder 2005). This relationship may be interpreted as an ontogenetic shift to higher trophic positions (Reñones *et al.* 2002), shift in habitat use (Genner *et al.* 2003) and temporal variability of food sources (Matthews & Mazumder 2005). In our study, the stomach content analyses reveal that these variations correspond to ontogenetic diet changes of the type (benthic vs. planktonic) and the size of prey. During growth, *D. aruanus* gradually shifts its foraging tactics: (1) the smaller ones feed on benthic prey such as isopods and copepods, and the larger ones forage in the water column feeding on planktonic copepods; (2) the larger fish consumes larger-sized prey than the smaller fish. Our results can now explain why larger *D. aruanus* (Forrester 1991, Booth 2004) and *Dascyllus albisella* (Mann & Sancho 2007) are usually found feeding further upstream than the smaller ones do. This size-related trophic shift could be viewed as a foraging specialization in the social group. This specialization is consistent in each social group and, consequently, in the population. This behavioral specialization within a colony is probably driven by a combination of extrinsic (i.e. predation, competition) and intrinsic (morphology and physiology) factors. Among morphological variations, the influence of oral anatomy and mouth size on prey size is evident (Luczkovich *et al.* 1995). An enhanced suction feeding ability (Chapter 6) and more efficient vision for planktonic prey (Losey *et al.* 2000) have been highlighted in adults of *D. aruanus* and *D. albisella*, respectively. These characters should also strongly influence the foraging strategy. Moreover, larger fish can probably swim faster, so they can feed further from the coral head with no increase in the time required to swim back for sheltering (Webster & Hixon 2000).

Our results show the type and the size of prey selected by the other members of the colony are determined by fish size and not by sex status. Within groups, the dominant male (the biggest) has always access to the largest-sized planktonic copepods (Coates 1980, Forrester 1991, present study). Recently, the adaptive significance of structured size hierarchies has been questioned in clownfishes (Buston & Cant 2006). A primary cause suggested was the resolution of potential conflict over group membership between individuals adjacent in rank (Buston 2003, Buston & Cant 2006). However, the present study reveals another cause or consequence in size hierarchies where highly size-structured groups can offer the advantage of reducing possible intra-group trophic competition in association with size-related diet shift and specialization.

#### 4.4.2. Inter-group variations

In *D. aruanus*, the increase of individual specialization on prey size does not occur by extended total niche width (TNW). Indeed, in addition to functional constrains, the extremely limited home range of *D. aruanus* and its behavior reduce the possibilities of TNW expansion by new foraging activities. Generally speaking, the average long term diet use within a colony of *D. aruanus* is size-related and stable over time. However, the results also provide some evidences of variation in this pattern between social groups, which could be related to the difference in group density and, in a lesser extent, in group size.

A higher specialization in prey size in *D. aruanus* that belong to groups of higher population density per coral head was revealed (Fig. 4.3). The inter-group specialization in prey types (i.e. benthic vs. planktonic prey) is weak as it is primarily determined by intra-group specialization. Nevertheless, it appears also enhanced by the group density. The level of intra-group competition and/or the social interactions could be linked to group density, leading to an improved division of the resources among all individuals within the colony (Svanbäck & Bolnick 2007). The population density drives increased inter-individual variation of diet (BIC): fish forages and eats more selectively when group density increases. Specialization in prey size defined by the WIC/TNW index in *Anolis* spp (Iguanidae) has been shown to range between 0.675 and 0.985 among different geographical areas (Roughgarden 1974, Lister 1976). In comparison with these studies, the specialization on prey size in *D. aruanus* is defined by similar values. Unfortunately the possibility of comparison remains limited because the factors inducing individual specialization are not the same (geographical variation Vs group size/density effect). To my knowledge, other studies using the same methodology (the WIC/TNW index) do not exist. New examples (i.e. in damselfishes and other animal taxa) are required in order to have information about the extent of the variability in this index.

Planktonic copepods are more energy-rich than those in the benthos (Clarke 1999), probably due to their higher lipid content (Sargent & Falk-Petersen 1988). So *D. aruanus* may face a choice between a risky, high-profit food source or a safer, less profitable one. One benefit of group membership is a reduced predation risk (Booth 1995, Kent *et al.* 2006) where a greater level of safety is expected in larger groups due to some combination of simple risk dilution and collective threat detection (Beauchamp 2003, White & Warner 2007). The stomach content analysis showed that the individuals of the smaller social groups (colony 1 and 2) feed more on benthic copepods and isopods (Table 4.2). This snapshot observation was reinforced by isotope analysis. The higher residual variance of  $\delta^{15}\text{N}$  observed in the colonies 1 and 2 (Table 4.4) could be linked to this difference in foraging strategies among colonies. Firstly, the benthic resources are more variable in time than pelagic ones in Toliara lagoon at small spatial scale (Chapter 3). That would explain why smaller groups are isotopically more variable. Secondly, the observed residual variance of  $\delta^{15}\text{N}$  could be related to untimely switches between the pelagic and the benthic compartments of all fish in the colonies 1 and 2, while the majority of the members of the large social groups remain more permanently in the water column foraging planktonic prey. Such behavioral variations in small groups may reflect the combined effects of predation risk and prey availability (White & Warner 2007). The density of colonies 1 and 2 was found to be lower than that of the others (except for colony 4, Table 4.1). Consequently its members have a larger benthic foraging area per fish, giving direct access to a safer, but poorer, source of food. The members of the smallest colonies could feed more readily on benthic prey or on prey thriving close to their branched coral although they would opportunely forage in the water column. On the other hand, the fish belonging to large groups have a more easy access to the energy-rich planktonic copepods. However, the foraging behavior of *D. aruanus* could also be linked to the intra-group competition. Indeed, a risky foraging behavior of *D. aruanus* living in large social groups could be a response to resource competition.

Group size and density increasing intra-group competition can affect feeding success, growth, body condition or fecundity. For example, reduced growth rate was a cost of group living in the Domino Damselfish juveniles (*Dascyllus albisella*) (Booth 1995) and the Bluehead Wrasse recruits (*Thalassoma bifasciatum*) (White & Warner 2007). In *Dascyllus marginatus*, the feeding success is greater in fish living in small groups (Kent *et al.* 2006). The Bluehead Wrasse settlers living in groups spend more time feeding in the plankton but obtain less food (White & Warner 2007). Interestingly, the inter-group variation of trophic specialization induce a little difference in mean body condition of the studied fish. The behavioral plasticity of *D. aruanus* in its foraging strategies probably permits compensation for the maintenance of body conditions. These observations may support the data of Booth (2004), where higher body energy reserves were observed in the juveniles of *D. aruanus* experimentally placed with adults. Indeed, knowing that new settlers (i.e. larvae) prefer branching

corals occupied by conspecifics (Sweatman 1983), the newly settled juveniles probably benefit from the experiences in feeding strategies of their conspecifics.

#### **4.4.3. Variations between and within coral reef ecosystems**

In the Red Sea, *D. marginatus* living in smaller groups (of 1 to 3 fish) has been found to show a 2-fold higher feeding success than those in large groups ( $\geq 10$  fish) (Kent *et al.* 2006). This finding may appear contrary to our suggestion regarding the positive effect of living in larger social groups in *D. aruanus*. However, in *D. marginatus*, <5% of the groups consist of more than 10 fish (Kent *et al.* 2006). In the Gulf of Aqaba, very few *D. aruanus* (6%) are found in groups of more than six fish; the others living in heterosexual pairs (38%) or in aggregates of three to six (56%) (Fricke & Holzberg 1974). On the other hand, large social groups of *D. aruanus* (10-30 individuals/colony) are very common in the lagoon of Toliara, an area which is characterized by high zooplankton biomasses and high suspended particle concentrations (BF pers. observation) in comparison with the oligotrophic Red Sea (Klinker *et al.* 1978). These data illustrate a common pattern in the distribution of social group size in *D. aruanus* and *D. marginatus* in the Red Sea, which appears to be quite different from the one at Toliara. Consequently, other ecological constraints (i.e. branched coral size, plankton availability and/or flux ; Noda *et al.* 1992) may differently shape the ecological advantage of group size in *Dascyllus* spp. These geographical differences in *D. aruanus* enhance evidence of ecological plasticity of trophic strategies adopted by this widespread species. This ecological plasticity occurs probably also at smaller scale as *D. aruanus* is found distributed in multiple reef zones. Moreover, temporal variations in food availability (i.e. season) could also influence this plasticity.

### **4.5. CONCLUSIONS**

This study illustrates that the planktivorous *D. aruanus* also forages and feeds on benthic crustaceans close to the corals. Using current methods in trophic niche studies (variance in stable isotopes, measures of specialization), we have shown how and how much the diet of a highly site-attached coral reef fish living in groups can vary. Although its foraging area seems limited, *D. aruanus* shows strong specialization and behavioral adaptations to local ecological constraints.

---

## CHAPITRE 5

# DIVERSITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

---

## 5. DIVERSITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

### 5.1. INTRODUCTION

L'approche écomorphologique examine l'association entre la morphologie d'un organisme et son mode de vie (Motta & Kotrschal 1992, Norton *et al.* 1995, Wainwright 1996). Elle discute de l'optimisation d'un complexe « forme-fonction » dans une niche écologique donnée plaçant, par exemple, en parallèle le régime alimentaire d'un organisme et sa biomécanique de capture de proies (Barel 1983, Wainwright 1988, Kotrschal 1989, Sanderson 1990, Turingan 1994). La morphologie crânienne est sujette à diverses contraintes impliquant au moins la stratégie de prise de nourriture et le type de proie ingérée (Liem 1979, 1993, Wainwright & Richard 1995). Les adaptations morphologiques liées au régime alimentaire sont nombreuses. Celles-ci concernent la cavité bucco-pharyngienne et en particulier, les mâchoires buccales et leurs dents, qui contribuent à la saisie de la proie, et les mâchoires pharyngiennes et leurs dents, qui sont impliquées dans la préparation de la nourriture avant ingestion (Wainwright & Bellwood 2002). Par conséquent, il est possible d'identifier divers groupes trophiques dans la même famille de poissons par des différences de structure et de forme dans les unités morphologiques (Barel 1983). Beaucoup d'études ont exploré les relations entre la forme du neurocrâne, de la cavité bucco-pharyngienne, des mâchoires et des dents d'une part et le régime alimentaire d'autre part chez diverses familles telles que, par exemple, les Cichlidae (Liem & Osse 1975, Liem 1979, Kassam *et al.* 2004), les Labridae (Wainwright 1988, Clifton & Motta 1998, Wainwright *et al.* 2004), les Centrarchidae (Wainwright & Richard 1995) et les Chaetodontidae (Motta 1988, 1989).

Comme mentionné dans l'introduction générale, la morphologie des Pomacentridae a été très peu étudiée. Les descriptions ostéologiques complètes de *Microspathodon chrysurus* et *Lepidozygus tapeinosoma* ont été respectivement faites par Ciardelli (1967) et Emery (1980). Le développement ostéologique a été décrit chez une seule espèce, *M. chrysurus* (Potthoff *et al.* 1987). Certains auteurs ont étudié la myologie fine de l'appareil pharyngien (Galis & Snelderwaard 1997) et du muscle adducteur de la mandibule (Gluckmann *et al.* 1999). Seules trois études ont été consacrées à l'écomorphologie du squelette céphalique chez les Pomacentridae (Emery 1973, Gluckmann & Vandewalle 1998, Cooper & Westneat 2009).

Le but principal de ce chapitre est d'examiner si la diversité des régimes alimentaires chez les poissons demoiselles s'accompagne d'une variation de leur squelette céphalique.

Les résultats de ce chapitre, ainsi que les parties « matériels et méthodes » qui s'y rapportent, seront découpés en deux volets :

- 1) Dans la première partie, je compareraï la forme de quatre unités squelettiques (neurocrâne, unité « suspensorium et opercule », mandibule et prémaxillaire) et j'analyserai leur variation et leur covariation chez 14 espèces au moyen de la morphométrie géométrique.
- 2) Dans le second volet, la variation de la dentition buccale sera décrite et comparée qualitativement chez 20 espèces.

L'ensemble des résultats seront ensuite interprétés dans une discussion commune.

## **5.2. VARIABILITÉ DE LA FORME DE QUATRE STRUCTURES CÉPHALIQUES IMPLIQUÉES DANS LA PRISE DE NOURRITURE CHEZ QUATORZE ESPÈCES DE POMACENTRIDAE ADULTES\***

Comme cela fut justifié dans le chapitre 2, chaque structure squelettique est d'abord étudiée et analysée séparément. Mais ces structures « s'intègrent » pour former un ensemble qui est le crâne. *L'intégration morphologique* décrit la variation morphologique coordonnée des composants d'un ensemble fonctionnel (Klingenberg *et al.* 2001, Klingenberg 2008). Il a été suggéré que des études d'intégration morphologique devraient se dérouler par la quantification, l'évaluation et la comparaison des patrons et des degrés de covariation entre les différentes unités structurelles (Bastir *et al.* 2005, Magwene 2006). Ce type d'analyse sera réalisé en seconde partie (Voir Partial Least Squares analyses).

### **5.2.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES**

Les espèces ont été choisies sur la base de leur régime alimentaire et de leur position systématique et phylogénétique. Les quatorze espèces étudiées dans cette partie sont présentées dans le tableau 5.1 (voir colonne GM). Leur collecte, capture et conservation a été décrite au chapitre 2. Les individus étaient des adultes ou des sub-adultes. Ils avaient une taille assez proche de leur longueur standard (SL) maximale (Allen 1991) (Tableau 5.1) afin d'éviter une variation ontogénétique du régime alimentaire.

La variabilité de la taille et de la forme du (1) neurocrâne, de (2) l'unité « suspensorium et opercule », de (3) la mandibule et du (4) prémaxillaire a été étudiée par la morphométrie

---

\* Les considérations et les analyses présentées dans ce paragraphe sont reprises de : Frédéric B, Pilet A, Parmentier E, Vandewalle P. 2008. Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology* 269: 175-188.

géométrique. La taille centroïde (CS – centroid size) et les variables de formes (Partial Warps scores – PWs) de chaque unité squelettique ont été obtenues comme cela a été décrit au chapitre 2.

La CS de chaque unité a été comparée entre les espèces par une analyse de la variance à un facteur (ANOVA).

Une analyse en composantes principales (ACP) des variables de forme (communément appelée « analyse des Relative Warps – RWs » en morphométrie géométrique) (Bookstein 1991, Rohlf 1993) a été utilisée, comme méthode exploratoire, afin de classifier et d'investiguer les tendances de variations de forme entre les espèces. Des grilles de déformation générées par la fonction d'interpolation thin-plate spline (TPS) ont été utilisées pour visualiser les patrons de variations de forme (Thompson 1917, Bookstein 1991). Une analyse multivariée de la variance (MANOVA) et une analyse en variables canonique (CVA) ont été également réalisées sur toutes les variables de forme (PWs) pour comparer la forme de chaque élément squelettique entre espèces. Lorsque la MANOVA révélait des différences significatives entre espèces, des comparaisons multiples deux à deux en utilisant les distances généralisées de Mahalanobis ont été effectuées pour déterminer quelle espèce diffère d'une autre. Afin de permettre l'interprétation des variations de forme le long des axes de variables canoniques (CV1 et CV2), des grilles de déformation représentant les variations le long de ces axes ont été également générées et examinées.

Les patrons de variation de forme liés à la taille de l'élément squelettique ont été comparés entre toutes les espèces au moyen d'une régression multivariée des variables de forme sur la taille centroïde. Ces régressions ont été réalisées grâce au programme TpsRegr (Version 1.34) (Monteiro 1999).

Une analyse de groupe (cluster analysis) a aussi été effectuée pour chaque élément squelettique afin d'illustrer les relations phénétiques entre espèces. Cette procédure a été appliquée à la matrice des distances procrustes (PDs) entre les formes moyennes de chaque espèce (Cardini 2003). Les PDs ont été choisies car elles expriment les relations morphologiques entre espèces calculées directement dans l'espace de forme (Rohlf 1999). Les phénogrammes ont été calculés par un algorithme de type UPGMA (méthode d'agrégation basée sur les moyennes non pondérées des groupes associés).

En plus de ces analyses, j'ai exploré les relations entre patrons de changements de forme de chaque unité squelettique. Cette approche, réalisée grâce à une analyse PLS (partial least squares analysis), relève de l'étude de l'intégration morphologique des 4 unités squelettiques étudiées dans un ensemble fonctionnel (c'est-à-dire la tête dans le cas présent) (Klingenberg *et al.* 2001). Rohlf & Corti (2000) donnent un détail complet de la technique utilisée. En bref, l'analyse PLS est une technique de corrélation multivariée qui décrit la covariation entre deux ensembles de variables. Ici,

ces deux ensembles correspondent à deux blocs de variables de forme, le premier correspond à une première unité squelettique et la seconde à une deuxième structure squelettique. L'analyse PLS aide à trouver des paires de combinaisons linéaires corrélées (vecteurs singuliers : Singular Vectors [SVs] également appelés Singular Warps [SWs]) entre les deux blocs de variables de forme. Les SVs sont construits sous la forme de nouvelles variables paires (une par bloc) qui comptent pour autant que possible la covariation entre les deux ensembles originaux de variables. D'un certain point de vue, cette technique est similaire à une ACP car elle exprime la variation parmi les observations en un faible nombre de dimensions qui sont des combinaisons linéaires des variables originales (décomposition en valeurs et en vecteurs singuliers). Cependant, elle diffère dans le fait que cette décomposition est appliquée pour maximaliser une représentation avec un faible nombre de dimensions de la structure de covariance entre les deux blocs. Les SVs expriment la covariance maximale entre les variables d'un même bloc et la covariance avec les variables de l'autre bloc. La quantité de covariance expliquée par les SVs (ou SWs), le « r » de corrélation des scores des spécimens le long des axes singuliers des deux blocs et des tests de permutations (999 ;  $p<0.001$ ) permettent une estimation de la significativité statistique des valeurs singulières observées et des corrélations. Les analyses PLS ont été réalisées avec le programme TpsPLS (Version 1.18).

Plusieurs mensurations reconnues pour avoir une signification écomorphologique et fonctionnelle chez d'autres familles de poissons (ex : Cichlidae, Embiotocidae) ont été analysées parallèlement à l'étude de la diversité de forme des quatre structures squelettiques. Ces mesures ont été directement obtenues grâce aux LMs.

Premièrement, les mécanismes des bras de leviers de la mandibule ont été investigués. Cette méthode permet de comparer les propriétés mécaniques de la mandibule c'est-à-dire l'efficacité des systèmes de fermeture et d'ouverture de la bouche (Wainwright & Richard 1995). Elle est basée sur 4 mesures et 3 rapports. Le bras de levier d'ouverture de la bouche est déterminé par la distance entre la fossette articulaire de la mandibule (FAM) et l'extrémité postérieure du rétroarticulaire (distance LM 4-6, Fig. 5.1). Le bras de levier de fermeture de la bouche est déterminé par la distance entre la FAM et la zone d'insertion du faisceau A2 du muscle adducteur de la mandibule. Chez les Pomacentridae, le A2 est fixe par un tendon sur le processus coronoïde du dentaire (Gluckmann *et al.* 1999) bien que cette attache tendineuse forme une large aponévrose incluant aussi partiellement le processus coronoïde de l'articulo-angulaire (Ciardelli 1967, Stiassny 1981) (distance LM 4-3, Fig. 5.1). Un second gros faisceau musculaire, le A3 $\beta$ , s'insère lui du côté interne de l'articulo-angulaire sur le coronoméckien (Gluckmann *et al.* 1999). La longueur entre ce point d'insertion musculaire et l'articulation de la mandibule sera également étudié en tant que bras de levier de fermeture de la

bouche (distance LM 4-8, Fig. 5.1). La dernière mesure représente la longueur de la mandibule (distance LM 4-1, Fig. 5.1).

Les rapports sont calculés pour les systèmes d'ouverture et de fermeture de la bouche de la manière suivante :

Ouverture de la bouche (*jaw opening lever ratio*) = Distance LM 4-6/Distance LM 4-1

Fermeture de la bouche A (*jaw closing lever ratio A*) = Distance LM 4-3/Distance LM 4-1

Fermeture de la bouche B (*jaw closing lever ratio B*) = Distance LM 4-8/Distance LM 4-1

Deuxièmement, dans un contexte d'intégration, l'interdépendance des mesures prises sur deux structures différentes peut être vérifiée. Ainsi, le rapport entre la longueur de la mandibule (mandibule LM 1-4) et la longueur du neurocrâne (neurocrâne LM 1-9) sera établi car, chez les Cichlidae, Barel (1983) a montré que les espèces brouteuses (ou mordeuses) avaient généralement, pour une longueur de neurocrâne identique, une mandibule plus courte ou de longueur égale à des espèces se nourrissant exclusivement par aspiration telles les espèces planctonophages. Dans la même optique, le rapport entre la longueur du processus ascendant du prémaxillaire (prémaxillaire LM 1-2, Fig. 5.1) et la longueur du neurocrâne (neurocrâne LM 1-9, Fig. 5.1) sera calculé. En effet, il est attendu que les espèces planctonophages présentent un rapport plus grand que celui des espèces brouteuses d'algues (Otten 1983).

L'ensemble de ces données ne rencontre pas les critères d'homogénéité des variances et de normalité de distribution. C'est pourquoi, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis est utilisé pour vérifier s'il existe des différences significatives entre espèces concernant ces variables fonctionnelles. Le post-test de comparaison multiple de Dunn a également été appliqué. Ces analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de STATISTICA (Version 8.1).

## 5.2.2. RÉSULTATS

### 5.2.2.1. Variation du squelette céphalique

#### a) Taille des structures squelettiques

Il y a une différence significative de la taille centroïde entre les adultes de chaque espèce pour les quatre éléments squelettiques étudiés (ANOVA à un facteur,  $p < 0.01$ ). Comme suggéré par la figure 5.2, une corrélation positive existe entre la SL et la CS de chaque structure. Par exemple,

*Stegastes nigricans* et *Chromis acares* présentent respectivement la plus longue et la plus courte SL, et ils ont la plus grande et la plus petite CS pour chaque élément squelettique. Ces observations sont renforcées par des résultats de corrélations entre SL et CS ( $r > 0.9$ ,  $p < 0.01$  pour chaque unité squelettique).

#### b) Forme des structures squelettiques

Les principales variations de forme entre espèces peuvent être examinées par la distribution des spécimens dans un espace de forme défini par les axes RW1, RW2 et RW3 (Figs 5.3 – 5.6).

Concernant le neurocrâne, les trois premières RWs comptent pour 73.9% de la variation de forme (RW1 = 47.2%, RW2 = 18.5%, RW3 = 8.3%) (Fig. 5.3). Trois groupes se distinguent le long de l'axe RW1, un premier incluant *Abudefduf sexfasciatus* et *Dascyllus trimaculatus*, un deuxième regroupant *Cheilopion labiatus*, *Chromis margaritifer*, *C. viridis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus*, *Pl. johnstonianus* et *Stegastes nigricans*, et un troisième groupe incluant *C. acares*, les deux *Chrysiptera* et *Pomacentrus pavo*. *Dascyllus aruanus* et *P. bankanensis* occupent une position intermédiaire, respectivement, entre les groupes 1 et 2 et entre les groupes 2 et 3. Les principales différences entre ces groupes sont dues à un neurocrâne qui est proportionnellement plus long chez *C. acares*, les deux *Chrysiptera* et *Pomacentrus pavo*. Plus spécifiquement, ces différences sont expliquées par (1) une crête supraoccipitale moins haute (LMs 5, 6 et 7), (2) une partie ventrale du neurocrâne, incluant le parasphénoïde et le vomer, plus longue que chez les autres espèces (LMs 1,10). À l'inverse, *D. trimaculatus* et *A. sexfasciatus* présentent le neurocrâne proportionnellement le plus haut et le plus court associé au valeur les plus négatives de RW1. Ceci résulte de la hauteur de la région frontale (LMs 4, 5, 14) et de la crête supraoccipitale, et d'un court parasphénoïde. L'axe RW2 isole clairement *A. sexfasciatus* dans le premier groupe. Cette dernière espèce possède une crête supraoccipitale plus longue (LMs 5, 6, 7) au détriment d'un front court (LMs 4, 5). De plus, son sphénotique (LMs 14, 15) est plus large et ses points d'articulations de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne (LMs 12, 13) sont plus espacés. Ces mêmes caractères permettent de dissocier dans une moindre mesure certaines espèces dans les deux autres groupes. Par exemple, dans le groupe 3, *C. acares* présente les plus faibles valeurs de RW2, les deux *Chrysiptera* les plus hautes et les deux *Pomacentrus* ont une position intermédiaire. Les trois espèces de *Chromis* possèdent les valeurs les plus négatives le long de l'axe RW3 et, inversement, *S. nigricans* la valeur la plus positive. La différence majeure entre ces deux extrêmes réside au niveau du vomer : celui-ci est dirigé ventralement chez *S. nigricans*.

La variation de forme du suspensorium et de l'opercule expliquée par les RW1 (35.4%), RW2 (14.8%) et RW3 (9.8%) représente 60% de la variation totale (Fig. 5.4). *Chromis acares* et *P. pavo* ont la plus haute valeur de RW1 et *D. trimaculatus* la plus faible. Les deux espèces de *Dascyllus*

possèdent l'ensemble « suspensorium et opercule » le plus haut et proportionnellement le plus court. Chez ces 2 espèces, le volet operculaire est étroit (LMs 9 et 10). Au contraire, le suspensorium de *C. acares* et *P. pavo* est moins haut et plus allongé. La différence de hauteur semble être la plus importante au niveau de la région antérieure (LMs 1, 2, 3, 14, 15 et 16). Leur processus maxillaire du palatin est plus long et plus horizontal (LMs 1 et 2) et l'articulation carré-mandibule (LM 15) est clairement derrière une ligne verticale passant par l'articulation ethmo-palatine (LM 2). Les autres espèces présentent une forme intermédiaire entre ces deux extrêmes. L'axe RW2 isole *C. viridis* et *C. acares*, ces deux espèces possédant les valeurs les plus positives. *Stegastes nigricans*, les deux *Plectroglyphidodon* et *Chei. labiatus* ont les scores RW2 les plus négatifs. Ces 4 espèces se distinguent par un processus maxillaire du palatin (LMs 1 et 2) large et fortement orienté ventralement. Chez *C. viridis* et dans une moindre mesure *C. acares*, ce processus maxillaire (LMs 1 et 2) est grêle et orienté antéro-dorsalement. Notons également que *S. nigricans*, les deux *Plectroglyphidodon* et *Chei. labiatus* ont les deux condyles d'articulation sur le neurocrâne (LMs 6 et 7, selon RW2) qui sont plus écartés que chez les autres espèces. Enfin, l'axe RW3, exprimant essentiellement des variations de forme de l'opercule, ne permet pas de différencier les espèces.

Concernant la mandibule, les trois premières RWs décrivent 73.8% de la variation de forme (RW1 = 42.5%, RW2 = 20.7%, RW3 = 10.6%) (Fig. 5.5). Quatre groupes peuvent être distingués le long de l'axe RW1. Le premier groupe comprend *C. viridis* et *C. acares*, le second, *P. pavo* et *A. sexfasciatus*, le troisième, *P. bankanensis*, *Chei. labiatus*, les deux *Chrysiptera* et les deux *Dascyllus*, et le quatrième groupe inclut *S. nigricans* et les deux *Plectroglyphidodon*. Le long de RW2, *C. viridis* est isolé de *C. acares*, et les deux *Dascyllus* et *C. margaritifer* sont dissociés des autres espèces du groupe 3. La mandibule des trois espèces avec les valeurs de RW1 les plus positives, *Pl. lacrymatus*, *Pl. johnstonianus* et *S. nigricans*, est plus haute et très robuste. Leur dentaire est fortement développé et sa région ventrale, qui constitue la symphyse mandibulaire (LMs 1 et 12), est la plus longue chez ces 3 espèces. Proportionnellement, la partie antérieure de leur angulaire pénètre plus loin le dentaire que chez les autres espèces. A l'opposé, *C. acares* et *C. viridis* montrent la mandibule la moins haute, et proportionnellement la plus longue. Cet angulaire est long et fin (LMs 3, 4, 7, 8 et 9). Leur dentaire est grêle. Leur symphyse mandibulaire est très courte. Selon RW2, *C. viridis* d'une part et les deux *Dascyllus* d'autre part sont isolés des autres espèces. Chez ces deux dernières espèces, l'angulaire et surtout le rétroarticulaire (LMs 5, 6 et 7) sont beaucoup plus longs dans leur partie ventrale. Inversement, ils sont les plus courts ventralement chez *C. viridis*. Les variations de forme associées à l'axe RW3 concernent la hauteur de la partie basse du dentaire (LMs 1, 11 et 12) et la largeur de sa partie postérieure au point d'articulation carré-mandibule (LM 4). Ces mesures sont les plus faibles chez *Pl. johnstonianus* et *C. acares*. Au contraire, les deux *Dascyllus* et les deux *Chrysiptera* ont la partie basse du dentaire la plus haute et la région postérieure de la mandibule la

plus large (LMs 4, 5, 6 et 7). Parallèlement à cette variabilité de forme, il existe des différences significatives entre espèces concernant le rapport « longueur de la mandibule/longueur du neurocrâne » (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0.0001$ ). Les deux *Plectroglyphidodon*, *S. nigricans*, *D. aruanus* et *C. margaritifer* possèdent des mandibules proportionnellement plus courtes que celles des autres espèces alors que *Chry. glauca*, *D. trimaculatus* et *A. sexfasciatus* montrent, quant à eux, une mandibule plus longue (Fig. 5.7A). Les propriétés mécaniques de la mandibule dépendent des bras de leviers agissant sur l'ouverture et la fermeture de la bouche (Fig. 5.8). Ces résultats s'accordent assez bien avec l'analyse de forme de la mandibule. En effet, concernant la fermeture de la bouche, *C. acares* et *C. viridis*, qui ont une mandibule d'apparence assez grêle, présentent les capacités de morsure les moins puissantes selon la mesure des bras de levier (Fig. 5.8A-B). Par contre, Les trois *Chromis* et *A. sexfasciatus* semblent montrer une possibilité d'ouverture de la bouche rapide (Fig. 5.8C). Cependant, il est important de signaler que les tests statistiques non-paramétriques n'ont révélé que très peu de cas ou il y avait des différences significatives entre espèces concernant les propriétés mécaniques de la mandibule (test de Dunn,  $p > 0.05$ ).

Pour le prémaxillaire, les trois premières RWs décrivent 86.9% de la variation de forme (RW1 = 42.7%, RW2 = 30.4%, RW3 = 13.8%) (Fig. 5.6). *Chromis viridis* présente un prémaxillaire assez différent des autres espèces expliquant ses valeurs les plus négatives de RW1. Son prémaxillaire possède un fin processus dentigère (LMs 1, 5 et 6) et une partie haute du processus ascendant assez courte (LMs 2 et 3). *Stegastes nigricans*, *Chei. labiatus*, les deux *Chrysiptera* et les deux *Plectroglyphidodon* ont un prémaxillaire plus haut et plus massif (LMs 1, 3, 4, 5 et 6) que toutes les autres espèces avec une pointe du processus ascendant (LMs 2 et 3) également plus allongée. L'axe RW2 exprime principalement une variation de la longueur relative du processus dentigère (LMs 1 et 6) qui est proportionnellement le plus court chez *Pl. johnstonianus* et *Chei. labiatus*, et le plus long chez les deux *Pomacentrus* et les deux *Chrysiptera*. Enfin, il existe des différences au niveau de l'angle entre le processus dentigère et le processus ascendant des espèces. Ainsi, aux valeurs les plus positives de RW3, *Chei. Labiatus*, *C. viridis* et *Chrys. brownriggii* ont un angle plus faible que les autres espèces. L'axe RW3 associe également une variation de la position du LM 5. Celui-ci est plus postérieur chez *S. nigricans*, les deux *Dascyllus* et les deux *Plectroglyphidodon*. Il existe des faibles différences mais significatives au niveau de la longueur proportionnelle du processus ascendant du prémaxillaire (Kruskal-Wallis,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.7C). *Dascyllus trimaculatus* et *C. viridis* présentent un rapport « longueur du processus ascendant/longueur du neurocrâne » plus grand que les autres espèces.

Pour chaque unité squelettique, la MANOVA révèle des différences de forme significatives entre les espèces ( $p < 0.05$  pour chaque structure squelettique) (Tableau 5.2). Les comparaisons deux à deux basées sur les distances de Mahalanobis montrent également des différences significatives

entre espèces pour chaque élément ( $p < 0.05$ ) excepté entre les formes du suspensorium et de l'opercule de *P. bankanensis* et de *Chry. glauca* ( $p = 0.10$ ). La discrimination des espèces peut aussi s'appuyer sur l'examen de la distribution des spécimens dans l'espace de forme défini par les axes CV1 et CV2 (Figs. 5.9 et 5.10). Pour chaque unité squelettique, ces vecteurs expliquent ensemble plus de 64% de la variation totale de forme. D'une manière générale, les différences de forme entre espèces mises en évidence par les CVA renforcent les descriptions précédentes mais elles permettent aussi de décrire quelques caractéristiques non révélées par les analyses des RWs.

Concernant le neurocrâne, la majorité des espèces sont principalement distribuées le long de l'axe CV1 alors que *A. sexfasciatus* se distingue clairement des autres par des valeurs très négatives de CV2 (Fig. 5.9). *Dascyllus trimaculatus* et *A. sexfasciatus* sont les deux espèces qui présentent le neurocrâne le plus haut et donc proportionnellement le plus court. A l'inverse, les deux *Chrysiptera* montrent le neurocrâne le moins haut et le plus allongé. La différence de hauteur est essentiellement due à la taille de la crête supraoccipitale. L'allongement du neurocrâne concerne les régions orbitaire, otique et occipitale. Les espèces telles que *A. sexfasciatus* possédant les plus faibles valeurs de CV2 montrent une région frontale courte avec une crête supraoccipitale plus développée dans sa partie antérieure. Cette analyse confirme que les trois espèces de *Chromis* possèdent une forme de neurocrâne assez dissemblable. En effet, *C. acares* se distingue clairement des deux autres *Chromis* par un neurocrâne plus en longueur. De façon similaire, *D. trimaculatus* possède un neurocrâne plus court que *D. aruanus*.

Pour l'unité « suspensorium et opercule », les axes CV1 et CV2 individualisent clairement plusieurs groupes (Fig. 5.9). CV1 divise les 14 espèces en 4 groupes : un premier formé de *C. viridis* et de *C. acares* possédant les valeurs les plus négatives ; un deuxième regroupant *C. margaritifer*, *A. sexfasciatus* et *P. pavo* ; un troisième incluant les deux *Dascyllus*, les deux *Chrysiptera*, *P. bankanensis* et *Chei. labiatus* ; un quatrième rassemblant *S. nigricans* et les deux *Plectroglyphidodon*. Ces trois dernières espèces montrent (1) l'opercule le plus large dans sa partie haute, (2) l'hyomandibulaire le plus large possédant l'écartement le plus important entre les deux condyles d'articulation au neurocrâne, (3) le processus maxillaire du palatin le plus large et le plus incurvé ventralement et (4) le condyle d'articulation carré-mandibule (LM 15) le plus en arrière d'une verticale passant par l'articulation ethmo-palatine (LM 2). L'ensemble de ces caractères se retrouve, mais moins prononcé, chez les espèces du troisième groupe. Chez *C. acares* et *C. viridis*, l'opercule est le moins large, l'hyomandibulaire le plus grêle, le processus maxillaire du palatin le plus fin et orienté le plus antéro-dorsalement, et l'articulation carré-mandibule la plus en arrière. L'axe CV2 isole les deux *Dascyllus* qui possèdent un suspensorium et un opercule plus hauts que toutes les autres espèces.

Pour la mandibule et le prémaxillaire (Fig. 5.10), les deux premiers vecteurs canoniques permettent la même discrimination de groupes morphologiques que l'analyse des RWs. Les variations de forme associées sont également similaires.

Dans un test d'allométrie interspécifique, les régressions linéaires des PWs en fonction de la CS sont significatives pour toutes les structures (Tableau 5.3). Le pourcentage de variance non-expliquée dans ces modèles (63% pour le neurocrâne et >86% chez les autres unité squelettiques, Tableau 5.3) ne montre pas une forte relation entre la taille et la forme des espèces étudiées.

Les phénogrammes basés sur les matrices de distances Procrustes entre les formes moyennes de chaque espèce permet la détermination du degré de similarité morphologique entre espèces (Fig. 5.11). Ces résultats renforcent les groupements obtenus dans l'espace de forme défini par CV1 et CV2 pour chaque unité squelettique. Concernant le neurocrâne, *A. sexfasciatus* et *D. trimaculatus* forment un premier cluster. Les autres espèces sont réparties en deux groupes : un premier incluant les deux *Pomacentrus*, les deux *Chrysiptera* et *C. acares*, et un second fait de *C. viridis*, *C. margaritifer*, des deux *Plectroglyphidodon*, de *D. aruanus*, de *S. nigricans* et de *Chei. labiatus*. Sur base de la similarité de forme du suspensorium et de l'opercule (Fig. 5.11), les deux *Dascyllus* et *C. viridis* forment un premier cluster. *Plectroglyphidodon lacrymatus*, *Pl. johnstonianus*, *S. nigricans* et *Chei. labiatus* forment un second groupe. Concernant la forme de la mandibule, celle de *C. viridis* et de *C. acares* divergent de façon assez importante des autres espèces. Un premier groupe fait de *S. nigricans* et des deux *Plectroglyphidodon*, et un second formé par les deux *Dascyllus* se séparent successivement des autres espèces (Fig. 5.11). Le prémaxillaire de *C. viridis* est très dissemblable de celui des autres espèces. Deux groupes, l'un incluant les deux *Plectroglyphidodon*, *S. nigricans* et *Chei. labiatus*, et l'autre regroupant les deux *Chrysiptera* et *P. bankanensis*, se différencient successivement des autres espèces (Fig. 5.11).

### 5.2.2.2. Intégration morphologique du crâne

Les covariations de formes sont illustrées aux figures 5.12 à 5.15 et les résultats statistiques des analyses PLS sont résumées dans le tableau 5.4. L'analyse PLS montre que la forme du neurocrâne et de l'unité « suspensorium et opercule » sont fortement corrélées ( $r = 0.85$ ). La première Singular Warps (SW1) explique une part importante de la covariation entre ces deux structures (84.9%,  $p = 0.01$ ). Par contre, la forme de la mandibule et du prémaxillaire sont significativement moins corrélées ( $p < 0.05$ ) à celle du neurocrâne ( $0.85 > 0.71 > 0.67$ ). La forme des deux pièces buccales sont corrélées entre elles et avec celle de l'unité « suspensorium & opercule » de manière équivalente (tableau 5.4). SW1 exprime entre 62.8 et 77.5% de la covariation morphologique entre ces structures.

Les représentations graphiques des SWs au moyen des grilles de déformation permettent de détailler les traits covariants. La figure 5.12 illustre qu'une élévation du neurocrâne (région otique et crête supraoccipitale principalement) est généralement associée à une élévation de l'ensemble suspensorium et opercule. Cependant, une certaine dissociation entre ces traits reste possible. Par exemple, *Chei. labiatus* et *A. sexfasciatus* partagent des valeurs similaires de SW1<sub>susp & op</sub> alors qu'elles possèdent des valeurs différentes de SW1<sub>neuro</sub> ce qui exprime que les deux espèces ont une unité suspensorium et opercule de forme similaire alors que *Chei. labiatus* présente un neurocrâne moins haut que celui de *A. sexfasciatus*.

Un neurocrâne, arborant une haute crête supraoccipitale et des régions orbitale, otique et occipitale courtes (+SW1), est habituellement associé à une mandibule haute possédant une symphyse large et un rétroarticulaire de grande taille (+SW1) (Fig. 5.12). La variance expliquée par les deux vecteurs SW1 est de 64.4% (Tableau 5.4). Par conséquent, la variation de forme de la mandibule et celle du neurocrâne sont assez lâchement associées.

La figure 5.13 révèle que le patron de covariation de la forme du neurocrâne et de celle du prémaxillaire n'est pas si évident ( $r = 0.67$ ). En effet, deux patrons de covariation différents pourraient être tracés de manière tout à fait arbitraire (voir flèches grises sur la figure 5.13). Notons néanmoins qu'un raccourcissement antéro-postérieur du neurocrâne semble associé à un allongement du processus ascendant du prémaxillaire et à une augmentation de l'angle formé par les deux processus du prémaxillaire (+SW1).

Lorsque les patrons de covariation entre l'entité « suspensorium et opercule » et la mandibule ou le prémaxillaire sont analysés (Fig. 5.14), les grilles de déformation indiquent qu'un suspensorium possédant un processus maxillaire du palatin fin, orienté antéro-dorsalement et un condyle d'articulation carré-mandibule situé en arrière d'une verticale passant par l'articulation ethmopalatine est associé à (1) une mandibule de faible hauteur (-SW1) et à (2) un prémaxillaire ayant un processus dentigère long et une épine ascendante courte (+SW1). Inversement, un processus maxillaire du palatin orienté ventralement est couplé à une mandibule plus haute ayant une longue symphyse et à un prémaxillaire ayant un processus dentigère large et une zone interprocessi moins haute et large.

La figure 5.15 montre la covariation morphologique entre la mandibule et le prémaxillaire. Les valeurs les plus faibles de SW1 déterminent une mandibule de faible hauteur et un prémaxillaire au processus dentigère long et fin. Inversement, une mandibule robuste, haute ayant une longue symphyse est associée à un prémaxillaire avec un processus dentigère court et une épine ascendante plus longue (+SW1).

## 5.3. DIVERSITÉ DE LA DENTITION BUCCALE CHEZ VINGT ESPÈCES DE POMACENTRIDAE ADULTES

### 5.3.1. Matériels et méthodes

Les vingt espèces étudiées dans cette partie sont présentées dans le tableau 5.1 (voir colonne Dentition). Pour des raisons techniques, seules onze des quatorze espèces incluses dans la partie précédente font partie du groupe de vingt espèces analysées dans cette section. Cette petite inadéquation dans la présentation des résultats de ces deux sections est peu dommageable. Néanmoins, la dentition des trois espèces « manquantes » (*Chei. labiatus*, *Chry. brownriggii* et *P. bankanensis*) a pu être observée à la loupe binoculaire et comparée à celle des autres espèces observées grâce à la microscopie électronique.

La microscopie électronique à balayage (Scanning Electron Microscopy – SEM) a été utilisée pour étudier en détail la dentition du prémaxillaire et de la mandibule. La préparation des pièces buccales pour l'observation a été décrite dans le chapitre 2. Les mâchoires buccales de deux individus par espèce ont été utilisées.

### 5.3.2. Résultats

Les prémaxillaires de chaque espèce présentent des dents sur plus de 90% de leur processus dentigère excepté chez *Pl. johnstonianus* et *Pl. lacrymatus* chez qui la proportion descend à moins de 70%. Les mandibules sont, quant à elles, pourvues de dents sur plus de 95% de leur dentaire. Les dents antérieures sont toujours plus grandes que les autres sauf chez *Am. akallopisos*. La dentition du dentaire et du prémaxillaire est très semblable chez chacune des espèces. La description sera donc commune, seules les différences éventuelles seront relevées (Fig. 5.16).

*Abudefduf sexfasciatus*, *Ab. sparoides*, *Ab. vaigiensis*, *Pl. johnstonianus*, *Pl. lacrymatus* et *S. nigricans* présentent une dentition identique. Elles possèdent chacune une rangée de dents incisiformes relativement espacées les unes des autres. Vues de profil, ces dents sont épaisses à leur assise et s'affinent fortement à environ mi-longueur ; elles sont en forme de lame à leur extrémité distale. Le bord tranchant de la dent est beaucoup plus arrondi chez *Pl. johnstonianus*.

*Amphiprion akallopisos* est la seule espèce à arborer une seule rangée de dents courtes et robustes presque aussi hautes que larges. Elles sont relativement éloignées les unes des autres. En vue latérale, elles apparaissent biseautées à la manière de dents incisiformes.

*Chromis ternatensis* et *C. viridis* sont les deux espèces qui ont les dents du prémaxillaire les plus petites par rapport à la taille de l'os. Les 5 *Chromis* et les 2 *Dascyllus* possèdent des dents

relativement semblables, recourbées vers l'intérieur de la cavité buccale. Le prémaxillaire et le dentaire possèdent 2 à 3 rangées de dents caniniformes sur leur partie antérieure. Le nombre de rangées diminue à l'arrière pour atteindre une unique rangée de dents plus côniques. Les dents de la rangée extérieure sont toujours beaucoup plus grosses que celles des rangées internes.

La dentition est très similaire chez *Chry. glauca*, *Chry. unimaculata*, *P. baenschi*, *P. caeruleus*, *P. pavo*, *P. sulfureus* et *P. trilineatus*. Prémaxillaires et dentaires présentent deux rangées de dents incisiformes très rapprochées. Chez ces espèces, les dents de la rangée interne sont plus grêles (surtout chez les *Pomacentrus*) et orientées vers l'extérieur de la cavité buccale en formant une sorte de pilier s'appuyant sur la première rangée. Chez les deux *Chrysiptera*, les dents sont plus longues que chez les 5 espèces de *Pomacentrus*. Le mode d'incurvation des dents de la ligne externe diffère également entre les deux genres : il se marque à environ 60% de la longueur de la dent alors que chez les *Pomacentrus* les dents sont uniformément recourbées.

La dentition est peu variable au sein d'un même genre. Les observations à la loupe binoculaire confirment que le type de dents et leur disposition chez *Chry. brownriggii* et *P. bankanensis* sont identiques à ceux des espèces du même genre. *Cheiloprion labiatus* montre une dentition semblable à celle des *Chrysiptera*.

## 5.4. DISCUSSION

L'ensemble des résultats montre clairement une variabilité de forme des structures squelettiques céphaliques et des dents chez les Pomacentridae adultes. L'étude de la morphologie de l'appareil de prise de nourriture nous permet de prédire, avec une certaine probabilité, comment l'organisme se nourrit (Barel 1983, Motta 1988, Liem 1993). Les différences entre les structures morphologiques peuvent généralement induire des variations dans la performance des organismes à réaliser une tâche (Wainwright & Richard 1995). Lors de cette discussion, deux points majeurs seront abordés. L'adéquation entre la morphologie et le régime alimentaire occupera la première partie de la discussion dans laquelle les variations des structures seront mises en relation avec des hypothèses fonctionnelles. Ensuite, les relations phénotypiques seront confrontées aux données phylogénétiques présentes dans la littérature.

### 5.4.1. Aspects fonctionnelles

La cavité bucco-pharyngienne d'un poisson est modelée comme un cône tronqué, dont la petite base est l'ouverture plus ou moins circulaire de la bouche et dont la grande base est localisée juste derrière la corbeille branchiale au niveau des opercules (Alexander 1967, Lauder 1980, Lauder & Lanyon 1980, Vandewalle & Chardon 1981, Liem 1993). L'efficacité du cône dépend de nombreux facteurs tels que la morphologie du crâne et particulièrement des structures qui composent la cavité bucco-pharyngienne (Liem 1990). Généralement, trois grandes méthodes de prise de nourriture sont reconnues selon le degré de troncation du cône (Fig. 5.17, Liem 1980, 1993) : (1) les « suction feeders » attrapent leur nourriture par aspiration, (2) les « ram feeders » capturent leur proie en nageant vers elle bouche ouverte et (3) les « manipulateurs » aspirent leur nourriture après saisie de celle-ci entre leurs mâchoires buccales. Cependant, un mode de capture n'est pas exclusif ; beaucoup de téléostéens sont capables de moduler leur mode de prise de nourriture et ainsi passer d'une catégorie à l'autre (Liem 1980, 1993, Ferry-Graham *et al.* 2002). Si d'une manière très générale, la morphologie du crâne des Pomacentridae nous permet de les considérer comme des « suction-feeders » (Emery 1973, Gluckmann & Vandewalle 1998), la morphométrie géométrique met en évidence des différences entre espèces, qui font supposer leur appartenance à l'un ou l'autre groupe trophique.

a) Les zooplanctonophages (ram & suction feeders)

Les trois *Chromis*, les deux *Dascyllus* et *A. sexfasciatus* se nourrissent de petits crustacés planctoniques (copépodes essentiellement). Parmi elles, seul *D. aruanus* se nourrit aussi dans le compartiment benthique en capturant des petits proies vagiles (copépodes benthiques essentiellement). Les poissons se nourrissant par une aspiration efficace ont souvent un crâne modelé de sorte qu'il améliore la forme du cône ; par exemple de hauts suspensoria et opercules augmentent le diamètre de la grande base du cône (Liem & Osse 1975, Liem 1979, Lauder 1980). C'est d'ailleurs le cas chez les deux *Dascyllus* et dans une moindre mesure chez *A. sexfasciatus* et *C. margaritifer*. Ces mêmes espèces ont une large et haute crête supraoccipitale offrant une insertion à une musculature épaxiale bien développée responsable de l'élévation du neurocrâne durant l'ouverture de la bouche (Liem 1993). Les espèces se nourrissant par aspiration ont habituellement un long processus ascendant du prémaxillaire (Gosline 1981), améliorant considérablement les capacités de protraction des mâchoires supérieures. Ce n'est pas le cas chez les espèces planctonophages étudiées (Fig. 5.5B). Cependant, le processus dentigère du prémaxillaire des *Chromis*, *Dascyllus* et *A. sexfasciatus* est fin car ces espèces n'ont pas besoin de mâchoires robustes pour aspirer de petits crustacés. De plus, les espèces du genre *Dascyllus* et *Chromis* possèdent toutes des dents caniniformes disposées en plusieurs rangées sur les mâchoires, ce qui est typique des espèces capturant leur proie par succion (Emery 1973, Barel 1983). *Abudefduf sexfasciatus* présente des dents incisiformes, caractéristiques du genre (voir discussion phylogénie), qui ne semblent pas en adéquation avec son régime alimentaire principal. Notons enfin que les trois *Chromis* et *A. sexfasciatus* présentent le bras de levier d'ouverture de la bouche le plus court permettant un abaissement rapide de la mandibule utile lors de l'aspiration (Wainwright & Richard 1995).

Parmi les espèces de ce groupe trophique, *C. acares* et de *C. viridis* se distinguent assez fortement ; ils présentent de loin les mâchoires buccales les plus grêles et leur processus maxillaire du palatin est dirigé rostro-dorsalement. Sur ce processus (Voir Fig. 1.11B) s'articule (point pivot) le maxillaire, qui joue un rôle important pour la protraction du prémaxillaire lors de l'ouverture de la bouche (Gosline 1987). Durant l'ouverture de la bouche, la mandibule s'abaisse et le maxillaire pivote passivement autour de son articulation antérieure sur le palatin, ce mouvement étant communiqué par un ligament qui lie le dentaire et le maxillaire (ligament « mandibulo-maxillaire »). Chez les poissons à bouche protractile (tels les Acanthoptérygiens dont font partie les Pomacentridae), les prémaxillaires glissent vers l'avant lors de l'ouverture de bouche afin de former une bouche ronde optimisant l'aspiration. Ce déplacement répond à l'action des processus articulaires des maxillaires. Par conséquent, un processus maxillaire du palatin dirigé rostro-dorsalement facilite une ouverture de bouche dirigée directement vers l'avant, ce qui doit être un

avantage pour des espèces qui se nourrissent dans la colonne d'eau. De plus, *C. acares* arbore un neurocrâne allongé, un suspensorium et un volet operculaire de faible hauteur. Cette morphologie suggère un cône d'aspiration probablement moins efficace. Selon les études cinématiques de Coughlin & Strickler (1990), *C. viridis* capture ses proies planctoniques par aspiration et par un déplacement non négligeable du corps vers la proie, comme le fait un « ram feeder » typique. La forme de son prémaxillaire est très divergente de celle de toutes les autres espèces étudiées et pourrait être liée à son mode de prise de nourriture de type « ram feeder ». En l'absence d'études cinématiques sur la prise de nourriture chez *C. acares*, les similarités anatomiques avec *C. viridis* laissent clairement supposer une similarité fonctionnelle. Comme *C. viridis*, *C. acares* devrait être considéré comme un « ram-suction feeder ».

b) Les herbivores et les corallivores (brouteurs : « biters » et « grazers »)

*Plectroglyphidodon lacrymatus*, *Pl. johnstonianus*, *S. nigricans*, *Chrysiptera brwonriggii*, *Chry. glauca*, *Cheiloprion labiatus*, *Pomacentrus bankanensis* et *P. pavo* sont des espèces principalement brouteuses. Chez ces espèces, la prise de nourriture implique une morsure suivie d'une aspiration afin d'acheminer la nourriture arrachée ou soigneusement découpée vers l'intérieur de la cavité bucco-pharyngienne. Par conséquent, ces espèces brouteuses montrent une cavité buccale en forme de cône tronqué, comme les « suction feeders ». Cependant, les différences entre ces deux groupes se marquent principalement au niveau de la robustesse de certaines composantes squelettiques, notamment le suspensorium et les mâchoires. Chez les espèces brouteuses, les mandibules sont caractérisées par de hauts processus coronoïdes qui augmentent la surface d'insertion des muscles adducteurs de la mandibule (Barel 1983, Albertson & Kocher 2001, Kassam *et al.* 2004). Une longue symphyse dentaire entre les mandibules gauche et droite renforce les mâchoires inférieures. Les propriétés mécaniques de cette mandibule révèlent une possibilité de morsure puissante, particulièrement chez *S. nigricans* et *Pl. lacrymatus* (Fig. 5.6A-B). Parallèlement, l'hyomandibulaire offre un site d'insertion plus large pour l'ensemble des muscles adducteurs de la mandibule alors que ses condyles d'articulation plus séparés préviennent les déformations dues à l'action des muscles adducteurs de la mandibule (Elshoud-Oldenhove & Osse 1976, Vandewalle 1978, Gluckmann & Vandewalle 1998, Parmentier *et al.* 1998). Chez ces espèces (mais plus modérément chez *P. pavo*), le processus maxillaire du palatin est large et orienté ventralement. Leur vomer est aussi dirigé ventralement. L'orientation de ces deux structures procure certainement des points de support solides lors du broutage (Barel 1983, Turingan 1994, Parmentier *et al.* 2000).

Selon Otten (1983), un court processus ascendant du prémaxillaire augmenterait la force lors de la morsure parce que la distance entre le ligament intermaxillaire et l'extrémité rostrale du

prémaxillaire est déterminante pour la force de morsure : plus la distance est courte, plus la force de morsure est grande. Chez les Pomacentridae, le ligament intermaxillaire se fixe en dessous du bord supérieur de la zone inter-processi du prémaxillaire (LM 3, voir Fig. 2.2) (observation personnelle). Bien que les espèces brouteuses, spécialement *Chei. labiatus* et *Pl. johnstonianus*, présentent le processus ascendant le plus long, elles ont une distance entre le bord supérieur de la zone interprocessi et l'extrémité rostrale du prémaxillaire (LM 1-3) plus courte que les espèces planctonophages (Fig. 5.6 et 5.10). Chez les espèces brouteuses, la longueur du processus ascendant résulte de celle de l'épine ascendante (LMs 2-3) et non pas de l'allongement global du processus ascendant comme chez *C. viridis*. Comme suggéré par Albertson & Kocher (2001) chez *Labeotropheus fuelleborni*, un Cichlidae brouteur d'algues, une longue épine ascendante faciliterait le déplacement ventral de la mâchoire supérieure alors que la région supportant les contraintes de charge, c'est-à-dire la zone inter-processi reste courte et robuste. Notons également que le processus dentigère des espèces brouteuses apparaît plus large essentiellement à cause de l'incurvation de sa région postérieure qui, malheureusement, ne transparaît pas dans l'analyse par morphométrie géométrique. Il était impossible de placer un point repère sur la courbe dentée du processus entre les LMs 1 et 6 mais l'observation des spécimens lors de dissections m'a permis de constater que toutes les espèces brouteuses avaient un processus dentigère fortement incurvé dans sa partie postérieure. Par conséquent, il semblerait que ce caractère soit corrélé au broutage mais son bénéfice fonctionnel reste obscur. Une telle forme offre peut-être plus de solidité.

Toutes les espèces brouteuses possèdent des dents incisiformes dont la disposition et la forme varient selon les genres : *Stegastes*, *Plectroglyphidodon*, *Pomacentrus* et *Chrysiptera* (Fig. 5.16) et induisent probablement des différences d'efficacité lors du broutage. Cependant, à la vue des connaissances actuelles, il apparaît difficile de mettre en rapport un type de dentition et un type d'organisme brouté.

*Pomacentrus pavo* est considéré par Allen (1991) comme une espèce omnivore se nourrissant aussi d'algues filamenteuses. De manière assez intéressante, *P. pavo* occupe également une position intermédiaire d'un point de vue morphologique. En effet, il présente des dents incisiformes qui le rapprochent des brouteurs. Par contre, son neurocrâne, son unité « suspensorium et opercule », sa mandibule et son prémaxillaire présentent plus de similarité avec des espèces planctonophages. Les présents résultats suggèrent donc que cette espèce brouterait de manière plus occasionnelle que les autres « biters ». En accord avec les hypothèses formulées au chapitre 3, son comportement grégaire (observation personnelle) le rapproche des espèces se nourrissant principalement dans la colonne d'eau.

### c) Comparaison interspécifique de la taille

Aucune relation forte n'existe entre la taille et les formes des structures chez les espèces étudiées (Tableau 5.3) ce qui témoigne d'une dissociation complète de ces deux aspects durant l'évolution de ce groupe. La taille peut apparaître comme une variable explicative de la diversité des demoiselles à elle seule. Certaines espèces présentent des structures squelettiques de formes très similaires mais diffèrent fortement par leur taille (SL et CS de chaque structure squelettique). Le cas le plus évident est certainement celui de *D. aruanus* et *D. trimaculatus* (Voir également chapitre 7). Pareillement, les deux *Plectroglyphidodon* sont assez semblables à *S. nigricans*, lequel est approximativement 40% plus grand. Leur similitude phénotypique est certainement due à leur comportement alimentaire quasi identique et à leur proximité phylogénétique (Fig. 1.1, Quenouille *et al.* 2004, Cooper *et al.* 2009). Dans chaque cas, la différence de taille pourrait expliquer une division des ressources (régime et habitat) et/ou une réponse vis-à-vis de la compétitivité et de la prédation. *Dascyllus aruanus* vit en groupes sociaux parmi les coraux branchus où seuls les grands individus s'aventurent dans la colonne d'eau pour capturer des proies planctoniques (voir chapitre 4). À l'âge adulte, la taille de *D. trimaculatus* permet à cette espèce de rester de manière permanente dans la colonne d'eau ou l'empêche de vivre parmi les coraux branchus. *Plectroglyphidodon lacrymatus* et *Pl. johnstonianus* vivent en solitaire respectivement parmi des décombres coralliens et des colonies de coraux vivants branchus. *Segastes nigricans*, très agressif, défend ardemment son territoire vis-à-vis d'autres herbivores tels les poissons chirurgiens ou d'autres demoiselles (Robertson 1996).

#### 5.4.2. Evolution et aspects phylogénétiques

La morphologie d'une espèce se comprend comme un assemblage de caractères fonctionnels interagissant avec des facteurs environnementaux. Certains auteurs ont fait référence à la difficulté de réaliser des études écomorphologiques sans tenir compte des relations phylogénétiques entre espèces (ex : Clifton & Motta 1998) car ces relations peuvent aussi influencer la morphologie et l'écologie des espèces (Westneat 1995). En d'autres mots, les relations phylogénétiques dicteront des similarités morphologiques et écologiques entre espèces (Motta 1988, Douglas & Matthews 1992).

La division des quatorze espèces en deux grands groupes fonctionnels : (1) « suction & ram-suction feeders » et (2) « grazers » ne correspond pas à un nœud de division phylogénétique majeur des Pomacentridae en tout cas selon les hypothèses actuelles (Quenouille *et al.* 2004, Cooper *et al.* 2009). La confrontation des relations phylogénétiques et phénotypiques met en évidence des

convergences de formes. Les brouteurs *Plectroglyphidodon* et *Stegastes* sont placés à la base de l’arbre phylogénétique des Pomacentridae, ce qui renforce l’idée d’une espèce ancestrale de type brouteur. Il semble évident que le caractère zooplanctonophage soit apparu plusieurs fois au cours de l’évolution des Pomacentridae (ex : les *Chromis*, les *Dascyllus* et les *Abudefduf*). Il faut aussi admettre que des brouteurs sont apparus une seconde fois durant leur évolution. En effet, les herbivores du genre *Chrysiptera* et *Pomacentrus* partagent des caractères plus proches des *Chromis* et d’*A. sexfasciatus* (ex : neurocrâne). Ces similarités montrent que le caractère (secondaire) « grazer » chez les *Chrysiptera* et *Pomacentrus* dérive de formes de « suction » et « ram-suction feeder ».

*Cheilopion labiatus* montre de nombreuses et fortes similitudes morphologiques avec les deux *Plectroglyphidodon* et *S. nigricans*. Seule sa mandibule est plus similaire à celle des deux *Chrysiptera* et de *P. bankanensis*. Il partage également la même dentition que les *Chrysiptera* qui sont proches d’un point de vue phylogénétique. Au vu des données moléculaires (Fig. 1.1, Cooper *et al.* 2009), les similitudes de forme entre *Pl. johnstonianus* et *Chei. labiatus* (prémaxillaire et unité «suspensorium et opercule » surtout), les deux seules demoiselles connues en tant que brouteuses de polypes de coraux (Allen 1991, Kuo & Shao 1991), seraient le résultat de convergences. Certains caractères ostéologiques tels que la disposition des ptérygiophores et des os prédorsaux (Emery & Allen 1980) renforcent l’appartenance de *Chei. labiatus* à la sous-famille des Pomacentrinae et donc l’idée d’une convergence.

Les genres *Chrysiptera* et *Chromis* ne seraient pas monophylétiques (voir introduction générale). *Chrysiptera glauca* et *Chry. brownriggii* sont connues pour être très proches d’un point de vue phylogénétique (Quenouille *et al.* 2004) et nos données morphologiques corroborent ces résultats. Le genre *Chromis* est polyphylétique et est divisé en deux clusters : *Chromis I* et *Chromis II*, ce dernier étant le taxon sœur du genre *Dascyllus* (Fig. 1.1). Notre étude morphologique renforce cette hypothèse puisqu’il y a une grande divergence de forme entre les trois espèces de *Chromis* étudiées. Selon les données moléculaires, *C. viridis* et *C. margaritifer* appartiennent respectivement au taxon *Chromis I* et *Chromis II* (Quenouille *et al.* 2004). La forme des pièces buccales supporte la proximité de *C. margaritifer* et des *Dascyllus*. Inversement, la similitude de certaines composantes anatomiques suggère que *C. acares* fait partie du clade *Chromis I* avec *C. viridis*. Toutes les espèces du genre *Chromis* sont considérées comme des zooplanctonophages et les *Dascyllus* comme des omnivores se nourrissant principalement de zooplancton (Allen 1991). Par conséquent, la division faite entre le groupe *Chromis I* (ram-suction feeders) et le groupe « *Chromis II + Dascyllus* » (suction feeders) pourrait correspondre à un changement dans la stratégie de prise de nourriture dans la colonne d’eau durant l’évolution.

*Pomacentrus pavo* et *P. bankanensis*, ainsi que 18 autres espèces du même genre, ont été incluses dans l'analyse phylogénétique de Quenouille *et al.* (2004). Leurs résultats révèlent que ces deux espèces sont assez distantes l'une de l'autre par leur signature moléculaire. Les analyses morphométriques confortent ces observations. En effet, les formes des structures squelettiques de *P. bankanensis* et de *P. pavo* sont assez dissemblables. Le genre *Pomacentrus* regroupe des espèces au régime alimentaire assez différent (Kuo & Shao 1991, présente étude) : certaines espèces mangent principalement du zooplancton (ex : *P. caeruleus*, voir ch. 3), d'autres sont herbivores (ex : *P. bankanensis*, *P. wardi*) et, enfin, un troisième groupe comprend des espèces omnivores, c'est-à-dire mangeant des petits crustacés benthiques et planctoniques, et des algues filamenteuses (*P. baenschi*, voir ch. 3). Tous les congénères possèdent le même type de dentition buccale (Fig. 5.16). Cependant, l'analyse morphométrique du squelette céphalique met en évidence des différences de formes en adéquation avec la diversité alimentaire. Par conséquent, il semblerait que, chez ce taxon, soit les structures squelettiques changeraient plus rapidement au cours de l'évolution que les dents ; soit le caractère « dents » serait conservé sous l'influence d'autres contraintes écologiques. Parallèlement, le même type de considérations s'appliquerait aux espèces du genre *Abudefduf*. En effet, *A. sexfasciatus*, *A. vaigiensis* et *A. sparoides* sont zooplanctonophages (Ch. 3) mais présentent des dents incisiformes quasi identiques à celles des *Stegastes* et des *Plectroglyphidodon*. La forme des structures squelettiques d'*A. sexfasciatus* renforce son caractère zooplanctonophage. Les dents incisiformes des trois *Abudefduf* apparaissent comme une synapomorphie<sup>1</sup> des Stegastinae et des Abudefdufinae définie par Cooper *et al.* (2009) (Fig. 1.1).

#### 5.4.3. Intégration des structures squelettiques dans l'évolution des Pomacentridae

L'analyse séparée de structures squelettiques permet la recherche et la mise en évidence de différences anatomiques fines entre des groupes. Cependant, ces unités forment ensemble un complexe remplissant plusieurs fonctions. D'une manière générale, les analyses PLS ont montré un niveau d'intégration assez important entre les quatre structures squelettiques étudiées, témoignant d'un système fonctionnellement bien coordonné. Néanmoins, les quatre structures squelettiques sont différemment corrélées les unes par rapport aux autres d'un point de vue qualitatif et quantitatif. Certaines unités peuvent varier plus indépendamment que d'autres. Enfin, l'analyse des SWs confirme avec précision l'adéquation de caractères optimisant l'efficacité d'un type de système de prise de nourriture.

---

<sup>1</sup> Caractéristique commune aux membres d'un taxon : une innovation apparue chez l'ancêtre commun des espèces de ce taxon.

A ma connaissance, aucune étude utilisant la morphométrie géométrique pour quantifier le niveau d'intégration de structures squelettiques composant le crâne au cours de l'évolution d'un groupe de poisson n'a encore été réalisée. Par conséquent, il est difficile de comparer le niveau d'intégration observé chez les Pomacentridae par rapport à d'autres groupes de téléostéens. Actuellement, ce type de méthode est principalement utilisé en anthropologie afin de résoudre des questions relatives à l'intégration et à la modularité de certaines parties du crâne chez les Hominidés (ex : Bookstein *et al.* 2003, Bastir & Rosas 2006, Bastir *et al.* 2005). Il apparaît que le niveau d'intégration des quatre unités étudiées ( $r$  de corrélation entre la SW1 de 2 unités :  $0.67 < r < 0.85$ ) est d'un niveau similaire à celui de différentes régions du crâne chez les hominidés ( $0.53 < r < 0.96$ ). La coordination ou l'intégration entre deux structures peut avoir une base fonctionnelle et probablement adaptative de même qu'une base développementale. Ces deux contextes sont souvent distingués sous les termes *intégration fonctionnelle* et *intégration développementale* (Klingenberg 2008). L'intégration fonctionnelle sera l'objet essentiel de ma discussion.

Parmi les entités squelettiques étudiées, ce sont le neurocrâne et l'unité « suspensorium et opercule » qui sont le plus fortement corrélés. En effet, il apparaît que, chez les Pomacentridae, un haut neurocrâne (une haute région frontale et une grande crête supraoccipitale) s'accompagne généralement d'une joue et d'un volet operculaire hauts, et inversement. Cette relation induisant une certaine harmonie dans cette première partie du corps pourrait être dictée par des contraintes fonctionnelles autres que la prise de nourriture, telle la locomotion (Lauder 1983). En effet, la forme de la tête a une incidence sur la forme du corps qui elle varie certainement en fonction du mode de vie de chaque espèce. Par exemple, toutes les espèces du genre *Dascyllus* vivent parmi les coraux branchus, durant leur phase juvénile au moins (Randall & Allen 1977). Ils possèdent une grande hauteur de tête et de corps par rapport à leur longueur standard et ces proportions du corps assez particulières, optimisant une grande manœuvrabilité (Webb 1984, Blake 2004), sont probablement liées à une adaptation à leur habitat.

L'intégration forte du suspensorium, de la mandibule et du prémaxillaire s'accorde au continuum de variations de formes attendu entre les adaptations aux deux principaux modes de prise de nourriture : ceux des « suction feeders » et des « grazers ». En effet, ces trois structures varient de manière très corrélée ce qui permet d'optimiser l'un ou l'autre mode de capture de proies. A l'inverse, les analyses montrent que les formes de la mandibule et surtout du prémaxillaire peuvent varier de manière plus indépendante vis-à-vis du neurocrâne. Par exemple, *Chry. glauca*, *Chry. brownriggii* et *C. acares* partagent un neurocrâne de faible hauteur alors que les *Chrysiptera* ont des mandibules robustes adaptées au broutage d'algues et que *C. acares* a des mandibules plus grêles. Concernant la forme du prémaxillaire, sa covariation avec le neurocrâne chez *C. acares* et *C. viridis* diffère de manière assez importante de celle observée chez les autres espèces. Cette

dissociation entre la forme du prémaxillaire et celle du neurocrâne observée chez *C. viridis* et dans une moindre mesure chez *C. acares* pourrait être à l'origine d'une nouveauté fonctionnelle qui est le passage vers une prise de nourriture de type « ram-suction feeding ».

## 5.5. CONCLUSIONS

La variabilité de forme des structures céphaliques étudiées est en forte adéquation avec la variabilité du régime alimentaire observée chez les Pomacentridae. En effet, les espaces de forme définis par ces espèces adultes donnent l'image d'un continuum reliant deux extrêmes fonctionnels : les « suction-feeders » incluant les espèces zooplanctonophages et celles se nourrissant de petits invertébrés vagiles, et les « grazers » incluant les espèces herbivores et corallivores. Parmi les zooplanctonophages, *C. acares* et *C. viridis* arborent une morphologie assez différente des autres espèces du même groupe, laissant supposer une différence fonctionnelle. Chez ces espèces, la proie serait capturée par aspiration couplée à un déplacement du corps entier vers la proie (« ram-suction feeding »).

La confrontation des similarités phénotypiques avec les données phylogénétiques actuelles révèle bon nombre de convergences. La dentition semble soumise à un signal (phylo)génétique fort. L'analyse de l'intégration morphologique révèle que la forme des pièces buccales peut évoluer assez indépendamment de celle du neurocrâne. Par contre, les formes du suspensorium, du prémaxillaire et de la mandibule sont plus fortement corrélées.

---

## CHAPITRE 6

DYNAMIQUE ONTOGÉNÉTIQUE DE LA DISPARITÉ DU  
SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE

---

## 6. VARIATION DE LA DISPARITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE AU COURS DE L'ONTOGÉNIE CHEZ LES POMACENTRIDAE\*

### 6.1. INTRODUCTION

L'évolution de la disparité de nombreux groupes zoologiques a été étudiée à l'échelle de temps géologique (voir exemples dans chapitre 1). Généralement, la disparité paraît diminuer ou rester stable au cours du temps excepté après des événements d'extinctions (ex : Foote 1992, 1993, Ciampaglio 2002). Comme McNamara & McKinney (2005) l'ont déjà constaté, très peu d'études se sont focalisées sur la variation de la disparité d'un taxon au cours de l'ontogénie et les résultats sont variables. Zelditch *et al.* (2003a) ont révélé une diminution de la disparité de la forme du corps chez un groupe d'espèces de piranhas au cours de leur ontogénie. Par contre, chez des ammonites du Jurassique, Gerber *et al.* (2007) ont observé une plus grande disparité de la forme de la coquille au stade adulte par rapport au stade juvénile. Deux explications biologiques sont avancées pour ces patrons temporels (géologique et ontogénétique) de disparité : (1) l'une se focalise sur les facteurs environnementaux, comme une augmentation ou une diminution de l'espace écologique (Ciampaglio 2002) et (2) l'autre se concentre sur des facteurs intrinsèques tels que des contraintes développementales (Ciampaglio 2002, Zelditch *et al.* 2003a). Alors que l'importance des contraintes développementales dans la dynamique ontogénétique de disparité a été mise en évidence une première fois par Zelditch *et al.* (2003a), il reste à mener une étude similaire sur l'influence des contraintes écologiques.

En déterminant comment les croissances allométriques diffèrent entre les espèces, il est possible de révéler des différences dans les patrons de développement qui sous-tendent leur différenciation morphologique (Weston 2003). Le changement d'habitat et de régime alimentaire durant la croissance des demoiselles indique le besoin d'étudier les implications des allométries de croissance sous-jacentes aux processus de diversification de ce groupe. Si on admet, comme Wainwright & Richard (1995), que la morphologie buccale est liée à la niche trophique fondamentale d'une espèce, des changements alimentaires au cours de la croissance pourraient être associés à des modifications morphologiques de l'appareil de prise de nourriture (Liem 1991, 1993, Wainwright 1991). Des changements du régime alimentaire durant l'ontogénie pourraient être liés à des changements de comportements alimentaires et/ou de mode de prise de nourriture (Schmitt &

---

\* Plusieurs considérations et une partie des analyses présentées dans ce chapitre sont reprises de : Frédéric B, Adriaens D, Vandewalle P. 2008. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 92-105.

Holbrook 1984, Eggold & Motta 1992, Galis *et al.* 1994, McCormick 1998). Ces changements dans le mode d'alimentation peuvent être influencés par la disponibilité en nourriture et/ou par la morphologie de la bouche et de la tête. En effet, certains modes de prise de nourriture sont inefficaces lorsqu'ils sont mis en œuvre avec une morphologie sous-optimale (Liem 1993).

Le but principal de ce chapitre est de tester l'hypothèse selon laquelle la morphologie des larves est plus similaire (ou moins disparate) entre elles que celle des juvéniles et des adultes, qui s'adaptent à des facteurs écologiques variant au cours de l'ontogenèse (ex : changement de régime alimentaire et d'habitat). Le second objectif est de rechercher les changements évolutifs des processus développementaux (ex : hétérochronie) responsables des modifications du degré de disparité en comparant les patrons ontogénétiques de changements de forme chez huit espèces de Pomacentridae. Enfin, l'impact fonctionnel des variations allométriques du neurocrâne, de l'unité « suspensorium et opercule », de la mandibule et du prémaxillaire sera évalué.

## 6.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'étude portera sur un échantillon de huit espèces appartenant à six genres différents (Tableau 6.1). Ces espèces, totalement ou en partie présentées dans les chapitres 3 et 5, reflètent la diversité trophique et morphologique des Pomacentridae habitant les récifs de corail. Parmi ces espèces, trois sont brouteuses d'algues filamenteuses (*Stegastes nigricans*, *Chrysiptera brownriggii* et *Chrysiptera glauca*), trois sont zooplanctonophages (*Abudefduf sexfasciatus*, *Chromis sp*, *Dascyllus trimaculatus*) et deux se nourrissent à la fois d'organismes benthiques et pélagiques (*Dascyllus aruanus* et *Pomacentrus pavo*) (Voir tableau 5.1 du chapitre 5). Pour chaque espèce, une série ontogénétique complète a été constituée, incluant des larves capturées lors de la colonisation du récif, des juvéniles et des adultes. Les gammes de taille et le nombre de spécimens sont donnés dans le tableau 6.1. La série ontogénétique de *Chromis sp* a été construite à partir d'un échantillon de *Chromis viridis* ( $n = 15$  incluant les larves à la colonisation) et de *Chromis atripectoralis* ( $n = 21$ ). Ces deux espèces sœurs, extrêmement proches d'un point de vue phylogénétique (Froukh & Kochzius 2008) et couramment appelées les demoiselles bleues-vertes, ne diffèrent l'une de l'autre que par la coloration de la base de la nageoire pectorale. Selon une étude préliminaire, leurs trajectoires allométriques ne présentent pas de différences significatives.

Dans les analyses, la taille des individus sera prise comme référence ontogénétique. Ce choix se justifie par plusieurs raisons. Premièrement, d'après un certain nombre de travaux, la taille serait une

meilleure mesure du temps biologique<sup>1</sup> que l'âge chez les poissons (ex : Adriaens & Verraes 2002). Deuxièmement, lors de l'échantillonnage en plongée, il est plus aisé de se constituer un échantillon homogène basé sur la taille plutôt que sur l'âge des poissons. Notons enfin que la période ontogénétique étudiée est identique pour chaque espèce (et donc directement comparable) car elle est définie entre les mêmes limites : la colonisation (stade initial) et la taille maximale adulte (stade final).

La variabilité ontogénétique de la forme (1) du neurocrâne, (2) de l'unité « suspensorium et opercule », (3) de la mandibule et (4) du prémaxillaire a été étudiée au moyen de la morphométrie géométrique. Comme montré dans le tableau 6.1, la taille des échantillons diffère légèrement pour les quatre structures car quelques pièces squelettiques furent endommagées avant ou durant les dissections. Par rapport au chapitre 5, l'unité « suspensorium et opercule » sera décrite au moyen de 12 points repères au lieu de 16 parce que sur les petits spécimens, certains LMs sont moins aisés à définir. La taille centroïde (CS) et les variables de formes (Partial Warps scores – PWs) de chaque unité squelettique ont été obtenues comme décrit au chapitre 2. Toutes les analyses présentées ci-après seront répétées de la même manière pour chaque unité squelettique.

### 6.2.1. Comparaisons des modèles ontogénétiques

Une exploration préliminaire visuelle des patrons ontogénétiques de variations de forme des huit espèces a été réalisée au moyen d'une analyse en composantes principales (PCA) des variables de formes. Cependant, comme cela a été démontré et discuté par Mitteroecker *et al.* (2005), les descriptions des trajectoires de changements de forme dans un plan défini par les deux premières composantes principales (PC1 Vs PC2) sont informatives mais peuvent induire en erreur. Par conséquent, les patrons allométriques de variation de formes ont été calculés par des régressions multivariées des PWs en fonction du logarithme de la taille (Ln-CS) (Monteiro 1999, Mitteroecker *et al.* 2005) en utilisant le programme TpsRegr (version 1.34). La taille centroïde (CS) a été utilisée car il s'agit de la seule mesure de taille non-corrélée à la forme en l'absence d'allométrie (Bookstein 1991). De plus, la CS a été transformée par une fonction logarithmique (logarithme népérien, ln-CS) car, chez les Pomacentridae, les relations allométriques sont mieux décrites par un modèle linéaire qui prend en compte la diminution progressive de la vitesse de changement de forme au cours de la

---

<sup>1</sup> Le temps biologique égale le temps développemental et représente l'échelle de temps des processus ontogénétiques. Au contraire, le temps chronologique reflète l'âge réel d'un organisme, qui peut être exprimé en minutes, en heures ou en jours post-fertilisation ou post-éclosion (Adriaens & Verraes 2002).

croissance (Voir annexe 6.1). La qualité des modèles de régressions est évaluée par la variance expliquée du modèle et par un *F-test* de Goodall avec 10000 permutations.

Dans une première étape, des différences dans les trajectoires allométriques entre espèces ont été testées par MANCOVA (Multivariate Analyses of Covariance), testant l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) d'homogénéité des modèles linéaires. Dans ces tests d'homogénéité des pentes et des ordonnées à l'origine, les PWs sont considérées comme variables dépendantes, la taille (In-CS) en tant que prédicteur continu et les espèces comme facteur catégoriel. Si la MANCOVA met en évidence des différences dans les ontogénies, d'autres tests sont ensuite utilisés pour définir leur nature. Comme suggéré par Zelditch *et al.* (2000), deux facteurs principaux peuvent expliquer des différences dans les modèles allométriques : (1) la divergence d'orientation des trajectoires allométriques et (2) la vitesse des changements de forme. De plus, deux autres paramètres seront estimés et comparés : la forme des larves à la colonisation d'une part (point de départ de la trajectoire ontogénétique) et la longueur des trajectoires ontogénétiques d'autre part (laquelle est évidemment liée à la vitesse et à la durée du développement). Comme ces quatre paramètres sont estimés par des régressions linéaires multivariées, ils assument une relation linéaire entre la taille et la forme. Celle-ci est raisonnable pour nos données car la régression PWs Vs In-CS produit un  $r^2 > 0.9$  pour chaque structure chez chaque espèce sauf pour le prémaxillaire de *P. pavo*, où  $r^2 = 0.83$ . Le  $r^2$  a été calculé sur base du lambda de Wilks au moyen du programme Rregress6k (IMP software).

a) Estimation et comparaison des formes au stade larvaire (lors de la colonisation du récif)

Les échantillons des larves colonisantes et des adultes étant limités (en générale  $\leq 10$  individus), l'équation de régression sera utilisée pour estimer la forme attendue à une taille déterminée (standardized regression residual analysis) (Zelditch *et al.* 2004a, Bastir & Rosas 2004a). À partir des régressions multivariées de chaque espèce, la fraction des résidus non-allométriques est standardisée par le programme Standard6 (IMP software). Les données « standardisées » des larves et des adultes, qui sont les formes prédites par l'équation de la population entière à ces stades, sont générées et ensuite analysées. Chaque espèce colonise le récif à une taille spécifique (Tableau 6.1). Par conséquent, la standardisation des données au stade larvaire se fera spécifiquement en fonction de la taille moyenne observée à la colonisation. Une MANOVA sera utilisée pour tester la significativité des différences de forme entre espèces, laquelle sera suivie de tests *a posteriori* comparant les différences entre les espèces prises deux à deux. Les résultats de classification d'une analyse discriminante seront également examinés. Il est improbable que les données ne rencontrent pas les hypothèses d'un test analytique, c'est-à-dire que les LMs sont également et indépendamment variables. Par conséquent, la significativité statistique des différences entre paires d'espèces sera testée au moyen d'un *F-test* basé sur un ré-échantillonnage. La MANOVA a été réalisée dans le

programme CVAGen (IMP software), lequel donne également les résultats de classification de l'analyse discriminante. Le programme Two-Group6h (IMP software) a été utilisé pour les *F*-tests.

b) Estimation et comparaison des patrons allométriques

Comme dit plus haut, les vecteurs des coefficients allométriques décrivant la morphogenèse post-colonisation sont estimés par régression multivariée de la forme en fonction de la taille. Les vecteurs de chaque espèce sont calculés au moyen du programme Regress6k (IMP software). Afin de les comparer, l'angle entre les deux vecteurs qui caractérisent deux espèces est calculé en utilisant le programme VecCompare6 (IMP software). Une description élaborée de cette approche est reprise dans plusieurs ouvrages (Zelditch *et al.* 2000, 2003a, 2003b, 2004a, Bastir & Rosas 2004b). Brièvement, dans le contexte de cette étude d'allométrie ontogénétique, les vecteurs d'une espèce sont composés de tous les coefficients de régression des variables de formes (PWs) en fonction de la taille (In-CS) (Fig. 6.1). L'amplitude des angles entre de tels vecteurs au sein d'une même espèce est estimée au moyen d'une procédure de bootstrap ( $N = 400$ ) (within-species angle, Fig. 6.1) et est ensuite comparée à l'angle calculé entre les vecteurs des deux espèces étudiées (between-species angle, Fig. 6.1). Si l'angle entre les deux espèces est supérieur à 95% de l'intervalle des angles des vecteurs propres à chaque espèce obtenu par bootstrapping, il est considéré comme significatif et donc, les patrons allométriques sont différents.

Une fois l'angle entre chaque paire de vecteurs calculé, la similarité des trajectoires ontogénétiques entre espèce a été résumée au moyen d'un phénogramme basé sur un algorithme UPGMA.

La fonction TPS (Thin Plate Spline) (Bookstein 1991) permet d'illustrer les changements de forme entre une configuration de référence (ici, la larve) et une configuration cible (ici, l'adulte). Cette fonction a donc été utilisée afin d'illustrer qualitativement les variations allométriques au cours de l'ontogenèse de chaque espèce. Les changements de forme seront visualisés au moyen de grilles de déformation.

c) Estimation et comparaison des vitesses de changements de forme

La vitesse de changement de forme pour chaque unité squelettique chez les 8 espèces a été estimée en utilisant la distance Procrustes (PD), laquelle est une mesure de dissimilarité de forme dans l'espace de forme de Kendall (Bookstein 1996). Cette distance est utilisée comme une mesure univariée de la différence de forme, mais doit être considérée comme une mesure globale des composants multivariés de la forme (c'est-à-dire les PWs). La dynamique des changements de forme peut être visualisée sur graphique représentant les différences de PD entre chaque spécimen et la forme moyenne d'une larve à la colonisation en fonction de la taille (CS). Les courbes apparaissant

sur de tels graphiques sont linéaires (rarement) ou asymptotiques, avec une diminution des changements de forme au cours de la croissance (Voir annexe 6.1). Par conséquent, une régression linéaire a été appliquée entre les valeurs de PD et le logarithme de la taille centroïde (ln-CS) ; la vitesse de divergence par rapport à la forme larvaire moyenne est exprimée par la pente de cette régression. La forme moyenne des larves a été calculée sur la base des larves échantillonnées avec les filets de crête.

Le calcul des PDs et les régressions ont été réalisés au moyen du programme Reginess6k (IMP software). Comme les relations PD Vs ln-CS sont linéaires, elles ont été comparées statistiquement par ANCOVA.

#### d) Estimation et comparaison des longueurs de trajectoires ontogénétiques

La longueur de la trajectoire ontogénétique a été calculée entre la taille à la colonisation et la taille adulte maximale chez chaque espèce. Elle exprime la quantité des changements de forme subis par l'espèce au cours de cette phase de l'ontogénie et est donc fonction de la vitesse de changement de forme et de la durée du développement (Zelditch *et al.* 2003a). Elle est estimée en calculant la distance Procrustes entre la forme moyenne à la colonisation et la forme moyenne à la taille adulte maximale. L'intervalle de confiance pour cette mesure a été calculé par un ré-échantillonnage (bootstrapping) qui tient compte à la fois de la variabilité entre individus à une même taille et de l'incertitude induite par le modèle de régression. Ces calculs ont été réalisés à l'aide du programme DisparityBox (IMP software). Les formes larvaires et adultes sont obtenues par la méthode de standardisation décrite précédemment (Voir paragraphe *Estimation et comparaisons des formes au stade larvaire*).

Une attention particulière a été portée sur la relation entre les paramètres développementaux, le régime alimentaire des espèces et leurs relations phylétiques. De plus, les relations entre certains paramètres, tels que la longueur des trajectoires ontogénétiques ou la vitesse de changements de forme, et d'autres caractéristiques intrinsèques des espèces, telles que la durée de vie larvaire et la variation de taille observée après la colonisation, ont été évaluées au moyen de tests de corrélation (r de Pearson). Ces analyses ont permis de tester deux hypothèses :

- Chaque espèce possède une durée de vie larvaire spécifique, laquelle étant obtenue dans la littérature (Tableau 6.1). Existe-t-il une relation linéaire entre cette durée de vie larvaire et (a) la quantité de changements de forme observée après la colonisation et/ou (b) la vitesse de changement de forme ?

- Chaque espèce montre une taille adulte maximale propre (Tableau 6.1). Existe-t-il une relation linéaire entre la variation de taille attendue après la colonisation et (a) la quantité de changements de forme observée et/ou (b) la vitesse de changement de forme ?

### 6.2.2. Mesure des disparités

#### a) Mesure du niveau de disparité des formes

La disparité morphologique (MD) a été calculée comme suit (Foote 1993) :

$$MD = \sum_i d_j^2 / (N - 1)$$

Où  $d_j$  = la distance Procrustes (PD) de la forme moyenne de l'espèce  $j$  par rapport à la forme centroïde globale (c'est-à-dire la forme moyenne générale de toutes les espèces) et où  $N$  représente le nombre total des espèces. Comme dans certains tests présentés précédemment, un intervalle de confiance est placé sur la mesure de disparité par une procédure de bootstrap. Les mesures de disparité ont été calculées au moyen du programme DisparityBox (IMP software) à trois stades de l'ontogénie : (1) au stade de la colonisation (larve), (2) à une taille de 60 mm SL et (3) à la taille maximale de chaque espèce (MAX SL). La taille intermédiaire de 60 mm a été choisie arbitrairement (certaines espèces sont déjà adultes à cette taille alors que d'autres sont toujours juvéniles) pour permettre une estimation de la disparité lorsque les poissons sont déjà installés sur le récif mais où les différences de taille entre espèce sont éliminées. Pour rappel, l'analyse de la disparité des formes à ces trois stades ontogénétiques a été basée sur des données standardisées au moyen des équations de régression.

#### b) Analyse des patrons de disparité de formes

En plus de la mesure du niveau de disparité, le patron de distribution des formes et les dimensions le long desquelles les formes sont les plus disparates ont été d'abord examinés au moyen d'une analyse en composante principale (PCA) avec le programme PCAGen (IMP software). Un tel examen est important car les larves, les juvéniles et les adultes peuvent avoir le même niveau de disparité mais des patrons de variations de forme différents. Autrement dit, les larves et les adultes peuvent, par exemple, occuper deux sous-espaces (ou hyper-plans) différents au sein de l'espace de forme entier définissant la variabilité totale observée chez les Pomacentridae étudiés. L'examen de la distribution des formes dans le plan des deux premières composantes principales (PC1 Vs PC2)

permet de vérifier visuellement si les deux stades ontogénétiques (c'est-à-dire deux stades ontogénétiques différents) partagent le même sous-espace de forme. En outre, certaines méthodes permettent de calculer l'angle entre deux sous-espaces (Mezey & Houle 2003). L'angle entre deux sous-espaces intégrés dans un espace commun de dimension supérieure est l'angle grâce auquel un sous-espace peut être orienté pour rencontrer l'autre ; cette relation s'applique si les sous-espaces sont des plans (c-à-d à deux dimensions) ou des hyperplans. Intuitivement, si l'angle entre les deux sous-espaces ne diffère pas statistiquement de zéro, nous pouvons accepter l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) où les deux groupes occupent le même sous-espace. Ces angles ont été calculés au moyen du programme SpaceAngle (IMP software). La significativité statistique de cet angle a été déterminée par une procédure de ré-échantillonnage (bootstrapping) similaire à celle décrite pour la comparaison des vecteurs allométriques, excepté que la méthode s'applique ici à des plans et non à des vecteurs. Pour cette comparaison des espaces de forme occupés à chaque stade ontogénétique (larves, 60 mm SL ou MAX SL), les angles ont été estimés entre les sous-espaces définis par les deux premières composantes principales (PC1 et PC2).

### c) Mesure du niveau de disparité fonctionnelle

Dans le chapitre 5, les propriétés mécaniques de la mandibule ont été comparées entre les espèces au stade adulte. Ici, elles seront comparées entre les larves et les adultes de chaque espèce. De plus, la disparité des bras de levier d'ouverture et de fermeture de la bouche sera mesurée et comparée entre ces deux stades ontogénétiques. La disparité de ces composantes biomécaniques sera évaluée au moyen de leur variance et de la gamme (c-à-d la différence entre la valeur maximale et la valeur minimale) des valeurs observées.

## 6.3. RÉSULTATS

### 6.3.1. Comparaisons des modèles ontogénétiques

L'hypothèse nulle ( $H_0$ ) de croissance isométrique est rejetée chez toutes les espèces. Chaque unité squelettique observe une croissance allométrique hautement significative (Tableau 6.2). Ces résultats sont confirmés par le test de Goodall ( $p < 0.001$ ), qui signifie qu'il y a bien une relation linéaire entre la taille (Ln-CS) et les variables de formes. Selon la structure, les modèles de régression expliquent entre 40 et 88% de la variance présente dans les données. Un faible pourcentage indique (1) qu'une certaine variabilité de forme peut être expliquée par d'autres facteurs que la taille ou (2) que l'ontogénie pourrait ne pas être linéaire.

Pour chaque structure, les tests MANCOVA sont hautement significatifs (Tableau 6.3). Par conséquent, on ne peut appliquer un seul et unique même modèle linéaire pour décrire les allométries de croissance chez les huit espèces. Les différences dans les modèles des huit espèces pourraient, entre autre, être attribuées à des différences de vitesse de changement de forme ou à des différences de trajectoires ontogénétiques.

a) Formes des larves à la colonisation du récif

Pour chaque structure squelettique, la MANOVA indique des différences de forme entre les espèces ( $p < 0.0001$ ). Toutes les comparaisons deux à deux révèlent des différences statistiquement significatives au stade de la colonisation ( $F$ -tests,  $p < 0.0015$ ) ; ainsi toutes les espèces diffèrent significativement l'une de l'autre même après un ajustement de Bonferroni pour 26 comparaisons. De plus, selon l'unité squelettique, le pourcentage de classification correct donné par la fonction discriminante varie entre 91 et 98%. En conclusion, chaque espèce possède des structures céphaliques de forme spécifique lors de la colonisation du récif.

b) Patrons allométriques

D'une manière générale, l'examen de l'espace de forme défini par les deux premières composantes principales (RW1 Vs RW2) montre des différences dans les trajectoires ontogénétiques de changements de forme entre espèces pour chaque unité squelettique (Fig. 6.2). Pour chaque unité squelettique, les patrons allométriques de *Chrysiptera glauca* et de *Chry. brownriggii* semblent partager certaines similitudes. Par contre, les trajectoires ontogénétiques des deux *Dascyllus* peuvent être dissociées, du moins au niveau de l'unité « suspensorium et opercule ». Les variations de forme de la mandibule et surtout du prémaxillaire observées au cours de la croissance chez *Chromis* sp semblent s'écartez beaucoup de celle des autres espèces.

Dans la grande majorité des comparaisons entre les 8 espèces, l'analyse des angles entre les vecteurs de régressions multivariées montre des différences significatives entre les trajectoires ontogénétiques (Tableau 6.4). Au niveau du prémaxillaire, toutes les comparaisons révèlent une trajectoire propre à chaque espèce. L'angle le plus grand entre deux espèces, donc exprimant la plus grande divergence, est celui entre les vecteurs du prémaxillaire de *Chromis* sp et de *Stegastes nigricans* ( $101^\circ$ ). Bien que du même genre, *Chrysiptera glauca* et *Chry. brownriggii* montrent pour chaque unité squelettique des vecteurs divergents. Par contre, les angles de vecteurs multivariés du neurocrâne et de la mandibule ne diffèrent pas significativement entre les deux espèces de *Dascyllus*. Par conséquent, l'hypothèse nulle d'une direction identique des vecteurs ontogénétiques ne peut être rejetée. Plus étonnamment peut-être, cette même conclusion s'adresse aux vecteurs du suspensorium et de l'opercule chez *D. aruanus* et *P. pavo*. Les angles des trajectoires allométriques

peuvent être comparés au moyen d'une analyse de cluster (UPGMA) (Fig. 6.3). La topologie des phénogrammes varie selon la structure squelettique même si certaines constantes sont présentes. *Chromis* sp montre des patrons allométriques très divergents des autres espèces, excepté pour le neurocrâne. Les trajectoires des deux *Chrysiptera* restent toujours appariées. C'est également le cas pour les deux *Dascyllus* sauf pour l'unité « suspensorium et opercule ». Pour chaque structure squelettique, la trajectoire ontogénétique de *P. pavo* diverge toujours peu de celles des deux espèces de *Chrysiptera*. Un parallélisme entre le type de régime alimentaire et les trajectoires ontogénétiques est relativement peu évident, excepté pour le prémaxillaire. Si *Chromis* sp représente une exception, il apparaît que les espèces se nourrissant principalement de zooplancton partagent des trajectoires plus similaires entre elles qu'avec les espèces brouteuses d'algues (Fig. 6.3). Enfin, les espèces de grande taille (c-à-d *A. sexfasciatus*, *D. trimaculatus* et *S. nigricans*) montrent une similitude dans leur patron allométrique de croissance du suspensorium et du volet operculaire.

Les grilles de déformations illustrant les changements de forme subis par les espèces au cours de leur croissance confirment les résultats précédents. Les différences de patrons allométriques sont parfois frappantes (Figs 6.4 à 6.7). Dans les paragraphes suivants, je décrirai les principales variations de forme observées entre les larves et les adultes et je relèverai les similitudes et/ou différences essentielles entre espèces.

*Neurocrâne* (Fig. 6.4) – La hauteur du neurocrâne augmente plus ou moins fort selon les espèces au cours de leur ontogenèse; l'augmentation est particulièrement faible chez les deux *Chrysiptera* et *P. pavo*. La région du sphénotique est toujours proportionnellement plus grande chez les adultes. Chez *A. sexfasciatus* et *Chromis* sp, la plus grande hauteur du neurocrâne à l'âge adulte est principalement due à la seule augmentation de taille de la crête supraoccipitale (LMs 5, 6 et 7) qui s'étend assez loin vers la région orbitaire. Chez les deux *Chrysiptera*, les variations de forme concernent essentiellement la région ethmoïdienne et vomérienne (LMs 1-4). Le vomer est fortement incurvé ventralement chez l'adulte alors qu'il est horizontal chez la larve. Les patrons allométriques des deux *Chrysiptera* et de *P. pavo* sont similaires, sauf que, chez ce dernier, les deux fosses d'articulation de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne (LMs 12 et 13) sont beaucoup plus proches l'une de l'autre à l'âge adulte. Les deux *Dascyllus* partagent des patrons allométriques quasi identiques excepté que les caractères semblent plus prononcés chez l'adulte de *D. trimaculatus*. Chez ces deux espèces, le neurocrâne est proportionnellement plus court et la région occipitale plus haute à l'âge adulte que chez leur larve. Les variations de forme observées chez *S. nigricans* sont similaires à la fois à celles des *Chrysiptera* et à celles des *Dascyllus*: plus grande crête supraoccipitale et vomer plus fortement incurvé ventralement à l'âge adulte.

*Suspensorium et opercule* (Fig. 6.5) – Chez toutes les espèces, le volet operculaire est plus haut chez les adultes que chez les larves. Il devient également plus large chez les adultes d'*A. sexfasciatus*

et de *S. nigricans*. Dans son ensemble, le suspensorium est proportionnellement plus court dans sa partie médiane chez les adultes que chez les larves. En effet, la distance entre les points d'articulation de l'hyomandibulaire (LMs 4 et 5) et du palatin (LM 2) sur le neurocrâne est proportionnellement plus courte chez les adultes. Toutes les larves partagent un processus maxillaire du palatin dirigé rostro-dorsalement. Son orientation reste inchangée chez l'adulte de *Chromis* sp, il est horizontal chez l'adulte d'*A. sexfasciatus*, légèrement fléchi ventralement chez les deux *Dascyllus* et *P. pavo*, et encore plus fortement chez les deux *Chrysiptera* et *S. nigricans*. La largeur de l'hyomandibulaire (LMs 3-7) est toujours plus faible chez toutes les larves. Mais cet os est beaucoup plus large chez les adultes de *Chrysiptera* et de *S. nigricans*. Enfin, chez les larves de toutes les espèces, le condyle d'articulation du carré (LM 8) est fort en arrière d'une verticale passant par le point d'articulation du palatin sur la région ethmoïdienne (LM 2). Chez les adultes de *S. nigricans* et les deux *Dascyllus*, le même condyle est en avant de cette verticale.

*Mandibule* (Fig. 6.6) – la mandibule des larves de toutes les espèces est moins haute et la symphyse mandibulaire plus courte que chez les adultes. La forme de la mandibule de *Chromis* sp se modifie peu au cours de la croissance.

*Prémaxillaire* (Fig. 6.7) – Excepté chez *Chromis* sp, les adultes présentent un processus dentigère (LMs 1 et 6) plus court que chez les larves. Le processus ascendant (LMs 1 et 2) est toujours plus long chez les adultes. Chez *S. nigricans* et les deux *Chrysiptera*, cet « allongement » du processus ascendant est dû à une épine ascendante (LMs 2 et 3) plus longue chez les adultes. Comme pour la mandibule, *Chromis* sp montre peu de modification de la forme du prémaxillaire au cours de la croissance.

### c) Vitesses de changements de forme

Pour chaque structure squelettique, les vitesses de changements de forme diffèrent significativement selon les espèces (Tableau 6.5 et Fig. 6.8). Des comparaisons deux à deux montrent que la vitesse de développement du neurocrâne est significativement la plus faible chez *D. aruanus* et *Chry. glauca*. Quelques différences significatives apparaissent entre les autres espèces, cependant, elles ne peuvent être subdivisées en sous-groupes mutuellement exclusifs. Par conséquent, ces différences seront considérées comme nulles. La même remarque s'applique à la dynamique de changements de forme de l'unité « suspensorium et opercule » qui apparaît peu variable. Bien que des différences statistiques existent, il est également difficile de regrouper les espèces en ensembles exclusifs. *Chromis* sp et *S. nigricans* montrent la vitesse de développement la plus lente alors que *D. trimaculatus* et *P. pavo* la plus rapide. Les plus grandes variabilités inter-spécifiques concernent la mandibule et le prémaxillaire, où *Chromis* sp possède la vitesse de développement significativement la plus lente dans les deux cas. Les deux *Chrysiptera* montrent la vitesse de changements de forme

du prémaxillaire la plus grande. La vitesse de développement de ces deux espèces est 3x supérieure à celle de *Chromis* sp. *Dascyllus aruanus* et *P. pavo* partagent une vitesse de développement plus faible que les deux espèces de *Chrysiptera* mais supérieure à celle de *A. sexfasciatus*, *S. nigricans* et *D. trimaculatus*. Pour la mandibule, *A. sexfasciatus* a une vitesse de changements de forme significativement supérieure à celle de *Chromis* sp et inférieure à celle des autres espèces. Les comparaisons deux à deux des six autres espèces ne permettent pas de constituer des sous-ensembles. Par conséquent, leurs vitesses de changements de forme sont considérées comme très similaires et indifférentes d'un point de vue statistique.

En conclusion, les vitesses de changements de forme sont assez peu différentes. Concernant le neurocrâne, les huit espèces sont subdivisées en deux groupes. Pour l'unité « suspensorium et opercule » et la mandibule, trois groupes peuvent être distingués. La variabilité de la dynamique de changements de forme est la plus importante au niveau du prémaxillaire où les huit espèces sont réparties en quatre groupes.

Aucune corrélation n'existe entre la vitesse de développement d'une structure et la durée de vie larvaire moyenne connue d'une espèce ( $0.52 < p < 0.95$  selon les structures), ni entre cette vitesse et la croissance d'une espèce après la colonisation du récif ( $0.12 < p < 0.83$  selon les structures). Une relation entre la vitesse de développement et le régime alimentaire des espèces est peu évidente.

#### d) Longueurs des trajectoires ontogénétiques

Concernant le neurocrâne, *A. sexfasciatus* montre la trajectoire ontogénétique la plus longue et les deux *Chrysiptera*, les plus courtes (Tableau 6.6). Sur la base de l'intervalle de confiance calculé par bootstrap, *Chromis* sp, *D. aruanus*, *P. pavo* et *S. nigricans* ont une longueur de trajectoire qui ne diffère pas de manière significative. *Dascyllus trimaculatus* présente une longueur intermédiaire entre ces quatre espèces et *A. sexfasciatus*. Pour l'unité « suspensorium et opercule », la longueur des trajectoires chez *A. sexfasciatus* et *D. trimaculatus* sont significativement les plus grandes par rapport aux autres espèces. Pour cette même structure, ce sont *Chromis* sp, les deux *Chrysiptera* et de *S. nigricans* qui subissent le moins de changement de forme au cours de la croissance. *Dascyllus aruanus* et *P. pavo* forment un groupe montrant une longueur de trajectoire intermédiaire. La trajectoire ontogénétique de la mandibule de *Chromis* sp est quasiment deux fois plus courte que celle des sept autres espèces. *Chromis* sp et *S. nigricans* partagent la longueur de trajectoire la plus courte pour le prémaxillaire. Pour les deux pièces buccales, toutes les autres espèces subissent une quantité de changement de forme non significativement différente.

En conclusion, la longueur des trajectoires ontogénétiques semble un caractère développemental peu variable. En effet, les huit espèces peuvent être réparties en seulement quatre

groupes pour le neurocrâne, trois groupes pour l'unité « suspensorium et opercule », et deux groupes pour la mandibule et le prémaxillaire.

La quantité de changements de forme pour chaque unité squelettique n'est pas corrélée à la variation de taille observée chez chaque espèce après la colonisation, excepté pour le neurocrâne (neurocrâne  $r = 0.84$ ,  $p < 0.01$  ; suspensorium et opercule  $r = 0.66$ ,  $p = 0.07$  ; mandibule  $r = 0.25$ ,  $p = 0.55$  ; prémaxillaire  $r = -0.16$ ,  $p = 0.70$ ). Aucune relation linéaire significative n'apparaît entre la longueur des trajectoires ontogénétiques et la durée moyenne de vie larvaire des espèces ( $0.26 < p < 0.83$  selon les structures).

### 6.3.2. Disparité des formes squelettiques

#### a) Variation du niveau de disparité au cours de l'ontogénéie

Quelle que soit la structure squelettique, la disparité augmente significativement au cours de l'ontogénéie (Tableau 6.7, Fig. 6.9). Le neurocrâne et la mandibule montrent les augmentations les plus spectaculaires. En effet, les formes du neurocrâne et de la mandibule sont respectivement 5 et 4 fois plus disparates au stade adulte (MAX SL) qu'au stade de la colonisation du récif. La forme du prémaxillaire montre la plus grande disparité au moment de la colonisation (Fig. 6.9). Celle-ci s'accroît au cours de l'ontogénéie selon un facteur 2.5 jusqu'au stade adulte. L'augmentation de disparité est la plus faible pour l'unité « suspensorium et opercule » (approximativement 2 fois plus de disparité à la taille adulte). Le calcul de la disparité à une taille intermédiaire semblable pour l'ensemble des espèces révèle des différences dans la dynamique ontogénétique de disparité entre les structures. La disparité de forme du neurocrâne observée chez des poissons de 60 mm (SL) vaut 64% de la disparité pour des tailles maximales adultes alors que, à cette même taille, la disparité du prémaxillaire vaut 88% de la disparité maximale. Les deux autres unités squelettiques présentent des valeurs intermédiaires : au stade de 60 mm, la disparité de l'unité « suspensorium et opercule » et de la mandibule vaut respectivement 76% et 78% de la disparité maximale.

#### b) Variation du patron de disparité au cours de l'ontogénéie

Le patron de disparité, comme son ampleur, change au cours de l'ontogénéie pour chaque structure squelettique. La distribution des formes dans le plan défini par les deux premières composantes principales montre que les larves et les adultes occupent différents sous-espaces de forme (Figs 6.10-6.13).

*Neurocrâne* (Fig. 6.10) – Lors de la colonisation, les deux premières composantes RW1 et RW2 expliquent 54.7% de la variance totale de la forme du neurocrâne. La première composante (RW1) distingue essentiellement les deux *Dascyllus* des autres espèces. Ces deux espèces, possédant les

valeurs de RW1 les plus négatives, montrent un neurocrâne plus haut apparaissant proportionnellement plus court que celui des autres espèces. La deuxième composante explique 11% de la variance et met en évidence de faibles différences dans la forme de la crête supraoccipitale et dans les longueurs relatives des régions orbitaire et post-orbitaire. La variance observée à la taille intermédiaire (60 mm SL) et à la taille maximale adulte est plus grande. En effet, les deux premières composantes expliquent approximativement 72% de la variance totale. A 60 mm SL, quatre groupes d'espèces sont identifiables le long des axes RW1 et RW2 alors qu'à la taille maximale, trois groupes seulement sont clairement distincts. L'analyse de la variabilité des formes du neurocrâne (et celle des autres structures) à ces stades de développement a déjà été présentée dans le chapitre 5.

*Suspensorium et opercule* (Fig. 6.11) - La variance de l'unité « suspensorium et opercule » est plutôt faible au moment de la colonisation, les axes RW1 et RW2 expliquant respectivement 33% et 18% de la variance totale. À la colonisation, la forme du suspensorium et de l'opercule des deux *Dascyllus* s'oppose directement à celle de *P. pavo* le long de la première composante (RW1). Cette dernière espèce, ayant les valeurs les plus positives le long de l'axe RW1, montre un volet operculaire et une joue de faible hauteur, son opercule est plus large dans sa partie haute. La deuxième composante oppose par contre *S. nigricans* à *A. sexfasciatus* et *Chromis* sp. Alors que *S. nigricans* montre un processus maxillaire du palatin horizontal, celui d'*A. sexfasciatus* et de *Chromis* sp est orienté rostro-dorsalement. Au stade de 60 mm SL, la première composante principale, expliquant 48% de la variation totale, oppose directement les deux *Dascyllus* à un groupe formé des deux *Chrysiptera* et de *P. pavo*. *Abudefduf sexfasciatus* et *S. nigricans* occupent une position intermédiaire. La deuxième composante, comptant pour 19% de la variance totale, permet de distinguer clairement *Chromis* sp des autres espèces. Au stade de la taille maximale adulte, *D. aruanus* et *S. nigricans* partagent une forme de suspensorium et d'opercule plus similaire. *Chromis* sp se différencie encore plus des autres espèces le long de RW2.

*Mandibule* (Fig. 6.12) – Lors de la colonisation, la variance de la mandibule est relativement faible et apparaît sphérique car les deux premières composantes expliquent approximativement la même faible quantité de variance (RW1 = 39% et RW2 = 30%). Seuls *Chromis* sp et *S. nigricans* montrent une forme de mandibule distincte des autres espèces au stade larvaire. *Chromis* sp se différencie le long de RW1 et *S. nigricans* diffère du groupe formé par les deux *Chrysiptera*, les deux *Dascyllus* et *P. pavo* en possédant des valeurs plus négatives le long de la deuxième composante (RW2). A 60 mm et à la taille maximale, les deux premières composantes principales semblent exprimer quasiment le même pourcentage de variance totale et le même patron de variation de forme. Pour ces deux stades, l'axe RW1, comptant pour environ 50% de la variance totale, permet de différencier *A. sexfasciatus* et *Chromis* sp des autres espèces. L'axe RW2 permet d'isoler clairement

les trois espèces herbivores (*Chry. glauca*, *Chry. brownriggii* et *S. nigricans*) de *P. pavo* et des deux *Dascyllus*.

**Prémaxillaire** (Fig. 6.13) – La variation du patron de disparité du prémaxillaire entre le stade de la colonisation et les stades de 60 mm SL et de taille maximale semble également évidente. Par contre, il n'y a pas de différence entre les patrons du stade intermédiaire et du stade adulte.

Le calcul des angles entre les plans définis par les deux premières composantes principales (RW1 et RW2) confirme les examens visuels décrits ci-dessus (Tableau 6.8). Concernant le neurocrâne, par exemple, l'angle entre les plans du stade larvaire et du stade de taille maximale est de 86° et est largement supérieur à la variabilité interne à chaque plan : 64° (larve) et 14° (MAX SL). Par conséquent, ces deux plans sont significativement distincts l'un de l'autre au sein de l'espace de forme, indiquant que le patron de disparité des larves est différent du patron de disparité de celui des adultes. Les conclusions sont identiques lorsque (1) ces deux mêmes plans sont comparés pour les autres unités squelettiques et lorsque (2) le plan des larves et celui occupé à 60 mm SL sont comparés pour chaque unité squelettique (Tableau 6.8). Par contre, lorsque l'angle entre les plans du stade intermédiaire de 60 mm SL et du stade de taille maximale est analysé, les conclusions diffèrent selon l'unité squelettique et révèlent des différences dans l'évolution des patrons de disparité. Pour le neurocrâne et l'unité « suspensorium et opercule », les résultats (Tableau 6.8) montrent que les formes du stade intermédiaire de 60 mm SL et du stade de taille maximale occupent des sous-espaces différents. Inversement, l'angle compris entre ces deux plans n'est pas significatif pour la mandibule et le prémaxillaire ; les patrons de disparité de forme sont donc similaires à une taille de 60 mm SL et au stade adulte.

### c) Disparité des propriétés biomécaniques de la mandibule

Le tableau 6.9 montre une diversité des propriétés biomécaniques de la mâchoire (voir chapitre 5) plus importante chez les adultes que chez les larves. Les mesures de variance ainsi que la gamme des valeurs observées (valeur minimale – valeur maximale) sont toujours supérieures chez les adultes. La comparaison des bras de leviers entre les stades adulte et larvaire de chaque espèce montre que les caractéristiques morpho-fonctionnelles de la mandibule varient au cours de l'ontogénie. Toutes les larves ont des capacités de morsure moins puissantes que leurs adultes respectifs (Fig. 6.14A et B). Inversement, les larves semblent pouvoir abaisser la mandibule avec une plus grande rapidité que les adultes (Fig. 6.14C). Ces trois rapports varient très peu au cours de la croissance de *Chromis* sp dont les possibilités mécaniques des larves et des adultes sont assez similaires.

## 6.4. DISCUSSION

Chez les huit espèces, des changements de forme sont observés durant la croissance des quatre structures squelettiques étudiées. Après une phase pélagique et océanique, il est attendu que les modifications morphologiques reflètent des adaptations possibles à la nouvelle vie démersale sur le récif. Les proportions de changements de forme associées à la taille après la colonisation chez les huit espèces varient entre 40% (prémaxillaire) et 87% (mandibule) selon l'unité squelettique et fonctionnelle de la tête (Tableau 6.2). Ce degré d'allométrie de croissance est supérieur ou similaire à celui observé pour des structures céphaliques chez d'autres vertébrés tels que, par exemple, le crâne chez les tritons (Ivanović *et al.* 2007), la mandibule et le crâne chez les marmottes (Cardini & O'Higgins 2005, Cardini & Thorington 2006), le crâne chez le chien (Drake & Klingenberg 2007) et le crâne chez les chimpanzés (Bastir & Rosas 2004a). Ces pourcentages (40-87%) suggèrent que l'allométrie ontogénétique est une caractéristique importante de la croissance post-colonisation chez les poissons demoiselles. Les causes de variation du degré d'allométrie entre les quatre structures étudiées sont difficiles à cerner. Certains facteurs tels que des conditions externes (ex : disponibilité en nourriture) et internes (ex : physiologie, sexe, comportement) pourraient expliquer certaines variations de forme et devraient être investigués.

Les résultats de cette étude montrent que la disparité morphologique est plus grande au stade adulte qu'au stade de la colonisation pour chaque structure squelettique céphalique étudiée (Tableau 6.7 et Fig. 6.9). Cela indique un fort degré de similarité entre espèces au début de l'ontogénie, suivi d'une dispersion des espèces dans l'espace de forme au cours de la croissance. Ceci peut apparaître contraire à ce qui est généralement admis : les larves sont plus flexibles d'un point de vue évolutif que les adultes (Klingenberg 1998), bien que cela ne signifie pas pour autant que les larves sont typiquement plus disparates que les adultes. Deux facteurs majeurs pourraient expliquer une plus grande similarité entre les larves lors de la colonisation qu'entre les juvéniles et les adultes. Étant proche d'un point de vue phylogénétique, l'ontogénie des demoiselles pourrait posséder une forme larvaire « commune » durant les jeunes stades, avec des modifications de forme majeures apparaissant ensuite (Lois de Von Baer<sup>2</sup>). Les contraintes internes (ex : fonctionnelles) et externes (ex : environnementales) semblent prépondérantes (Liem 1991). En effet, comme toutes les larves vivent dans la zone pélagique océanique (Leis & McCormick 2002), la similarité de leurs formes

---

<sup>2</sup> Lois de Von Baer : Karl Ernst Von Baer est un naturaliste russe du 19<sup>ème</sup> siècle. Il a étudié notamment le développement embryonnaire des animaux et a formulé ce qu'on appelle les lois de Von Baer. L'une de celle-ci dit que les caractères généraux du groupe auquel un embryon appartient apparaissent plus tôt dans le développement que les caractères spécifiques. Bien que remis en cause (ex : Poe 2006), un autre de ses principes suggère un modèle où le début de l'ontogénie d'un organisme serait moins susceptible de changer évolutivement que les formes adultes.

semble liée à un environnement commun et à des régimes alimentaires très proches, presqu'exclusivement composés de copépodes (stades nauplie et adulte) (Hunter 1981, Østergaard *et al.* 2005, Sampey *et al.* 2007). Les résultats observés chez les Pomacentridae s'accordent à ceux de Gerber *et al.* (2007), révélant une plus grande disparité morphologique de la coquille des ammonites chez les adultes, mais diffèrent de ceux de Zelditch *et al.* (2003a) qui montrent une diminution de la disparité de la forme du corps au cours de l'ontogenèse d'un groupe d'espèces de piranhas (genres *Pygopristis*, *Serrasalmus* et *Pygocentrus*). Chez ces piranhas, les petits juvéniles se nourrissent tous de larves d'insectes alors que le régime des adultes diffère selon les espèces : piscivores, frugivores, insectivores, mangeurs d'écailles (Fink 1989, Winemiller 1989). Étonnamment, la plus grande diversité de régime alimentaire au stade adulte ne correspond pas à une plus grande disparité de forme mais il est fort probable que la forme du corps soit régie par d'autres facteurs tel que l'habitat. Les habitats occupés par les petits juvéniles seraient plus diversifiés que ceux de leurs adultes.

Au cours de leur étude sur les piranhas, Zelditch *et al.* (2003a) ont modélisé des ontogénies hypothétiques en imposant un ou plusieurs paramètres développementaux (ex : formes larvaires identiques, longueurs des trajectoires ontogénétiques identiques, patrons allométriques identiques). Lorsque un ou plusieurs paramètres étais(en)t fixé(s), ils ont déterminé quel impact avait sa/leur variabilité en comparant les résultats hypothétiques et les résultats observés. Ils ont montré que la disparité des formes à l'âge adulte augmente en moyenne de 32% (par rapport aux résultats empiriques) et devient significativement supérieure à celle des larves lorsqu'un ou plusieurs paramètres développementaux étaient imposés. Nos observations s'apparentent à ces modèles prévisionnels ; dans notre cas, les formes larvaires des Pomacentridae seraient imposées par un mode de vie commun à toutes les espèces.

La divergence interspécifique s'accroît après la colonisation du récif et les allométries ontogénétiques sont une source importante de la diversité morphologique des Pomacentridae. Dans un sens très large, tous les changements évolutifs ou les dissociations de la taille, de la forme et de l'âge durant l'ontogénie pourraient être considérés comme des processus hétérochroniques (Webster & Zelditch 2005, Voir paragraphe 1.4.1). En l'absence d'informations sur l'âge des spécimens étudiés, la taille a été utilisée comme mesure de l'âge développemental (Adriaens & Verraes 2002). Par conséquent, le terme « hétérochronie allométrique » serait plus approprié dans cette discussion selon Klingenberg (1998). D'une manière générale, l'ensemble des paramètres développementaux étudiés ont subi des changements évolutifs bien que certains apparaissent moins variables. Le tableau 6.10 résume la diversité des paramètres développementaux observés pour chaque structure squelettique. Les formes larvaires au stade de la colonisation du récif sont déjà spécifiques, probablement à cause de différences dans la croissance larvaire et/ou dans la durée de la vie pélagique. En effet, toutes les espèces n'ont pas le même âge lorsqu'elles reviennent sur le

récif (Tableau 6.1) (Wellington & Victor 1989, voir chapitre 1.3.2). Les patrons allométriques semblent être un caractère extrêmement labile. En effet, il existe 8 patrons allométriques uniques pour le prémaxillaire et 7 pour les autres structures. Dans l'espace de forme, chaque espèce suit une trajectoire ontogénétique qui lui est propre. Seuls les vecteurs allométriques du neurocrâne et de la mandibule de *D. aruanus* et *D. trimaculatus* pointent dans la même direction (Tableau 6.4). Ces deux espèces dissemblables à chaque stade ontogénétique (larve et adulte) présentent des trajectoires ontogénétiques parallèles dans l'espace « taille-forme » ; elles illustrent un cas de transposition parallèle où la dissociation entre les espèces est apparue avant la colonisation. La conservation du même patron allométrique chez ces deux espèces du même genre est probablement liée à des similitudes génétiques (Voir chapitre 7 pour une étude approfondie du genre *Dascyllus*). Plus étonnamment, les patrons allométriques de l'unité « suspensorium et opercule » de *D. aruanus* et de *P. pavo* révèlent un troisième cas de parallélisme de trajectoires ontogénétiques. Au vu des patrons allométriques, seules ces trois dernières comparaisons révèlent des variations de type hétérochronique (Voir paragraphe 1.4.1) ; les autres cas montrent une divergence totale des trajectoires ontogénétiques (= « allometric repatterning » selon Webster & Zelditch 2005). Généralement, l'amplitude de la divergence des patrons allométriques ( $9.9^{\circ}$ - $53.6^{\circ}$ , Tableau 6.4) est assez similaire à celle observée pour des structures céphaliques d'autres vertébrés (Cardini & O'Higgins 2005, Cardini & Thorington 2006, Ivanović *et al.* 2007, Bastir *et al.* 2007), excepté pour le prémaxillaire qui montre un degré de divergence extrêmement important ( $18.7^{\circ}$ - $101.3^{\circ}$ ). Les angles entre les trajectoires allométriques semblent peu liés aux hypothèses phylogénétiques actuelles (Fig. 6.3) (Quenouille *et al.* 2004, Cooper *et al.* 2009). La variabilité de ces angles au sein d'un même genre (*Chrysiptera* et *Dascyllus*) reste peu importante malgré certaines différences selon les espèces et les structures. Chez les deux espèces de *Chrysiptera*, les vecteurs allométriques divergent quelque peu pour chaque structure. Par contre, les deux *Dascyllus* révèlent des patrons allométriques identiques pour le neurocrâne et la mandibule, quelque peu divergents pour le prémaxillaire mais très différents pour l'unité « suspensorium et opercule ». Enfin, la proximité phylogénétique des genres *Pomacentrus* et *Chrysiptera* suggérée par des données moléculaires (Cooper *et al.* 2009) se vérifie néanmoins au travers des similarités de vecteurs allométriques.

La longueur des trajectoires ontogénétiques et la vitesse de développement apparaissent comme les deux paramètres les plus conservateurs. Selon la structure étudiée, 2 à 4 grandeurs différentes ont été mises en évidence pour 8 espèces (Tableau 6.10). Il en ressort que plusieurs espèces peuvent partager une même longueur de trajectoire ontogénétique ou une même dynamique de changements de forme. La flexibilité de ces paramètres est peut-être sous-estimée par la méthodologie employée. En effet, n'ayant aucune donnée sur l'âge réel des spécimens étudiés, des variations compensatoires dans la vitesse ou la durée de la croissance (définie ici comme

la relation entre la taille et l'âge effectif) n'ont pu être explorées. Il apparaît que ces paramètres ne sont ni corrélés à des caractéristiques de la vie larvaire océanique (durée de vie larvaire) ni à la variation de taille durant la vie récifale. Les raisons d'une plus faible variabilité de ces paramètres développementaux sont peu évidentes. Lors de la colonisation, la plupart des Pomacentridae intègrent directement les populations adultes et utilisent donc le même type d'habitat que leurs congénères (McCormick & Makey 1997, Lecchini & Galzin 2005) à l'inverse d'autres taxons qui changent une ou plusieurs fois d'habitats avant le recrutement définitif dans les populations d'adultes (ex : Labridae, Acanthuridae, Serranidae). Parmi les huit espèces étudiées, seul *A. sexfasciatus* s'éloigne quelque peu de cette généralité : les juvéniles sont présents sur des zones de micro-atolls proches de la zone de plage alors que les adultes vivent sur le récif barrière (Lecchini & Galzin 2005). Cette presque constance comportementale observée chez les Pomacentridae pourrait expliquer partiellement la faible variabilité inter-spécifique de la vitesse et du temps de développement. Ces deux paramètres ne sont pas non plus liés aux régimes alimentaires. Intuitivement, on pourrait s'attendre à ce qu'une espèce planctonophage à l'âge adulte, donc sans changement de régime alimentaire au cours de sa croissance, subisse moins de changements de forme dans ses structures squelettiques qu'une espèce herbivore. Cette hypothèse n'est pas vérifiée. Le changement de régime alimentaire n'est pas la seule contrainte fonctionnelle variant au cours de la croissance des poissons. D'autres demandes fonctionnelles peuvent expliquer des changements de forme observés, par exemple la respiration (Osse 1990, Liem 1991) ou la production de son (Parmentier *et al.* 2007). De plus, les variations de forme pourraient être associées à un changement de stratégie de prise de nourriture indépendamment du type de nourriture ingérée (Liem 1993).

Dans le chapitre 5, les trois modes de prise de nourriture couramment rencontrés chez les poissons téléostéens et leurs caractéristiques morphologiques associées optimisant leurs performances ont été décrits : ram-feeders, suction-feeders et biters. Les modifications morphologiques observées chez les huit espèces durant l'ontogénie semblent s'adapter à un modèle d'amélioration des capacités d'aspiration : (1) une augmentation de la hauteur du suspensorium et de l'opercule, (2) une augmentation de la taille de la crête supraoccipitale, (3) un déplacement vers l'avant de l'articulation carré-mandibule par rapport au neurocrâne, (4) un raccourcissement de la mandibule et (5) un allongement du processus ascendant du prémaxillaire. Ces modifications ont aussi été observées durant l'ontogénie d'*Amphiprion frenatus* (Dilling 1989, Liem 1991), du Cichlidae *Haplochromis elegans* (Otten 1983) et d'autres « suction feeders » tels que des poissons plats (Wagemans & Vandewalle 2001).

L'étude des propriétés mécaniques de la mandibule révèle des différences significatives entre les larves et les adultes, excepté chez *Chromis* sp. Pour les bras de levier d'ouverture et de fermeture de la bouche, on passe d'un mécanisme de grande efficacité de transmission de vitesse (valeurs

faibles) à un système qui privilégie la transmission de force aux dépens de la vitesse (valeurs hautes) au cours de l'ontogénie (Fig. 6.14). Les bras de levier d'ouverture de la bouche montrent toujours chez les adultes des valeurs plus élevées qui pourraient être liées à des différences de capacité d'aspiration lors de la prise de nourriture. Cependant, il serait prématuré de lier cette unique observation à une diminution des performances d'aspiration chez les adultes car cette cinématique est largement dépendante de l'efficacité d'autres structures également impliquées dans la prise de nourriture tels les systèmes operculaire et hyoïdien (Adriaens *et al.* 2001, Van Wassenbergh *et al.* 2005). L'augmentation des valeurs des bras de levier de fermeture de la bouche chez les espèces brouteuses telles que *S. nigricans*, *Chry. brownriggii* et *Chry. glauca* peut certainement être mise en relation avec l'acquisition de la capacité à découper ou d'arracher des algues. La symphyse du dentaire est plus longue chez toutes les espèce sauf chez *Chromis* sp. Cet allongement, permettant une liaison forte entre les demi-mandibules gauche et droite, peut aussi être considéré comme une adaptation qui permet de fortes morsures.

Les transformations des pièces squelettiques chez les huit espèces reflètent un changement dans les tactiques de prise de nourriture comme cela fut observé chez *A. frenatus* (Liem 1991). Les larves peuvent être considérées comme des « ram/suction feeders » évoluant ensuite vers une prise de nourriture par aspiration au cours de l'ontogénie. De plus, d'autres modifications telles que la forme de la mandibule, les proportions des différentes régions du processus descendant du prémaxillaire, l'inclinaison du processus maxillaire du palatin, la largeur de l'hyomandibulaire reflètent une adaptation à un second mode de prise de nourriture : le broutage. Sur la base des caractéristiques squelettiques et fonctionnelles, il a été montré dans le chapitre 5 que *Chromis viridis* doit être considéré comme « ram/suction feeder ». Les faibles quantités de changements de forme observées durant l'ontogénie post-colonisation chez *Chromis* sp (= *Chromis viridis*, Voir paragraphe 6.2) sont en accord avec ces considérations fonctionnelles car cette espèce ne changerait donc pas radicalement de tactique de prise de nourriture au cours de sa croissance.

La variation ontogénétique de l'amplitude mais aussi du patron de la disparité morphologique apparaît liée aux changements fonctionnels de prise de nourriture. Les patrons de disparités varient différemment selon les structures squelettiques (Tableau 6.8), suggérant une possibilité d'évolution modulaire. En effet, pour la mandibule et le prémaxillaire, les sous-espaces de formes englobant la variabilité de ces structures aux deux derniers stades ontogénétiques (taille maximale et taille de 60 mm SL) sont identiques. Autrement dit, à partir de 60 mm jusqu'à leur taille maximale, les patrons de similitudes et de divergences entre espèces ne changent plus alors qu'ils varient entre ces deux stades au niveau du neurocrâne et de l'unité « suspensorium et opercule ». Ces deux dernières structures façonnent la majeure partie de la tête du poisson et répondent probablement à des contraintes plus importantes vis-à-vis de la variation de taille du corps entre les espèces. Ces

contraintes fonctionnelles expliqueraient un patron de disparité différent lorsque les espèces sont comparées à une taille de référence identique (ex : 60 mm SL) ou à leur taille maximale spécifique à chaque espèce.

## 6.5. CONCLUSIONS

Les techniques de morphométrie géométrique ont montré que, chez les Pomacentridae, la disparité morphologique est beaucoup plus importante au stade adulte qu'au stade larvaire. Même si les larves sont plus similaires entre elles que les adultes, elles possèdent déjà des structures céphaliques spécifiques au moment de la colonisation. Ces différences de formes sont probablement dues au fait que les larves ont des âges différents. L'augmentation de la disparité au cours de l'ontogénie est essentiellement due à la divergence des trajectoires ontogénétiques. La longueur de ces trajectoires et la dynamique de changement de forme sont des paramètres développementaux variant peu au sein des huit espèces étudiées. Les patrons allométriques décrits chez chaque espèce suggèrent un changement de mode de prise de nourriture au cours de l'ontogénie avec des capacités d'aspiration accrues chez les adultes (suction feeders) alors que les larves doivent être considérées comme des ram/suction feeders. Les transformations des pièces buccales (mandibule et prémaxillaire) durant la croissance post-colonisation de *Chromis* sp sont très faibles et suggèrent donc une similarité fonctionnelle avec les larves. Une relation franche entre les régimes alimentaires et les paramètres développementaux des espèces est peu évidente, excepté chez *Chromis* sp. Quelques similitudes développementales traduisent une proximité phylogénétique entre certaines espèces.

---

## CHAPITRE 7

# VARIATIONS DES ALLOMÉTRIES ONTOGÉNÉTIQUES CHEZ LE GENRE *DASCYLLUS*

---

## 7. VARIATION DES ALLOMÉTRIES DE CROISSANCE PRODUISANT DES ESPÈCES GÉANTES : EXEMPLE DU GENRE *DASCYLLUS*<sup>\*</sup>

### 7.1. INTRODUCTION

Le changement évolutif de la taille du corps est l'un des patrons les plus communs dans l'histoire de la vie (LaBarbera 1989, Shea 1992). La variation du caractère « taille » à l'intérieur d'une lignée évolutive a été étudiée depuis la synthèse de la règle de Cope, énonçant la tendance des organismes à évoluer vers de plus grandes tailles (Hone & Benton 2005). Un accroissement de la taille du corps est supposé conférer des avantages à un organisme (ex : succès reproducteur, défense contre la prédation, accès plus aisés à certaines ressources alimentaires) mais aussi entraîner des désavantages (ex : temps de développement plus long, besoin d'un apport en nourriture plus important) (Forsman & Lindell 1993, Benton 2002, Hone & Benton 2005). L'évolution de la taille du corps peut être observée à différents niveaux taxonomiques (Hone *et al.* 2008) : l'ordre, la famille, ou le genre, par exemple. La taille est probablement le caractère le plus fondamental différenciant deux espèces apparentées et elle est un facteur majeur expliquant la différence de niche écologique entre deux espèces proches (Wilson 1975).

Au sein des Pomacentridae, le genre *Dascyllus* compte dix espèces vivant dans toute la région tropicale de l'Indo-Ouest Pacifique (Randall & Allen 1977, Randall & Randall 2001). Leurs relations phylogénétiques sont actuellement bien comprises (Fig. 7.1) (Godwin 1995, Bernardi & Crane 1999, McCafferty *et al.* 2002) et toutes les espèces ont été regroupées en trois complexes d'après leur morphologie, leur biogéographie et leurs différences de coloration : les complexes *D. aruanus*, *D. reticulatus* et *D. trimaculatus* (Fig. 7.1) (Godwin 1995). Les membres des complexes *D. aruanus* (*D. aruanus* et *D. melanurus*) et *D. reticulatus* (*D. reticulatus*, *D. carneus*, *D. marginatus* et *D. flavicaudus*) sont de petites espèces avec une taille maximale de 50-65 mm SL, sauf *D. flavicaudus* qui atteint une longueur maximale de 90 mm SL (Randall & Allen 1977). À l'instar de *D. aruanus*, ces huit espèces vivent en groupes sociaux fortement associés à des coraux branchus (genres *Acropora*, *Pocillopora* et *Stylophora*) dans lesquels ils recherchent un abri durant la nuit ou en cas de danger (Chapitre 4). Cette association avec les coraux est une relation obligatoire tout au long de l'ontogénie des plus petites espèces (Sale 1971), mais pas pour *D. flavicaudus* (Godwin 1995). Les membres du complexe

---

\* Les considérations et la majorité des analyses présentées dans ce chapitre sont reprises de : Frédéric B, Sheets HD. Evolution of ontogenetic allometry shaping giant species: a study case from the genus *Dascyllus* in damselfishes (Pomacentridae). *Biological Journal of The Linnean Society*, submitted.

*D. trimaculatus* (*D. trimaculatus*, *D. albisella*, *D. strasburgi* et *D. auripinnis*) sont de grandes espèces affichant une taille maximale de 90-110 mm SL (Randall & Allen 1977). Les juvéniles de ces quatre espèces sont étroitement associés aux coraux branchus ou aux grandes anémones de mer tandis que les adultes forment des groupes important dans la colonne d'eau juste au-dessus du récif. Ce changement ontogénétique d'habitat se réalise à la maturité sexuelle laquelle est dépendante de la taille ( $\approx 70$  mm SL) (Booth 1995).

Les systèmes d'accouplement varient selon les *Dascyllus* spp. Les espèces des complexes *D. aruanus* et *D. reticulatus* observent généralement un changement de sexe (hermaphrodisme de type protogynie) (Godwin 1995, Cole 2002, Asoh 2003, 2004, 2005a, 2005b, Asoh & Yoshikawa 2003) mais celles du complexe *D. trimaculatus* possèdent toujours des sexes séparés (gonochorisme) (Godwin 1995, Asoh *et al.* 2001, Asoh & Kasuya 2002). Le genre *Dascyllus* est un groupe intéressant de part l'évolution du caractère « taille » mais également pour l'évolution du système d'accouplement. Selon l'hypothèse évolutive la plus simple émise par Godwin (1995) et McCafferty *et al.* (2002), le *Dascyllus* ancestral était petit et protogyne. Les grandes espèces ont donc évolué dans deux clades (les complexes *D. trimaculatus* et *D. reticulatus*) (Fig. 7.1) alors que l'hermaphrodisme a été définitivement perdu uniquement chez les espèces du complexe *D. trimaculatus*. La taille des espèces « géantes » est pratiquement le double de celle des petites. Comme son évolution est connue, le genre *Dascyllus* apparaît tel un excellent modèle pour comparer des allométries ontogénétiques dans le contexte très particulier du gigantisme.

Les études des variations allométriques durant l'ontogénie chez divers taxa au moyen de la morphométrie géométrique sont assez nombreuses (ex : Monteiro *et al.* 1997, Zelditch *et al.* 2000, Bastir & Rosas 2004a, 2004b, Cardini & O'Higgins 2005, Ivanović *et al.* 2007). Généralement, elles rapportent des trajectoires divergentes entre les espèces dans l'espace « taille-forme » (Voir Chapitre 6). En utilisant une analyse morphométrique particulière (« finite-element scaling method » ; voir Cheverud *et al.* 1983 pour les détails de la méthodologie), Corner & Shea (1995) ont comparé les patrons allométriques de la mandibule entre une population de souris transgéniques géantes et une population contrôle. Ils ont montré que les différences de forme entre les populations géante et contrôle résultent d'une extension de la trajectoire allométrique ancestrale. Le nombre de travaux dédiés à l'étude de l'évolution des patrons allométriques façonnant des espèces géantes (ou naines) reste limité (ex : Weston 2003, Marroig 2007, Hunda & Hughes 2007). Selon des interprétations hétérochroniques, la lignée des *Dascyllus* pourrait se révéler être un exemple de gigantisme proportionné ou hypermorphose (Voir paragraphe 1.2.4). Cependant la conservation de la trajectoire ontogénétique de l'ancêtre (petites espèces) chez le descendant (grandes espèces) requise pour satisfaire à la définition de l'hétérochronie doit être démontrée (Webster & Zelditch 2005, Voir paragraphe 1.2.4).

Dans ce chapitre, les allométries ontogénétiques du neurocrâne et de la mandibule seront comparées au sein du genre *Dascyllus*. Un accent particulier sera porté sur les comparaisons entre les espèces géantes et celles de petites tailles. Les méthodes de morphométrie géométrique ont été précisément appliquées afin de répondre aux questions suivantes :

1. Est-ce que les espèces géantes partagent les mêmes trajectoires allométriques que les petites ou y a-t-il une divergence des trajectoires entre les petites espèces et les géantes durant le développement?
2. Sachant que des variations de contraintes fonctionnelles inhérentes à la différence de taille peuvent exister, est-ce que les formes des espèces géantes diffèrent de celles des petites à l'âge adulte?
3. Est-ce que la dynamique des changements de forme diffère entre les espèces de *Dascyllus*?
4. Durant une même partie de leur ontogénie, est-ce que la quantité de changement de formes diffère selon les espèces?
5. Sachant que les espèces géantes ont évolué dans deux clades (Fig. 7.1), est-ce que les allométries ontogénétiques ont évolué d'une manière similaire chez les espèces géantes appartenant aux deux clades?

## 7.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Un total de 254 spécimens appartenant à cinq espèces de *Dascyllus* et deux espèces de *Chromis* ont été analysés (Tableau 7.1). *Dascyllus trimaculatus* et *D. flavicaudus* sont les espèces géantes étudiées tandis que *D. aruanus*, *D. carneus* et *D. reticulatus* représentent les petites espèces. Pour chaque espèce, l'échantillon consiste en une série ontogénétique incluant des juvéniles et des adultes (Tableau 7.1). *Chromis* est utilisé en tant que groupe extérieur (outgroup) pour la comparaison des ontogénies (Zelditch *et al.* 2000). Comme dans le chapitre 6, la série ontogénétique du *Chromis* sp a été réalisée à partir d'un échantillon de *Chromis viridis* et de *Chromis atripepectoralis*. La variabilité ontogénétique de la forme du (1) neurocrâne et de (2) la mandibule a été étudiée au moyen de la morphométrie géométrique. La taille des échantillons diffère légèrement entre les deux structures car certaines pièces furent endommagées avant ou durant les dissections (Tableau 7.1). Les méthodes d'obtention de la taille centroïde (centroïd size – CS) ainsi que les variables de formes (Partial Warps scores – PWs) des deux unités squelettiques sont décrites dans le chapitre 2.

D'une manière générale, les analyses morphométriques et statistiques employées pour cette étude sont identiques à celles détaillées dans le chapitre 6. Par conséquent, elles ne seront plus

décrivées de manière approfondie. Seules les quelques différences méthodologiques sont précisées. Voici un récapitulatif des tests appariés à chaque question posée dans l'introduction :

a) Partage des mêmes trajectoires allométriques

- (1) Exploration des variations entre les allométries ontogénétiques de chaque espèce par une analyse en composante principale (ACP) des variables de formes (PWs). De plus, une comparaison visuelle des trajectoires ontogénétiques a également été effectuée dans l'espace « taille-forme » défini par Mitteroecker *et al.* (2004, 2005). Cet espace « taille-forme » est construit au moyen d'une ACP de la matrice des variables de forme à laquelle est ajouté le logarithme de la taille (Ln-CS). Dans une telle ACP, la première composante principale décrit la variation de taille au sein de l'échantillon ;
- (2) Régressions multivariées des PWs en fonction de la taille (Ln-CS) ;
- (3) Comparaisons interspécifiques des modèles allométriques au moyen de MANCOVA (Multivariate Analyses of Covariance) (tests d'homogénéité des pentes et des ordonnées à l'origine) ;
- (4) Comparaisons des angles entre les vecteurs allométriques ;
- (5) Analyses et descriptions des patrons allométriques au moyen des grilles de déformation (fonction TPS). Une comparaison qualitative des modèles de changements de forme au cours de l'ontogénie a également été réalisée au moyen du programme VecLand (IMP software), lequel permet d'illustrer sur un même diagramme les transformations prédictes par deux modèles ontogénétiques.

*Dascyllus reticulatus* n'a été inclus que dans l'analyse en composante principale car le nombre de spécimens constituant sa série ontogénétique n'était pas suffisant pour les analyses basées sur des régressions multivariées.

b) Variabilité interspécifique des formes à différents stades de l'ontogénie

Les variations de forme entre les espèces de *Dascyllus* ont été étudiées à trois stades ontogénétiques différents : 20 mm SL, 60 mm SL et leur taille maximale (MAX SL). La MAX SL considérée pour *D. aruanus* et *D. carneus* est de 60 mm SL, 90 mm SL pour *D. flavicaudus* et 100 mm SL pour *D. trimaculatus*. La même méthode de standardisation, basée sur les modèles de régression, a été appliquée pour générer les formes à ces différents stades de l'ontogénie. La significativité des différences de forme entre espèces a été testée d'une façon identique à celle utilisée pour comparer les formes larvaires dans le chapitre 6 : MANOVA (Multivariate analysis of variance), F-test a

posteriori et analyse discriminante. Une CVA (canonical variate analysis) a été également utilisée pour comparer les formes entre les espèces de *Dascyllus*. Des grilles de déformation représentant les variations le long des axes CV1 et CV2 ont été générées et examinées. De plus, les relations phénétiques ont été résumées au moyen (1) d'une analyse de cluster calculée sur la base d'un algorithme UPGMA et (2) d'une analyse de proximité (non-metric multidimensional scaling, NMMD).

c) Comparaison des dynamiques de changements de forme

Cette analyse est à l'identique de celle présentée dans le chapitre 6. Ici, la forme initiale considérée n'était pas celle des formes larvaires à la colonisation. Malheureusement, les larves de *D. carneus* et *D. flavicaudus* n'ont pas pu être collectées. Par conséquent, la forme juvénile de 20 mm SL a été choisie comme stade initial. Les relations linéaires PD Vs In-CS ont été comparées statistiquement par ANCOVA.

d) Comparaison des longueurs de trajectoires ontogénétiques

La méthode décrite dans le chapitre 6 a permis l'évaluation de la quantité des changements de forme subie par chaque espèce de *Dascyllus* au cours de son ontogenèse. Deux longueurs ont été comparées entre les quatre espèces : la longueur de trajectoire comprise entre 20 et 60 mm SL et la longueur de trajectoire comprise entre 20 et MAX mm SL.

### 7.3. RÉSULTATS

a) Comparaisons des trajectoires ontogénétiques

Les variations de forme chez les *Dascyllus* et *Chromis* sp au cours de leur ontogenèse sont résumées au moyen de graphiques illustrant les deux premières composantes principales des variables de forme (Fig. 7.2). L'espace de forme défini par PC1 et PC2 explique respectivement 67.4% et 89.2% de la variation de forme du neurocrâne et de la mandibule. Pour chaque structure, PC1 et PC2 sont corrélées à la taille (PC1,  $r > 0.74$  ; PC2,  $r \geq 0.48$ ) et donc, représentent principalement les variations de formes allométriques. Les graphiques montrent que les trajectoires ontogénétiques des espèces de *Dascyllus* divergent fortement de celle de *Chromis* sp (Fig. 7.2A, B). Ils suggèrent aussi que, à leur taille maximale, les différences de forme entre les petites espèces de *Dascyllus* et les espèces géantes semblent plus grandes pour le neurocrâne que pour la mandibule. La répétition

d'une analyse en composante principale sans les spécimens de *Chromis* sp montre les mêmes patrons chez les *Dascyllus*, ce qui indique que les larges différences entre le *Chromis* sp et les *Dascyllus* ne modifient pas la représentation des patrons ontogénétiques de ces derniers.

L'exploration des variations ontogénétiques dans l'espace « taille-forme » permet à la fois de confirmer la divergence entre la trajectoire de *Chromis* sp et celle des *Dascyllus* mais également de mettre en évidence des différences entre les espèces de *Dascyllus* (Fig. 7.3A). Les différences de trajectoires ontogénétiques entre les *Dascyllus* sont accentuées lorsque *Chromis* sp n'est pas inclus dans l'analyse (Fig. 7.3B). Pour le neurocrâne, l'axe PC3 représente principalement une divergence entre *D. flavicaudus* et les quatre autres espèces. Dans l'espace défini par PC1 et PC3, la trajectoire ontogénétique de *D. flavicaudus* représente une parallèle à la trajectoire des autres espèces. Pour la mandibule, la trajectoire de *D. trimaculatus* diverge clairement de celle des quatre autres *Dascyllus* dans l'espace « taille-forme » défini par PC1 et PC2 (Fig. 7.3B). À nouveau, la trajectoire de *D. trimaculatus* est une transposition parallèle de celle des autres espèces.

Comme chez d'autres espèces de demoiselles (Chapitre 6), la croissance est fortement allométrique chez les quatre espèces de *Dascyllus* (Goodall test,  $p < 0.05$  ; Tableau 7.2) (*D. reticulatus* n'a pas été intégré dans ces analyses, Voir Matériels et Méthodes). Chez ces espèces, le neurocrâne montre toujours un plus faible pourcentage de variance expliquée que la mandibule (Tableau 7.2).

Les MANCOVAs révèlent des différences inter-spécifiques significatives dans les modèles allométriques du neurocrâne et de la mandibule lorsque *Chromis* sp et toutes les espèces de *Dascyllus* (4) sont incluses dans l'analyse (test d'homogénéité des pentes: neurocrâne,  $\lambda_{WILKS} = 0.098$ ,  $F = 5.212$ ,  $d.f. = 112$ ,  $733.4$ ,  $p < 0.001$ ; mandibule,  $\lambda_{WILKS} = 0.164$ ,  $F = 5.804$ ,  $d.f. = 80$ ,  $799.3$ ,  $p < 0.001$ ; test d'homogénéité des ordonnées à l'origine: neurocrâne,  $\lambda_{WILKS} = 0.005$ ,  $F = 18.750$ ,  $d.f. = 112$ ,  $749.2$ ,  $p < 0.001$ ; mandibule,  $\lambda_{WILKS} = 0.003$ ,  $F = 35.802$ ,  $d.f. = 80$ ,  $815.1$ ,  $p < 0.001$ ). Ensuite, les modèles allométriques ont été comparés uniquement entre les *Dascyllus* et les deux tests montrent à nouveau des différences significatives (test d'homogénéité des pentes: neurocrâne,  $\lambda_{WILKS} = 0.307$ ,  $F = 2.639$ ,  $d.f. = 84$ ,  $458.6$ ,  $p < 0.001$ ; mandibule,  $\lambda_{WILKS} = 0.463$ ,  $F = 2.479$ ,  $d.f. = 60$ ,  $505$ ,  $p < 0.001$ ; test d'homogénéité des ordonnées à l'origine: neurocrâne,  $\lambda_{WILKS} = 0.023$ ,  $F = 13.809$ ,  $d.f. = 84$ ,  $467.5$ ,  $p < 0.001$ ; mandibule,  $\lambda_{WILKS} = 0.049$ ,  $F = 14.967$ ,  $d.f. = 60$ ,  $514$ ,  $p < 0.001$ ).

Les comparaisons des angles entre les vecteurs ontogénétiques montrent que, pour les deux unités squelettiques, les angles entre les quatre espèces de *Dascyllus* et *Chromis* sp sont toujours supérieurs à la variabilité intra-spécifique propre à chaque espèce (Tableau 7.3). Par conséquent, tous les *Dascyllus* ont des trajectoires de changements de forme significativement différentes de celles de *Chromis* sp. L'hypothèse nulle d'une direction identique pour les vecteurs ontogénétiques ne peut être rejetée pour les comparaisons entre les *Dascyllus*. En effet, l'angle entre les vecteurs de deux espèces est plus petit que la variation intra-spécifique de l'angle dans cinq comparaisons (*D.*

*aruanus* Vs *D. carneus* et *D. flavicaudus* Vs *D. trimaculatus* pour le neurocrâne ; *D. aruanus* Vs *D. flavicaudus*, *D. aruanus* Vs *D. trimaculatus* et *D. flavicaudus* Vs *D. trimaculatus* pour la mandibule, Tableau 7.3). Dans les cas restants, une première analyse suggère qu'il existait une faible différence de trajectoire entre deux espèces (ex : *D. aruanus* Vs *D. flavicaudus* pour le neurocrâne). Afin de vérifier la significativité biologique de ces deux tendances, nous avons également testé si l'angle entre une paire de régressions (c-à-d ceux ne révélant pas de différence entre 2 espèces) est significativement différent de l'angle concernant une autre paire de régressions (c-à-d ceux révélant une légère différence entre 2 espèces). La différence entre deux paires d'angles a été calculée et l'intervalle de 95% pour l'amplitude de différence a été déterminé au moyen d'une méthode de rééchantillonnage (bootstrap, N = 400) (programme VecCompare). Si cette amplitude exclut zéro, alors la différence observée est considérée comme significative. À titre d'exemple, à propos de la mandibule, l'intervalle de confiance de l'amplitude des différences entre l'angle de la paire *D. aruanus* Vs *D. carneus* et de la paire *D. aruanus* Vs *D. flavicaudus* inclut zéro (Tableau 7.4), rejetant l'hypothèse d'une différence entre les angles des deux paires de vecteurs. L'ensemble de ces comparaisons multiples montrent que, d'un point de vue biologique, il n'est pas exclu que les quatre *Dascyllus* partagent la même trajectoire ontogénétique.

Ces résultats sont fortement renforcés par l'observation des grilles de déformation exprimant les variations de forme au cours de l'ontogenèse des différentes espèces. Les figures 7.4 et 7.5 illustrent que la nature des patrons allométriques du neurocrâne et de la mandibule sont très similaires chez les *Dascyllus*. Durant l'ontogénie de ceux-ci, le neurocrâne devient proportionnellement plus haut et plus court. Ce changement est principalement lié à une élévation de la crête supraoccipitale (LMs 5-7). Le prootique (LMs 10 et 11) et le sphénotique (LMs 12-15) sont plus hauts à l'âge adulte. Chez chaque *Dascyllus*, la mandibule devient relativement plus haute au cours de la croissance. Chez les adultes, le dentaire est proportionnellement plus court et sa partie symphysaire est plus longue (LMs 1 et 12). Au cours de l'ontogénie, l'articulo-angulaire s'élargit et la partie postérieure de la mandibule (ou rétroarticulaire) s'étend rostro-caudalement (LMs 6 et 7). Les variations allométriques d'une espèce peuvent également être décrites par une représentation vectorielle des déplacements des points repères. La superposition de telles représentations graphiques permet de comparer qualitativement les différences entre les patrons allométriques de deux espèces. De cette façon, la figure 7.6 illustre quelques comparaisons deux à deux entre des *Dascyllus*. Il apparaît que les différences dans les trajectoires ontogénétiques entre les *Dascyllus* sont extrêmement limitées. Pour le neurocrâne, seules quelques variations plus importantes sont observées au niveau de la direction de l'élévation de la crête supraoccipitale.

### b) Variabilité interspécifique des formes à différents stades de l'ontogénie

L'exploration des variations de forme tout au long de l'ontogénie des 4 espèces de *Dascyllus* à trois tailles différentes confirme les résultats des MANCOVAs. En effet, en ce qui concerne les deux unités squelettiques, toutes les comparaisons deux à deux entre espèces révèlent des différences de forme statistiquement significatives à chaque taille (*F*-tests,  $p = 0.025$ ). Les tests d'attribution sur les données standardisées ont classé correctement une grande proportion des spécimens (<12% de mauvaises classifications dans tous les tests). Les proportions d'attribution correcte sont toujours légèrement plus élevées à la taille maximale qu'à 20 mm SL pour chaque structure (neurocrâne, 94.7 %<sub>(20 mm SL)</sub> < 96.3 %<sub>(Max SL)</sub>; mandibule, 88.3 %<sub>(20 mm SL)</sub> < 94.4 %<sub>(Max SL)</sub>). La similarité de forme des quatre *Dascyllus* est résumée dans les figures 7.7 et 7.8 à travers des analyses de cluster (UPGMA) et de proximité (NMMD). Pour les deux structures, la topologie du phénogramme et du graphique change selon les trois tailles. Les similarités de forme entre les *Dascyllus* changent durant l'ontogénie mais de façon différente selon la structure.

Pour le neurocrâne, la dissimilarité entre les petites espèces (*D. aruanus* et *D. carneus*) et les espèces géantes (*D. flavicaudus* et *D. trimaculatus*) s'accroît durant les derniers stades de leur ontogénie (Fig. 7.7). À 20 mm et 60 mm SL, de petites différences existent au niveau du neurocrâne des *Dascyllus*. Ces différences concernent principalement la crête supraoccipitale (Fig. 7.7). Dans la figure 7.9, l'analyse canonique (CVA) montre des différences entre les espèces à leur taille maximale. L'axe CV1 permet de distinguer les deux espèces géantes des deux autres. Les espèces géantes possèdent un neurocrâne plus court et plus haut que les deux petites espèces (variations le long de CV1, Fig. 7.9). *Dascyllus carneus* se différencie légèrement des autres par une région frontale relativement plus large (LMs 4, 5, 14-16) (CV2, Fig. 7.9).

La forme de la mandibule des quatre espèces à leur taille maximale est assez similaire (Fig. 7.8). Cependant, à 20 mm SL, *D. trimaculatus* diffère principalement des autres espèces par des processus coronoïdes moins hauts (LMs 2-3) et une symphyse dentaire plus courte (LM 1-12) (Fig. 7.8). L'analyse canonique montre que, à leur taille maximale, les différences de forme entre les *Dascyllus* ne sont pas fortement liées à la taille du corps. En effet, la petite espèce *D. aruanus* et l'espèce géante *D. trimaculatus* montrent un recouvrement total dans l'espace de forme défini par CV1 et CV2 (Fig. 7.9). Les variations de forme entre les quatre espèces concernent principalement la région ventrale du dentaire (Fig. 7.9).

c) Comparaisons des dynamiques de changements de forme

Les vitesses de changements de forme des deux structures diffèrent significativement entre les espèces de *Dascyllus* (ANCOVA: neurocrâne,  $F = 8.3114$ ,  $d.f. = 3, 180$ ,  $p < 0.001$ ; mandibule,  $F = 6.9935$ ,  $d.f. = 3, 188$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 7.10A). *Dascyllus trimaculatus* montre pour le neurocrâne des vitesses plus hautes que les deux petites espèces, *D. aruanus* et *D. carneus* et, dans une moindre mesure, que *D. flavicaudus*. Inversement, *D. aruanus* et *D. carneus* ont la plus haute vitesse de changements de forme pour la mandibule.

d) Comparaisons des longueurs de trajectoires ontogénétiques

La quantité de changements de forme entre 20 et 60 mm SL est presque égale pour le neurocrâne des quatre espèces (Fig. 7.10B). Mais la quantité totale de changements de forme, c'est-à-dire la variation de forme entre 20 mm SL et la taille maximale, est la plus grande chez *D. trimaculatus* aussi bien pour le neurocrâne que pour la mandibule. Cette dernière espèce montre le plus de changements de forme au cours de son ontogénie. Bien que la quantité de changements de forme du neurocrâne et de la mandibule diffère significativement ( $F$ -tests,  $p = 0.025$ ) entre les petites espèces, les valeurs restent assez proches entre elles comparées à celles des deux espèces géantes (Fig. 7.10C). Pour le neurocrâne, *D. flavicaudus* a des valeurs intermédiaires (Fig. 7.10C). Bien que la vitesse de changements de forme de la mandibule soit plus basse chez *D. flavicaudus* (Fig. 7.6A), cette espèce montre finalement une longueur de trajectoire ontogénétique similaire à celles de *D. aruanus* et *D. carneus*. Cette relation laisse transparaître une augmentation de la durée de l'ontogenèse chez *D. flavicaudus*.

## 7.4. DISCUSSION

Toutes les analyses (PCA, MANCOVA, comparaisons des angles entre les vecteurs allométriques) montrent que les trajectoires allométriques de tous les *Dascyllus* divergent fortement de celle de *Chromis* sp. Bien que ces deux genres soient regroupés dans la sous-famille des Chrominae en accord avec les caractères morphologiques (ex : dents coniformes) (Allen 1991) et les données moléculaires (Quenouille *et al.* 2004, Cooper *et al.* 2009), des variations de forme du squelette céphalique ont été mises en évidence entre plusieurs espèces du genre *Dascyllus* et *Chromis* dans des contextes fonctionnels et écomorphologiques (Gluckmann & Vandewalle 1998, chapitre 5). La divergence des allométries contribue clairement au développement des traits spécifiques des deux genres.

Les descriptions de processus hétérochroniques impliquent la connaissance des relations entre la taille, la forme et l'âge (Klingenberg 1998, Webster & Zelditch 2005). Dans ce travail, l'âge (chronologique) des poissons est inconnu. Cependant, la taille peut être considérée comme une bonne approximation de l'âge développemental sachant que la maturité sexuelle est elle-même fortement liée à la taille chez les espèces de *Dascyllus* (Booth 1995, Asoh 2003, 2004, 2005). Dans le contexte de l'hétérochronie (Voir paragraphe 1.2.4), les patrons d'allométrie ontogénétique différents et les différences de forme à des tailles identiques permettent de rejeter l'hypothèse selon laquelle les *Dascyllus* géants seraient le fruit d'un simple allongement de la trajectoire allométrique des petites espèces. Autrement dit, l'hypothèse d'un gigantisme proportionné ou d'une hypermorphose comme patron par lequel les espèces géantes de *Dascyllus* ont évolué à partir des petites est rejetée. Le cas des *Dascyllus* diffère donc de celui des souris transgéniques géantes où un tel prolongement de la trajectoire allométrique a été révélé au moyen d'autres méthodes de morphométrie (Shea *et al.* 1990, Corner & Shea 1995). Néanmoins cette comparaison doit être faite avec précaution sachant que la différence de méthodologie (méthode des points repères de la morphométrie géométrique Vs « finite-element scaling method ») peut induire des biais dans les conclusions biologiques (Webster & Zelditch 2005). L'ensemble des analyses montre que l'on peut raisonnablement admettre que la dissociation entre *D. aruanus*, *D. carneus*, *D. flavicaudus* et *D. trimaculatus* (et probablement *D. reticulatus*) résulte d'une transposition latérale des trajectoires dans l'espace « taille-forme » : les trajectoires ontogénétiques de toutes les espèces sont parallèles. Ces transpositions latérales indiquent une dissociation entre les espèces survenue plus tôt (durant la phase larvaire océanique par exemple) mais chaque espèce de *Dascyllus* partage des modèles allométriques avec des trajectoires parallèles durant la phase ontogénétique étudiée. Le parallélisme des trajectoires allométriques n'est pas une propriété récurrente au sein de tous les genres de Pomacentridae. Pour rappel (Chapitre 6), *Chrysiptera glauca* et *Chry. brownriggii* présentent des trajectoires divergentes pour les deux mêmes structures. Ces observations suggèrent que les contraintes phylogénétiques et/ou écomorphologiques sous-jacents aux allométries de croissance varient selon les taxons. D'une manière générale, plus les espèces sont distantes d'un point de vue évolutif, plus des changements de directions dans les trajectoires allométriques sont probables (Weston 2003). Sur la base de cet unique caractère, la divergence évolutive diffère d'un point de vue qualitatif au sein des espèces du genre *Dascyllus* et du genre *Chrysiptera*. La similitude des trajectoires ontogénétiques chez les *Dascyllus* pourrait être expliquée par un habitat et un mode de vie quasi identiques chez toutes ces espèces, au moins durant la période juvénile. Depuis l'application de la morphométrie géométrique aux variations de forme au cours de l'ontogénie de différents groupes zoologiques, le partage d'une même trajectoire ontogénétique de changements de forme par deux espèces du même genre comme chez les *Dascyllus*, c'est-à-dire un cas

d'hétérochronie selon Webster & Zelditch (2005) (Voir paragraphe 1.2.4), apparaît très original. En effet, des études chez les piranhas du genre *Serrasalmus* (Zelditch *et al.* 2003a), les tritons du genre *Triturus* (Ivanović *et al.* 2007), les marmottes du genre *Marmota* (Cardini & O'Higgins 2005) et les singes du genre *Pan* (Mitteroecker *et al.* 2005) montrent des changements de directions dans les trajectoires allométriques. À ma connaissance, aucune autre étude utilisant la morphométrie géométrique n'a mis à jour un tel cas d'hétérochronie.

Les tests d'homogénéité des modèles allométriques ainsi que les analyses des données standardisées permettent la détection de différences de formes entre les quatre *Dascyllus* tout au long de leur ontogénie. Certaines variations sont faibles et peuvent être non-significatives d'un point de vue biologique. Par exemple, plusieurs paramètres des modèles allométriques (c-à-d dynamique de changements de forme, longueur des trajectoires) chez les petites espèces, *D. aruanus* et *D. carneus*, sont très similaires et les différences pourraient être considérées comme négligeables dans la présente étude. D'un autre côté, les différences entre les petites et les grandes espèces, et entre les espèces géantes elles-mêmes sont significativement plus importantes. L'amplitude de la transposition latérale (c-à-d les distances entre les trajectoires parallèles) mais également le type de transposition latérale varient selon les unités squelettiques. Ayant une crête supraoccipitale plus grande à 20 mm SL, *D. flavicaudus* apparaît plus proche de sa forme adulte par rapport aux autres espèces. Ce cas s'apparente à une évolution de type pré-déplacement selon le formalisme de Alberch *et al.* (1979) (Voir Fig. 1.5 et paragraphe 1.2.4). Inversement, à 20 mm SL, *D. trimaculatus* montre une forme de mandibule plus distante de celle de son adulte que chez les trois autres espèces, ce qui illustre une évolution de type post-déplacement (Voir Fig. 1.5 et paragraphe 1.2.4).

Les dynamiques de changements de forme diffèrent également entre les quatre espèces de *Dascyllus*. Pour le neurocrâne, la dynamique semble corrélée positivement à la taille adulte maximale : la plus grande espèce (*D. trimaculatus*) possède la dynamique de changement de forme la plus rapide alors que les petites espèces possèdent les valeurs les plus faibles (Fig. 7.10A). Par contre, cette relation n'est pas observée pour la mandibule ; *D. flavicaudus* montre une dynamique de changements de forme plus faible que celle de *D. trimaculatus*, *D. carneus* et *D. aruanus*. Une telle différence entre les deux structures est difficilement interprétable.

L'ensemble des variations allométriques responsable du modelage des espèces géantes ont évolué différemment chez *D. flavicaudus* et *D. trimaculatus*. Cette variabilité confirme que ces deux espèces n'appartiendraient pas à la même lignée : *D. flavicaudus* ferait partie du complexe *D. reticulatus* et non de *D. trimaculatus*. Si ces variations de caractères développementaux semblent en accord avec les données phylogénétiques (Fig. 7.1), cette étude démontre que des espèces géantes peuvent apparaître durant l'évolution d'un taxon par diverses altérations du patron allométrique ancestral.

L'analyse des différences de forme du neurocrâne et de la mandibule à la taille maximale de chaque espèce permet de réfuter un cas de gigantisme proportionné où les espèces géantes se différencieraient uniquement par le facteur taille. En effet, les neurocrânes des deux grandes espèces sont plus courts et présentent une plus haute crête supraoccipitale. Ces différences de forme à l'âge adulte résultent notamment d'un allongement des trajectoires ontogénétiques chez les espèces géantes. Au contraire, les variations de forme de la mandibule sont plus faibles que celles du neurocrâne entre les grandes et les petites espèces de *Dascyllus*. En effet, bien que les analyses statistiques révèlent des différences significatives, les variations de forme à l'âge adulte sont plus limitées et n'apparaissent pas directement liées au gigantisme. Les données suggèrent que l'évolution des patrons allométriques du neurocrâne et de la mandibule ne serait pas totalement corrélée, ce qui peut être justifié d'un point de vue fonctionnel. La forme de mandibule pratiquement identique entre les quatre espèces est probablement liée à un même régime alimentaire, essentiellement composé de zooplancton chez les adultes. Par contre, le neurocrâne est une unité structurale impliquée dans des fonctions plus diverses telles que la prise de nourriture (Liem 1993, Herrel *et al.* 2005) et la nage (Videler 1993) qui expliqueraient une différence de forme entre les grandes et les petites espèces de *Dascyllus*. Au travers de cette étude du neurocrâne et de la mandibule chez les *Dascyllus*, il apparaît comme aux chapitres 5 et 6 que ces deux structures peuvent être assimilées à deux modules pouvant évoluer plus ou moins indépendamment l'un par rapport à l'autre.

## 7.5. CONCLUSIONS

L'étude du genre *Dascyllus* illustre un nouveau cas de variations des patrons allométriques au sein des Pomacentridae. L'analyse et la comparaison des changements de forme au cours de l'ontogénie entre les grandes et les petites espèces du genre *Dascyllus* montrent un cas d'hétérochronie, où les espèces partagent une même trajectoire ontogénétique. Les variations entre espèces concernent la dynamique de changements de forme (vitesse et moment de développement) et la longueur des trajectoires ontogénétiques. La conservation d'une même trajectoire de changements de forme s'explique probablement par la proximité phylogénétique des espèces. Les différences entre les patrons allométriques des deux espèces géantes, *D. flavicaudus* et *D. trimaculatus*, démontrent que le phénotype géant peut apparaître durant l'évolution d'un taxon par différentes altérations du patron allométrique ancestral (ici, celui des petites espèces). Enfin, l'hypothèse que les espèces géantes se différencient des petites par le facteur taille uniquement est rejetée. Les espèces géantes montrent clairement un neurocrâne plus court doté d'une crête

supraoccipitale plus haute que celui des petites espèces. Par contre, les mandibules de chaque espèce sont très similaires entre-elles.

---

## **CHAPITRE 8**

# **SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES**

---

## 8. DIVERSIFICATION TROPHIQUE ET MORPHOLOGIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE

L'hypothèse de travail était que des larves de Pomacentridae (demoiselles) appartenant à différentes espèces, toutes zooplanctonophages, présentent entre elles une morphologie céphalique plus similaire que les adultes entre eux. La raison de cette plus grande disparité morphologique chez les adultes serait liée à des régimes alimentaires variés. Pour répondre à cette interrogation, le premier objectif a été de définir la diversité des régimes alimentaires présents chez les demoiselles. Ensuite, une étude écomorphologique a mis en évidence la variabilité du squelette céphalique (formes du neurocrâne, de l'unité « suspensorium et opercule », de la mandibule et du prémaxillaire ; dentition des mâchoires buccales) chez les adultes. Le niveau de disparité de la morphologie céphalique a été comparée au stade de la colonisation et au stade adulte. La variabilité des processus développementaux influençant la dynamique de disparité au cours de l'ontogénie a été recherchée et définie. Enfin les patrons allométriques ont été caractérisés afin de mettre en évidence la diversification et les changements de forme du squelette céphalique probablement liés à l'adaptation au régime alimentaire.

Ce chapitre final veut apporter :

1. L'intégration des résultats détaillés dans les chapitres précédents afin de présenter une vision du processus de diversification des Pomacentridae au cours de leur ontogénie ;
2. Une réflexion sur la radiation et le succès évolutif des Pomacentridae ;
3. Une évaluation critique de l'utilisation de la morphométrie géométrique dans le contexte de cette étude ;
4. Les principales conclusions ainsi que quelques perspectives.

### 8.1. EVOLUTION DE LA DIVERSITÉ TROPHIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE AU COURS DE LEUR ONTOGÉNIE

L'habitat offert par le milieu pélagique est très uniforme. Durant cette phase océanique, toutes les larves de demoiselles se nourrissent exclusivement de copépodes planctoniques (Sampey *et al.* 2007). Le milieu récifal offre une multitude d'habitats et de ressources alimentaires. L'étude des contenus stomacaux et des isotopes stables de l'azote et du carbone montre que les Pomacentridae vont au cours de leur croissance post-colonisation se répartir en trois grands groupes trophiques

(Chapitre 3): (1) les espèces brouteuses d’algues et exceptionnellement de polypes de corail (deux espèces connues) (« benthic feeders »), (2) les espèces zooplanctonophages consommant principalement des copépodes (« pelagic feeders ») et (3) les espèces se nourrissant à la fois dans le compartiment pélagique (copépodes) et benthique (algues, petits invertébrés vagiles et/ou sessiles) (groupe intermédiaire). Chez les Pomacentridae, il existe une relation forte entre le régime alimentaire adopté et le mode de vie. Par conséquent, le comportement d’une espèce peut se révéler un bon indicateur de son régime alimentaire. La plupart des espèces zooplanctonophages vivent en groupes de taille très variable. A l’inverse, les espèces brouteuses d’algues sont solitaires et souvent très territoriales. Le groupe trophique intermédiaire inclut des espèces présentant les deux types de comportements : par exemple, *Dascyllus aruanus* vit en colonies alors que *Pomacentrus trilineatus* est territorial et solitaire.

Parallèlement à cette diversification alimentaire, la disparité morphologique du squelette céphalique augmente au cours de l’ontogénie. Les formes des adultes sont plus disparates que celles au stade de la colonisation (Chapitre 6). Malgré une plus grande similarité morphologique entre les larves, les formes du neurocrâne, du suspensorium, de l’opercule, de la mandibule et du prémaxillaire sont déjà spécifiques au stade de la colonisation. Toutes les espèces de Pomacentridae ne rentrent pas sur le récif avec un état de développement identique (Kavanagh & Alford 2003) car leur durée de vie larvaire spécifique varie entre 7 (ex : *Amphiprion*) et 52 (ex : *Chromis*, *Stegastes*) jours (Wellington & Victor 1989). Les espèces du genre *Acanthochromis* et *Altrichthys*, dépourvues de stade larvaire pélagique (Kavanagh & Alford 2003), n’ont pas été incluses dans cette étude. Les différences dans la durée de vie pélagique expliquent certainement une partie de la diversité du squelette céphalique lors de la colonisation. Les caractéristiques morphologiques communes à toutes les larves sont illustrées à la figure 8.1 (A-D). Le neurocrâne, et particulièrement la crête supraoccipitale, est de faible hauteur, sa partie ventrale est plane et petite. Les opercules et les suspensoria sont également de faible hauteur. L’hyomandibulaire est étroit et le processus maxillaire du palatin est toujours orienté antéro-dorsalement. Les mâchoires buccales sont grêles. Les mandibules sont généralement peu hautes. L’angle entre les deux processus du prémaxillaire est obtus. L’épine du processus ascendant du prémaxillaire est longue et fine. L’ensemble de ces formes squelettiques laisse supposer un mode de prise de nourriture de type intermédiaire entre un poisson qui attrape sa nourriture par aspiration (« suction feeder ») et un poisson qui capture sa proie en nageant vers elle bouche ouverte (« ram feeder ») (Chapitre 6).

Les paramètres développementaux étudiés (trajectoire allométrique, vitesse de changement de forme et longueur de la trajectoire ontogénétique), sous-jacents à l’accroissement de la disparité au cours de l’ontogénie, varient selon les espèces. Parmi ces paramètres, la divergence des trajectoires allométriques est certainement le principal caractère explicatif du processus de diversification des

espèces. Pourtant, les résultats obtenus chez les *Dascyllus* (chapitre 7) montrent que la conservation d'une trajectoire ontogénétique accompagnée d'une simple variation de la dynamique de changement de forme (hétérochronie : vitesse ou moment de développement) permet la création d'une morphologie nouvelle adaptée à une niche trophique neuve. Au sein de ce genre, un tel mécanisme évolutif serait à l'origine de la transformation d'un petit *Dascyllus* associé à des coraux branchus et se nourrissant par intermittence de proies planctoniques en un *Dascyllus* de grande taille vivant en permanence dans la colonne d'eau et gagnant un accès préférentiel au copépodes planctoniques riches en énergie. Une telle dissociation entre la forme et la taille au cours de l'ontogénie pourrait d'ailleurs expliquer l'origine d'autres groupes morphologiques chez les Pomacentridae comme les *Stegastes* et les *Plectroglyphidodon* qui possèdent une morphologie céphalique très similaire et dont certaines espèces se différencient principalement par la taille (Chapitre 5).

Aucune relation n'existe entre la vitesse de développement ou la longueur de trajectoire ontogénétique et des facteurs écologiques tels que la durée de vie larvaire. Une relation avec la phylogénie semble également exclue. D'autres facteurs associés à cette variabilité développementale doivent être recherchés.

Durant l'ontogénie post-colonisation, les formes de chaque structure squelettique divergent. Néanmoins, les patrons allométriques de chaque espèce étudiée présentent des composantes communes (Fig. 8.1A-D). Les principales sont un agrandissement de la crête supraoccipitale du neurocrâne, une élévation des opercules et des suspensoria, un déplacement vers l'avant de l'articulation carré-mandibule par rapport à la région ethmoïdienne, un raccourcissement des mandibules et un allongement du processus ascendant du prémaxillaire. L'ensemble de ces transformations suggère une nette amélioration du système de prise de nourriture par aspiration chez les adultes de toutes les espèces (Liem & Osse 1975, Liem 1979, Lauder 1980). L'acquisition d'autres particularités squelettiques au cours de l'ontogénie permet une adaptation au broutage ou au ram/suction feeding.

Parmi les pelagic feeders, *Chromis acares* et surtout *C. viridis* ont développé un prémaxillaire, une mandibule et un suspensorium dont les formes sont très différentes de celles des autres espèces. Leurs caractéristiques squelettiques, rappelant dans une certaine mesure celles des larves, laissent supposer une spécialisation à un mode de prise de nourriture de type ram/suction feeding. Parmi ces caractères, citons des mandibules grêles et longues (Fig. 8.1C), des suspensoria et des opercules allongés (Fig. 8.1B), un processus maxillaire du palatin dirigé rostro-dorsalement et un long processus ascendant du prémaxillaire d'une largeur constante sur toute sa longueur (épine ascendante courte) (Fig. 8.1D). Chez les adultes des autres espèces, les formes de ces trois structures se distribuent le long d'un gradient morphologique entre deux extrêmes qui sont le type « suction

feeder » et le type « brouteur ». Les représentations schématiques de ces types morphologiques observés dans de ce travail (chapitre 5) sont illustrées à la figure 8.1 B-D. Chez les Pomacentridae, les variations morphologiques caractérisant le mieux un brouteur par rapport à un « suction feeder » sont un allongement de la partie symphysiale du dentaire et un agrandissement de l'angulaire ; un élargissement de l'hyomandibulaire ; l'inclinaison ventrale du processus maxillaire du palatin ; un allongement de la pointe ascendante du prémaxillaire ; un raccourcissement du processus dentigère du prémaxillaire et la présence de dents incisiformes. Ces caractères témoignent d'une grande robustesse des pièces squelettiques chez les brouteurs. Un large hyomandibulaire permet également d'accueillir un adducteur de la mandibule puissant.

La diversification morphologique du neurocrâne apparaît plus complexe. À l'âge adulte, certaines espèces présentent un neurocrâne court et haut (ex : *Chromis*, *Dascyllus*, *Abudefduf*) alors que d'autres ont un neurocrâne plutôt allongé (ex : *Chromis*, *Pomacentrus*, *Chrysiptera*). Cependant, ces différences ne semblent pas liées directement au régime alimentaire (Fig. 8.1D) mais plutôt à la forme générale du corps. Le caractère le plus évident d'une espèce brouteuse est certainement une région ethmo-vomérienne massive et inclinée ventralement.

Les deux espèces qui se nourrissent de polypes de coraux ne présentent pas une morphologie squelettique différente de celle des brouteurs d'algues. Cette spécialisation trophique à la consommation de polypes de coraux n'a pas engendré d'adaptations squelettiques céphaliques particulières. Seul *Cheilopion labiatum* présente des lèvres proéminentes (Allen 1991) qui seraient ou non une particularité morphologique externe liée à ce type d'alimentation. Cette niche trophique très rare chez les Pomacentridae serait liée à une adaptation physiologique ou simplement à une adaptation comportementale.

Finalement, la dentition buccale n'apparaît pas comme un indicateur fiable du régime alimentaire chez les Pomacentridae adultes. À l'inverse, les formes du prémaxillaire et surtout de la mandibule sont certainement les caractères écomorphologiques les plus informatifs.

#### VARIABILITÉ INTRA-SPÉCIFIQUE ET INTRA-POPULATIONNELLE DU RÉGIME ALIMENTAIRE ET DU SQUELETTE CÉPHALIQUE AU SEIN D'UNE MÊME ESPÈCE DE POMACENTRIDAE

Les variations intra-populationnelles de l'exploitation des ressources (habitat et régime alimentaire) et la spécialisation individuelle sont généralement présentées comme des éléments importants opérant dans les processus de spéciation sympatrique (Bolnick *et al.* 2003, Bolnick 2004).

L'étude détaillée de la niche trophique (analyses des contenus stomacaux et des isotopes stables du carbone et de l'azote) chez *Dascyllus aruanus* révèle que le régime alimentaire d'une demoiselle peut varier au sein d'une même localité (Chapitre 4). Chez *D. aruanus*, les individus

adultes se nourrissent presque exclusivement de copépodes planctoniques alors que les juvéniles consomment aussi des copépodes planctoniques mais également de petits crustacés benthiques tels que des isopodes et des copépodes harpacticoïdes. Nos analyses montrent des variations des comportements alimentaires au sein d'une même colonie (variation en fonction de la taille des poissons) et entre des colonies (variation en fonction de la taille et de la densité des groupes sociaux). Par exemple, les individus sont plus sélectifs sur la taille des proies capturées lorsque la densité du groupe est grande car la compétition intra-spécifique est plus importante. Il est probable que cette variabilité intra-spécifique sympatrique du régime alimentaire soit présente chez d'autres espèces de Pomacentridae. La variation morphologique associée à cette variabilité n'a pas été explorée durant ce travail mais devrait faire l'objet de futures recherches notamment pour les structures céphaliques. Par exemple, les individus d'une petite colonie de *D. aruanus* où la majorité capture de petits crustacés benthiques pourraient présenter une morphologie céphalique moyenne légèrement différente de celle de ceux d'une grande colonie où la plupart se nourrissent de proies planctoniques. Des variations morphologiques plus importantes encore pourraient être présentes chez les populations d'espèces du groupe trophique intermédiaire tels que *Pomacentrus trilineatus* ou *P. baenschi* qui se nourrissent en proportions variables d'algues filamenteuses et de petits invertébrés vagiles (Chapitre 4). En effet, l'impact fonctionnel de ces deux types d'aliments est différent et pourrait potentiellement engendrer une variation des formes et des propriétés mécaniques des structures céphaliques au sein d'une même espèce (rôles de facteurs épigénétiques). Si de telles variations intra-spécifiques existaient, elles devraient être comparées de manière qualitative et quantitative aux variations inter-spécifiques (chapitre 5) et aux variations ontogénétiques (chapitre 6 et 7) décrites dans cette thèse. En effet, cette comparaison permettrait de vérifier si l'axe de variation de forme intra-spécifique correspond aux axes de variation ontogénétique et inter-spécifique. Ce type de résultats illustrerait si la forme d'une pièce squelettique est libre de varier dans toutes les directions de l'espace de forme ou bien si celle-ci est contrainte de se modifier selon certains axes privilégiés.

## **8.2. A PROPOS DE LA RADIATION DES POMACENTRIDAE DANS LES RÉCIFS MADRÉPORIQUES PAR RAPPORT À CELLE D'AUTRES FAMILLES DE POISSONS PERCIFORMES**

Plusieurs clades de poissons téléostéens ont connu une radiation extensive dans les récifs madréporiques, et sont représentés à l'heure actuelle par un très grand nombre d'espèces. Les Gobiidae (>1600 espèces), les Labridae (labres >450 espèces), les Pomacentridae (>350 espèces), les Chaetodontidae (poissons papillons, >110 espèces), les Pomacanthidae (poissons anges, >80

espèces) et les Acanthuridae (poissons chirurgiens, >70 espèces) sont les taxons les plus représentés dans cet écosystème (Wainwright & Bellwood 2002, Nelson 2006). Les Labridae sont de loin les plus étudiés et présentent des régimes alimentaires aussi divers que piscivores, zooplanctonophages, prédateurs de mollusques, d'ectoparasites, de crabes décapodes, de coraux, d'amphipodes et d'échinodermes (Clifton & Motta 1998, Wainwright *et al.* 2004). Les Gobiidae peuvent être classés selon cinq groupes trophiques : les carnivores mangeant soit du zooplancton soit des petits crustacés benthiques, les brouteurs d'algues filamenteuses, les omnivores et les détritivores (Saeki *et al.* 2005, Hernaman *et al.* 2009). Les Chaetodontidae regroupent principalement des espèces zooplanctonophages, des brouteurs de coraux et prédateurs de divers petits invertébrés benthiques (ex : crustacés, vers polychètes) (Motta 1988, 1989, Ferry-Graham *et al.* 2001a, 2001b, Pratchett 2005, 2007, Berumen & Pratchett 2008). Les Pomacanthidae sont essentiellement des brouteurs (ex : éponges, tuniciers, algues) bien que certaines espèces soient de stricts zooplanctonophages (genre *Genicanthus*) (Bellwood *et al.* 2004, Konow & Bellwood 2005). La plupart des Acanthuridae se nourrissent d'algues et/ou de détritus (Purcell & Bellwood 1993) ; seules quelques espèces du genre *Naso* consomment des proies planctoniques (Winterbottom & McLennan 1993). Dans le chapitre 3, trois grands groupes trophiques ont été définis chez les Pomacentridae : les zooplanctonophages, les brouteurs d'algues filamenteuses et un groupe intermédiaire d'espèces qui se nourrissent de petits crustacés planctoniques et benthiques, et d'algues dans des proportions variables. Seules deux espèces consomment des polypes de coraux. Aucune espèce de demoiselle ne peut être qualifiée de détritivore bien que plusieurs études aient révélé la présence, parfois importante, de fèces dans l'estomac de plusieurs espèces brouteuses d'algues (Jones *et al.* 2006, Ceccarelli 2007). Au vu des types de proies consommées, les Pomacentridae représentent un groupe trophiquement aussi diversifié que les Chaetodontidae, les Pomacanthidae ou les Acanthuridae mais bien moins que les Labridae et les Gobiidae.

Par rapport à d'autres familles de poissons démersaux des récifs coralliens telles les Labridae (Wainwright *et al.* 2004) et les Chaetodontidae (Motta 1988, 1989, Ferry-Graham *et al.* 2001b), les demoiselles montrent une morphologie céphalique relativement peu variable. Les Labridae et les Chaetodontidae regroupent d'ailleurs des espèces telles que le labre *Epibulus insidiator* (Westneat & Wainwright 1989) ou le poisson papillon *Forcipiger longirostris* (Ferry-Graham *et al.* 2001a) présentant des morphologies céphaliques extrêmes, liées à des hyper-spécialisations fonctionnelles (Fig. 8.2) : le premier est capable d'une protrusion phénoménale des mâchoires, jamais égalée chez d'autres poissons, et le second montre des mâchoires buccales très allongées rappelant celles d'un Syngnathidae (hippocampe). Inversement, les Pomacentridae regroupent des espèces aux morphologies céphaliques moins « extravagantes ».

La très grande majorité des Pomacentridae (au moins 300 espèces) est strictement associée à l'habitat corallien ; très peu de demoiselles vivent dans d'autres milieux (ex : récifs rocheux de zones plus tempérées). Aucune autre famille caractéristique de cet écosystème ne compte autant d'espèces. Si la plupart des gobies et des labres sont des espèces tropicales et subtropicales (Nelson 2006), ces deux familles regroupent également un grand nombre d'espèces présentes dans de nombreux autres écosystèmes : mangroves, herbiers, récifs rocheux (ex : Méditerranée), zones intertidales (ex : côtes Atlantiques européennes),... Les gobies peuvent également être le groupe dominant en eau douce, spécialement dans les îles océaniques (ex : Hawaii, Fidji) (Nelson 2006). Clairement, le morphotype « Pomacentridae » = poisson de petite taille à bouche protractile avec un corps comprimé latéralement, un pédoncule caudal court et de hauteur moyenne, une nageoire caudale plus ou moins échancrée, des nageoires pectorales larges, et de grands yeux apparaît comme un modèle à succès principalement dans les récifs madréporiques (Webb 1984, Drucker *et al.* 2006). La forme générale de son corps lui permet un mode de locomotion vif et saccadé, utilisant beaucoup les pectorales, avec possibilité de « sur place » et de marche arrière, ce qui est particulièrement approprié dans un milieu structural aussi complexe que celui des récifs madréporiques. La colonisation d'un très grand nombre d'habitats coralliens au cours de leur histoire évolutive en est le principal témoin : les demoiselles vivent sur des zones de coraux morts (ex : *Stegastes nigricans*), des zones d'éboulis coralliens (ex : *Plectroglyphidodon lacrymatus*, *Chrysiptera glauca*), parmi des coraux vivants (ex : *Dascyllus aruanus*, *Chromis viridis*, *Plectroglyphidodon johnstonianus*, *Cheiloprion labiatus*), parmi les tentacules des anémones de mer (ex : *Amphiprion spp.*), ou associés à des zones de micro-atolls (ex : *Pomacentrus pavo*) ou même nageant assez haut dans la colonne d'eau (ex : *Abudefduf spp.*, *Dascyllus trimaculatus*), etc.

Comme beaucoup d'autres poissons téléostéens, les Pomacentridae pratiquent la communication acoustique (Mann & Lobel 1997, 1998, Parmentier *et al.* 2006, Maruska *et al.* 2007, Parmentier *et al.* 2009, Colleye *et al.* 2009). Récemment, notre équipe de recherche a mis en évidence le mécanisme de production d'un type de son chez le poisson-clown, *Amphiprion clarkii* (Parmentier *et al.* 2007). Ce mécanisme implique une fermeture rapide des mâchoires buccales provoquée par l'abaissement du système hyo-branchial. Ce mouvement est possible grâce à l'existence d'un caractère unique partagé par l'ensemble des Pomacentridae : le ligament céramandibulaire situé entre la mandibule et la barre hyoïdienne (Stiassny & Jenssens 1987). Le mouvement de fermeture de la bouche lors de la production de sons semble être une exaptation<sup>1</sup> du mécanisme de prise de nourriture tel que le broutage d'algues filamenteuses. Selon des études

<sup>1</sup> C'est une adaptation dans laquelle la structure rempli une fonction pour laquelle elle n'était pas prévue au départ. Ici le ligament est utilisé pour le son alors que son rôle premier est la prise de nourriture. Les plumes d'oiseau sont un autre exemple d'exaptation : elles sont utilisées pour le vol alors qu'elles étaient d'abord présentes pour l'homéothermie.

préliminaires du comportement de broutage chez *Plectroglyphidodon lacrymatus* (observations personnelles), un patron moteur identique à celui de la production de son serait réalisé pour saisir les algues et confirmerait notre hypothèse.

Les plus anciens fossiles de Pomacentridae ont été retrouvés dans les dépôts de Monte Bolca (Alpes italiennes) (Bellwood & Sorbini 1996). Ceux-ci datent de l’Eocène (Cénozoïque, environ – 50 millions d’années) et recèlent le plus ancien assemblage de poissons récifaux connus (Bellwood 1996). Celui-ci est dominé par les perciformes mais diffère des communautés des récifs madréporiques actuels (Bellwood 1996). Cependant, la plupart des grandes familles caractéristiques des récifs actuels y étaient présentes (ex : Acanthuridae, Apogonidae, Holocentridae, Gobiidae, Blenniidae, Serranidae, Labridae et Pomacentridae), excepté les Scaridae (poissons perroquets) et les Chaetodontidae (Bellwood 1996). Le Cénozoïque et l’Eocène, en particulier, est marqué par l’avènement de poissons brouteurs pourvus de petites bouches puissantes suite au développement d’algues durant le Mésozoïque (Bellwood 2003). Le joint intra-mandibulaire caractérisant les mandibules des Squamipinnes (principalement Acanthuridae, Pomacanthidae et Chaetodontidae) et d’autres familles de poissons récifaux (ex : Blenniidae) est associé à des nouveautés fonctionnelles de broutage et a pu certainement jouer un rôle important dans le succès évolutif de ces familles (Konow *et al.* 2008). Chez les Pomacentridae, la présence du ligament céramandibulaire pourrait être l’innovation clé sous-jacente à leur compétitivité durant le Cénozoïque et à l’origine de leur radiation adaptative.

L’histoire évolutive des Pomacentridae diffère assez de celle des Labridae ou des Cichlidae, lesquels ont connu une très grande diversification trophique et morphologique (Streelman & Danley 2003, Kocher 2004). Celle des demoiselles est plutôt caractérisée par une radiation comprenant un nombre limité d’états écomorphologiques : les pelagic feeders (zooplanktonophages), les benthic feeders (herbivores) et un groupe trophique intermédiaire. En effet, l’apposition des caractères trophiques sur les arbres phylogénétiques montre que les trois groupes trophiques contiennent des membres de plusieurs lignées différentes qui ont évolué indépendamment (Fig. 8.3). Les Pomacentridae n’ont pas eu la possibilité d’occuper d’autres niches trophiques, et ce probablement à cause soit d’une compétition importante avec d’autres groupes de perciformes, soit de contraintes structurales et/ou développementales limitant la variabilité des formes (ex : présence du ligament cerato-mandibulaire), voire de l’action simultanée de ces deux facteurs. Par contre, leur squelette céphalique semble apporter très peu de contraintes pour passer rapidement de l’un à l’autre des trois groupes trophiques. Nos résultats confirment cette idée selon laquelle de très faibles variations de formes de certaines unités squelettiques permettent une adaptation suffisante à l’un des trois types trophiques. Cooper & Westneat (2009) ont défini le terme « *radiation adaptative réticulée* » pour référer à une lignée dont les patrons évolutifs sont caractérisés par des changements rapides et

répétés entre un nombre limité d'états écomorphologiques et l'ont appliqué aux Pomacentridae. La faible relation des directions et/ou des longueurs des trajectoires ontogénétiques avec les relations phylogénétiques (Chapitre 6) justifierait ce type de radiation où les espèces ancestrales de celles étudiées auraient oscillé entre ces trois groupes trophiques. Lors d'un événement unique de diversification de l'appareil de prise de nourriture (ex : radiation adaptative des Cichlidae ; Albertson *et al.* 1999, Kocher 2004, Genner & Turner 2005), nous devrions observer dans l'espace de forme une divergence des trajectoires ontogénétiques avec une direction privilégiée selon chaque type de régime alimentaire.

Dans leur interprétation de l'évolution trophique des demoiselles, Cooper & Westneat (2009) simplifient la réalité en assignant un unique caractère trophique à chaque genre. Nos résultats (Chapitres 3 et 5) complétés par les données de la littérature démontrent que cette démarche entraîne une perte d'information. Le seul genre *Pomacentrus* possède une grande partie de la diversité trophique et comportementale des Pomacentridae. Certains *Pomacentrus* vivent en groupe et se nourrissent principalement de copépodes planctoniques (ex : *P. pavo*, *P. caeruleus*) ; d'autres sont solitaires, plutôt territoriaux consommant préférentiellement des algues filamenteuses et des petits crustacés benthiques (ex : *P. trilineatus*, *P. baenschi*). Nos données morphologiques suggèrent également une diversification fonctionnelle au sein du genre *Chromis*, composé uniquement d'espèces zooplanctonophages. Certains *Chromis* seraient des suction feeders (*Chromis* II, ex : *C. margaritifer*) et d'autres des ram/suction feeders (*Chromis* I, ex : *C. viridis*, *C. acares*) (Chapitre 5). *Chromis* est également le seul genre à être distribué depuis 120 mètres de profondeur jusqu'à la surface (Pyle *et al.* 2008). Chez ces deux genres comptant un grand nombre d'espèces (respectivement, 91 et 64 espèces chez *Chromis* et *Pomacentrus*), il existe une diversification intra-générique liée à l'habitat et/ou au régime alimentaire à laquelle s'ajoute une diversité des patrons de coloration.

### **8.3. CONSIDÉRATIONS SUR L'UTILISATION ET LES LIMITES DE LA MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE**

La présente étude démontre la puissance et l'utilité de la morphométrie géométrique dans la description des changements globaux de forme de structures complexes. Un avantage majeur de cette approche géométrique est que l'analyse ne contraint pas à se focaliser sur des caractéristiques de forme particulières choisies *a priori*. Au contraire, la méthode identifie des différences dans toute direction de l'espace de forme, apportant un résultat beaucoup plus complet, objectif et significatif d'un point de vue biologique.

La morphométrie géométrique peut ne pas être la meilleure approche pour quantifier des différences fonctionnelles spécifiques identifiées *a priori* entre espèces (ex : la longueur d'un bras de levier particulier). Certains de ces caractères fonctionnels pertinents ne se prêtent pas au choix de points repères fiables. Dans ce cas, les mesures directes de ces caractères auraient été plus utiles. Cependant, lors d'un changement de forme global, il est difficile de relier une série de mesures linéaires à la biologie d'un organisme, particulièrement lorsque ces mesures ne sont pas corrélées entre elles. De plus, Ne partant d'aucune idée *a priori* de la variabilité adaptative chez les Pomacentridae, l'approche géométrique a permis de mettre en évidence les aspects de leur morphologie qui varient selon les groupes trophiques.

L'approche quantitative et statistique offerte par la morphométrie géométrique a mis au jour des différences entre les patrons ontogénétiques de Pomacentridae telles les directions des trajectoires ontogénétiques, les longueurs des trajectoires ontogénétiques et les vitesses de développement. Dans ce travail, les modèles de régression utilisés sont linéaires. Ce type de modélisation est le seul proposé par les programmes de morphométrie géométrique disponibles sur internet et s'applique généralement bien à la dynamique de changement de forme des Pomacentridae (après linéarisation à l'aide d'une fonction logarithmique) (Fig. 6.2). En effet, la majorité des larves de demoiselles s'installent directement sur l'habitat de l'adulte (McCormick & Makey 1997, Lecchini & Galzin 2005) et donc, un parallélisme entre cette installation « directe » sur un habitat et une trajectoire ontogénétique linéaire dans l'espace de forme peut être raisonnablement accepté. Cependant, l'utilisation de modèles plus complexes (ex : allométries polyphasiques) pourraient permettre d'affiner certains résultats. Des allométries complexes associées, par exemple, à l'occupation de niches écologiques transitoires lors de l'installation des poissons sur le récif seraient certainement mieux décrites par d'autres modèles de régression (Fig. 8.4).

Des trajectoires ontogénétiques de changements de forme non-linéaires peuvent être expliquées par d'autre processus biologiques qui n'ont pas été abordés dans cette thèse. Par exemple, les mandibules des *Dascyllus* montrent une trajectoire plutôt curviligne (Figures 7.2 et 7.3) suggérant deux phases allométriques différentes. Les interprétations plausibles de ce patron allométrique sont multiples et devraient être étudiées plus en détail : par exemple, ce patron pourrait être mis en relation avec un aspect modulaire de l'ontogénie de la mandibule où une première phase concorderait avec le changement de forme d'une région particulière de la mandibule (premier module) et où une seconde phase correspondrait à la déformation d'une deuxième région (second module).

Le crâne des demoiselles est étroit. Les structures squelettiques étudiées sont relativement aplatis latéralement et donc l'utilisation des techniques de morphométrie géométrique à deux

dimensions n'induit qu'une perte d'information négligeable dans cette étude. Le neurocrâne possède certainement une troisième dimension intéressante d'un point de vue fonctionnel, en particulier pour la forme du cône d'aspiration que constitue la cavité buccale (Liem 1993) : une région postérieure plus large que l'antérieure signifierait une capacité d'aspiration plus grande. Plusieurs essais ont été conduits pour obtenir des données sur la vue ventrale du neurocrâne mais tous ont été peu concluants : il y avait trop d'erreurs car l'inclinaison de la structure dépend de la fixation du neurocrâne dans une position ventrale ou dorsale difficile à standardiser. À l'heure actuelle, les matériels d'acquisition de données en trois dimensions sont adaptés pour des structures d'assez grande taille comme le crâne de mammifères (ex : marmotte, Cardini & Thorington 2005 ; singes, Mitteroecker *et al.* 2004, Cardini & Elton 2008 ; homme, Bastir *et al.* 2007) mais pas encore pour des structures aussi petites que celles des demoiselles.

## 8.4. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le but du travail était d'étudier (1) la diversité trophique des demoiselles (Pomacentridae) et (2) les caractères du crâne adulte associés et (3) de caractériser les processus de diversification du squelette céphalique durant la croissance post-colonisation.

1. Durant leur phase océanique, toutes les larves de Pomacentridae consomment des copépodes planctoniques. Ce travail a permis de définir trois groupes trophiques chez les adultes: les pelagic feeders (copépodes planctoniques), les benthic feeders (algues filamenteuses ou polypes de coraux) et un groupe intermédiaire (proportions variables de copépodes, de petits crustacés benthiques et d'algues filamenteuses). L'étude de *Dascyllus aruanus* démontre une possibilité de variabilité intra-spécifique du régime alimentaire chez les Pomacentridae d'une même localité.
2. L'analyse morphométrique de différentes unités squelettiques (neurocrâne, suspensorium, opercule, mandibule, prémaxillaire) a démontré la variabilité des formes entre les trois groupes trophiques. Toutes les espèces se répartissent le long d'un gradient allant de formes optimisant le broutage (ex : mandibule haute avec une symphyse longue) à d'autres maximisant la prise de nourriture par aspiration (ex : hauts suspensoria et opercule). Les formes de certains planctonophages (*Chromis*) semblent correspondre à une adaptation au ram feeding (capture de la proie en nageant vers elle bouche ouverte). Étonnamment, la dentition buccale n'apparaît pas comme un caractère écomorphologique fiable du régime alimentaire.
3. La morphologie céphalique est déjà spécifique au moment de la colonisation. La forme des unités squelettiques laisse supposer à ce stade une prise de nourriture de type ram/suction feeding. La disparité du squelette céphalique augmente au cours de la croissance post-colonisation. Cette diversification des espèces est essentiellement due à des trajectoires allométriques divergentes dans l'espace de forme. Chez les *Dascyllus*, les espèces de grande et de petite taille conserve la même trajectoire ontogénétique pour le neurocrâne et la mandibule. Le phénotype « géant » résulte uniquement d'une variation la longueur de trajectoire et de la vitesse de changement de forme (Hétérochronie). Finalement, aucune relation claire n'apparaît entre les paramètres développementaux (direction et longueur des trajectoires allométriques, vitesse de développement) et des données écologiques (ex : durée de vie larvaire) ou phylogénétiques.

## PERSPECTIVES

En raison de l'inexistence d'études similaires, il est évident qu'une étude parallèle d'autres groupes de poissons récifaux devrait être entreprise pour permettre une comparaison avec les présents résultats. A l'inverse de la majorité des demoiselles qui s'installe d'emblée dans leur biotope définitif, plusieurs espèces de poissons démersaux transitent par des niches écologiques intermédiaires avant d'être recrutés dans les populations adultes (McCormick & Makey 1997). Le parallélisme entre ces périodes de transitions et les dynamiques de croissance et de changements de forme devrait être exploré chez ces poissons.

L'écosystème corallien, offrant une multitude de ressources, et le cycle de vie bi-phasic des poissons récifaux présentent un cadre idéal pour l'étude des facteurs pouvant engendrer une variabilité phénotypique propice à l'évolution de la diversité. Ce champ d'investigation peut être abordé par des études expérimentales de l'influence du type de nourriture, de l'utilisation de l'habitat sur les patrons ontogénétiques de changement de forme *in vivo* et en aquarium.

Au vu des outils actuels de la biologie moléculaire, les signaux génétiques sous-jacents à la variabilité des patrons allométriques observés chez les Pomacentridae devraient être étudiés. Récemment, quelques études ont mis en évidence l'action de plusieurs gènes dans la morphogenèse du squelette céphalique chez les Cichlidae (Albertson *et al.* 2003a, 2003b, Kobayashi *et al.* 2006). Compte tenu de la très grande proximité phylogénétique des Pomacentridae avec les Cichlidae, il serait possible de rechercher ces gènes chez les Pomacentridae et d'en étudier leur d'expression durant et après la phase de colonisation.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004.** Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution». *Italian Journal of Zoology* **71**: 5-16.
- Adriaens D, Verraes W. 2002.** An empirical approach to study the relation between ontogeny, size and age using geometric morphometrics. In: Aerts P, D'Août K, Herrel A and Van Damme R, eds. *Topics in functional and ecological vertebrate morphology* Maastricht: Shaker Publishing. 293-324.
- Adriaens D, Aerts P, Verraes W. 2001.** Ontogenetic shift in mouth opening mechanisms in a catfish (Clariidae, Siluriformes): A response to increasing functional demands. *Journal of Morphology* **247**: 197-216.
- Alberch P, Gould SJ, Oster GF, Wake DB. 1979.** Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* **5**: 296-317.
- Albertson RC, Kocher TD. 2001.** Assessing morphological differences in an adaptive trait: A landmark-based morphometric approach. *Journal of Experimental Zoology* **289**: 385-403.
- Albertson RC, Markert JA, Danley PD, Kocher TD. 1999.** Phylogeny of a rapidly evolving clade: The cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 5107-5110.
- Albertson RC, Streelman JT, Kocher TD. 2003a.** Directional selection has shaped the oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 5252-5257.
- Albertson RC, Streelman JT, Kocher TD. 2003b.** Genetic basis of adaptive shape differences in the cichlid head. *Journal of Heredity* **94**: 291-301.
- Alexander RMcN. 1967.** The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish. *Journal of Zoology* **151**: 43–64.
- Alibert P, Moureau B, Dommergues JL, David B. 2001.** Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta* **30**: 299-311.
- Allen GR. 1991.** *Damselfishes of the world*. Melle: Publication of natural history and pets book, Mergus.
- Allen GR. 1999.** *Altrichthys*, a new genus of damselfish (Pomacentridae) from Philippine seas with description of a new species. *Revue Française d'Aquariologie* **26**: 23-28.
- Almany GR, Webster MS. 2006.** The predation gauntlet: early post-settlement mortality in reef fishes. *Coral Reefs* **25**: 19-22.
- Anderson GRV, Ehrlich AH, Roughgarden JD, Russel BC, Talbot FH. 1981.** The community structure of coral reef fishes. *The American Naturalist* **117**: 476-495.

- Araujo MS, Gonzaga MO. 2007.** Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**: 1855-1863.
- Asoh K. 2003.** Gonadal development and infrequent sex change in a population of the humbug damselfish, *Dascyllus aruanus* in continuous coral-cover habitat. *Marine Biology* **142**: 1207-1218.
- Asoh K. 2004.** Gonadal development in the coral reef damselfish *Dascyllus flavicaudus* from Moorea, French Polynesia. *Marine Biology* **146**: 167-179.
- Asoh K. 2005a.** Frequency of functional sex change in two populations of *Dascyllus melanurus* conforms to a prediction from sex allocation theory. *Copeia*: 732-744.
- Asoh K. 2005b.** Gonadal development and diandric protogyny in two populations of *Dascyllus reticulatus* from Madang, Papua New Guinea. *Journal of Fish Biology* **66**: 1127-1148.
- Asoh K, Kasuya M. 2002.** Gonadal development and mode of sexuality in a coral-reef damselfish, *Dascyllus trimaculatus*. *Journal of Zoology* **256**: 301-309.
- Asoh K, Yoshikawa T. 2003.** Gonadal development and an indication of functional protogyny in the Indian damselfish (*Dascyllus carneus*). *Journal of Zoology* **260**: 23-39.
- Asoh K, Yoshikawa T, Kasuya M. 2001.** Gonadal development and non-functional protogyny in a coral-reef damselfish, *Dascyllus albisella* gill. *Journal of Fish Biology* **58**: 1601-1616.
- Auffray JC, Alibert P, Renaud S, Orth A, Bonhomme F. 1996.** Fluctuating asymmetry in *Mus musculus* subspecific hybridization: traditional and Procrustes comparative approach. In: Marcus LF, Corti M and Loy A, eds. *Advances in morphometrics*. New York: Plenum Press. 275-283.
- Balon EK. 1999.** When do fishes become juveniles? Looking beyond metamorphosis to juvenile development, 1-4 September 1997, Bratislava, Slovakia. *Environmental Biology of Fishes* **56**: 280 pp.
- Barel CDN. 1983.** Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Netherlands Journal of Zoology* **33**: 357-424.
- Bastir M, Rosas A. 2004a.** Facial heights: Evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *Journal of Human Evolution* **47**: 359-381.
- Bastir M, Rosas A. 2004b.** Geometric morphometrics in paleoanthropology: Mandibular shape variation, allometry, and the evolution of modern human skull morphology. *Morphometrics: Applications in Biology and Paleontology*: 231-244.
- Bastir M, Rosas A. 2006.** Correlated variation between the lateral basicranium and the face: A geometric morphometric study in different human groups. *Archives of Oral Biology* **51**: 814-824.
- Bastir M, Rosas A, Sheets HD. 2005.** The morphological integration of the Hominoid skull: a partial least squares and PC analysis with implications for european middle Pleistocene mandibular variation. In: Slice D, ed. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. 265-283.

- Bastir M, O'Higgins P, Rosas A.** 2007. Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**: 1125-1132.
- Bay LK, Buechler K, Gagliano M, Caley MJ.** 2006. Intraspecific variation in the pelagic larval duration of tropical reef fishes. *Journal of Fish Biology* **68**: 1206-1214.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H.** 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**: 1007-1012.
- Beauchamp G.** 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes* **63**: 111-121.
- Beaudoin CP, Tonn WM, Prepas EE, Wassenaar LI.** 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* **120**: 386-396.
- Bednekoff PA, Lima SL.** 2004. Risk allocation and competition in foraging groups: reversed effects of competition if group size varies under risk of predation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**: 1491-1496.
- Bellwood DR.** 1996. The Eocene fishes of Monte Bolca: The earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* **15**: 11-19.
- Bellwood DR.** 2003. Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective. *Paleobiology* **29**: 71-83.
- Bellwood DR, Sorbini L.** 1996. A review of the fossil record of the Pomacentridae (Teleostei: Labroidei) with a description of a new genus and species from the Eocene of Monte Bolca, Italy. *Zoological Journal of the Linnean Society* **117**: 159-174.
- Bellwood DR, Fisher R.** 2001. Relative swimming speeds in reef fish larvae. *Marine Ecology-Progress Series* **211**: 299-303.
- Bellwood DR, van Herwerden L, Konow N.** 2004. Evolution and biogeography of marine angelfishes (Pisces : Pomacanthidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**: 140-155.
- Benton MJ.** 2002. Cope's Rule. In: Pagel M, ed. *Encyclopedia of Evolution*. New York Oxford: University Press, 185-186.
- Bergenius MAJ, McCormick MI, Meekan MG, Robertson DR.** 2005. Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Marine Biology* **147**: 291-300.
- Bermingham E, McCafferty S, Martin AP.** 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In: Kocher TD and Stepien CA, eds. *Molecular systematics of fishes*. San Diego: Academic Press. 113-128.
- Bernardi G, Crane NL.** 1999. Molecular phylogeny of the humbug damselfishes inferred from mtDNA sequences. *Journal of Fish Biology* **54**: 1210-1217.

- Berumen ML, Pratchett MS. 2008.** Trade-offs associated with dietary specialization in corallivorous butterflyfishes (Chaetodontidae : *Chaetodon*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 989-994.
- Bever GS. 2008.** Comparative growth in the postnatal skull of the extant North American turtle *Pseudemys texana* (Testudinoidea : Emydidae). *Acta Zoologica* **89**: 107-131.
- Blake RW. 2004.** Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology* **65**: 1193-1222.
- Bolnick DI. 2004.** Waiting for sympatric speciation. *Evolution* **58**: 895-899.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanback R. 2002.** Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**: 2936-2941.
- Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003.** The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* **161**: 1-28.
- Bolnick DI, Svanback R, Araujo MS, Persson L. 2007.** Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 10075-10079.
- Bookstein F. 1991.** *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge: University Press.
- Bookstein FL. 1996.** Combining the tools of geometric morphometrics. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor G, Slice D, eds. *Advances in morphometrics*. New York, NY: Plenum Press, 131-151.
- Bookstein FL. 1998.** A hundred years of morphometrics. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **44**: 7-59.
- Bookstein F, Chernoff B, Elder RL, Humphries JM, Smith GR, Strauss RE. 1985.** *Morphometrics in evolutionary biology: the geometry of size and shape change*. Special Publication 15. Philadelphia: Academy of Natural Sciences Press.
- Bookstein FL, Gunz P, Mitteroecker P, Prossinger H, Schaefer K, Seidler H. 2003.** Cranial integration in *Homo*: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *Journal of Human Evolution* **44**: 167-187.
- Booth DJ. 1995.** Juvenile groups in a coral-reef damselfish - Density-dependent effects on individual fitness and population demography. *Ecology* **76**: 91-106.
- Booth DJ. 2002.** Distribution changes after settlement in six species of damselfish (Pomacentridae) in One Tree Island lagoon, Great Barrier Reef. *Marine Ecology-Progress Series* **226**: 157-164.
- Booth DJ. 2004.** Synergistic effects of conspecifics and food on growth and energy allocation of a damselfish. *Ecology* **85**: 2881-2887.
- Bootsma HA, Hecky RE, Hesslein RH, Turner GF. 1996.** Food partitioning among Lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology* **77**: 1286-1290.

- Breuker CJ, Patterson JS, Klingenberg CP.** 2006. A single basis for developmental buffering of *Drosophila* wing shape. *PLoS ONE* **1**(1): e7.
- Buston P.** 2003. Social hierarchies: Size and growth modification in clownfish. *Nature* **424**: 145-146.
- Buston PM, Cant MA.** 2006. A new perspective on size hierarchies in nature: patterns, causes, and consequences. *Oecologia* **149**: 362-372.
- Cardini A.** 2003. The geometry of the marmot (Rodentia : Sciuridae) mandible: Phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Biology* **52**: 186-205.
- Cardini A, O'Higgins P.** 2005. Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in Marmota species (Rodentia, Sciuridae): allometry and phylogeny. *Zoomorphology* **124**: 189-203.
- Cardini A, Thorington RW.** 2006. Postnatal ontogeny of marmot (Rodentia, Sciuridae) crania: Allometric trajectories and species divergence. *Journal of Mammalogy* **87**: 201-215.
- Cardini A, Elton S.** 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biological Journal of the Linnean Society* **93**: 813-834.
- Carr MH.** 1989. Effects of macroalgal assemblages on the recruitment of temperate reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **126**: 59-76.
- Caumul R, Polly PD.** 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: Skull, mandible, and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). *Evolution* **59**: 2460-2472.
- Ceccarelli DM.** 2007. Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. *Coral Reefs* **26**: 853-866.
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ.** 2005. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs* **24**: 606-620.
- Chen LS.** 2002. Post-settlement diet shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegeli* (Pisces : Scaridae). *Zoological Studies* **41**: 47-58.
- Cheverud JM, Lewis JL, Bachrach W, Lew WD.** 1983. The measurement of form and variation in form: an application of three-dimensional quantitative morphology by finite-element methods. *American Journal of Physical Anthropology* **56**: 157–167.
- Christiansen P.** 2008. Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). *PLoS ONE* **3**(7): e2807.
- Ciampaglio CN.** 2002. Determining the role that ecological and developmental constraints play in controlling disparity: examples from the crinoid and blastozoan fossil record. *Evolution & Development* **4**: 170-188.
- Ciampaglio CN, Kemp M, McShea DW.** 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology* **27**: 695-715.

- Ciardelli A. 1967.** The anatomy of the feeding mechanism and the food habits of *Microspathodon chrysurus* (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **17**: 845-883.
- Clarke RD. 1999.** Diets and metabolic rates of four Caribbean tube blennies, genus *Acanthemblemaria* (Teleostei : Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Science* **65**: 185-199.
- Claude J, Paradis E, Tong H, Auffray JC. 2003.** A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society* **79**: 485-501.
- Claude J, Pritchard PCH, Tong HY, Paradis E, Auffray JC. 2004.** Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: A geometric morphometric assessment. *Systematic Biology* **53**: 933-948.
- Clifton KB, Motta PJ. 1998.** Feeding morphology, diet, and ecomorphological relationships among five Caribbean labrids (Teleostei, Labridae). *Copeia*: 953-966.
- Coates D. 1980.** Prey-size intake in humbug damselfish, *Dascyllus aruanus* (Pisces, Pomacentridae) living within social groups. *Journal of Animal Ecology* **49**: 335-340.
- Cole KS. 2002.** Gonad morphology, sexual development, and colony composition in the obligate coral-dwelling damselfish *Dascyllus aruanus*. *Marine Biology* **140**: 151-163.
- Colleye O, Frederich B, Vandewalle P, Casadevall M, Parmentier E. 2009.** Agonistic sounds in the skunk clownfish (*Amphiprion akallopisos*): size-related variation in acoustic features. *Journal of Fish Biology*. In Press
- Colwell RK, Fuentes ER. 1975.** Experimental studies of the niche. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**: 281-310.
- Cooper WJ, Westneat MW. 2009.** Form and function of damselfish skulls: rapid and repeated evolution into a limited number of trophic niches. *BMC Evolutionary Biology* **9**.
- Cooper WJ, Smith LL, Westneat MW. 2009.** Exploring the radiation of a diverse reef fish family: Phylogenetics of the damselfishes (Pomacentridae), with new classifications based on molecular analyses of all genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. In press.
- Corner BD, Shea BT. 1995.** Growth allometry of the mandibles of giant transgenic mice – an analysis based on the finite-element scaling method. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology* **15**: 125-139.
- Corti M, Aguilera M, Capanna E. 2001.** Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South American spiny rats (Rodentia : *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology* **253**: 537-547.
- Coughlin DJ, Strickler JR. 1990.** Zooplankton capture by a coral reef fish – an adaptive response to evasive prey. *Environmental Biology of Fishes* **29**: 35-42.
- Daget J. 1964.** Le crâne des téléostéens. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série A, Zoologie* **31**: 167-340.

- Dahlgren CP, Eggleston DB. 2000.** Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* **81**: 2227-2240.
- Debat V, Alibert P, David P, Paradis E, Auffray JC. 2000.** Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**: 423-430.
- Debat V, Begin M, Legout H, David JR. 2003.** Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature. *Evolution* **57**: 2773-2784.
- De Beer GR. 1930.** Embryology and Evolution. Oxford: Clarendon Press.
- De Beer GR. 1951.** Embryos and Ancestors. Oxford: Clarendon Press.
- de la Morinière EC, Pollux BJA, Nagelkerken I, Hemminga MA, Huiskes AHL, 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.
- DeNiro MJ, Epstein S. 1981.** Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta* **45**: 341-351.
- Devillers C. 1958.** Le crâne des poissons. In: Grasse PP, ed. *Traité de Zoologie*. Paris: Mason et Cie. 551-687.
- Dilling L. 1989.** An ontogenetic study of the jaw morphology and feeding modes in *Amphiprion frenatus* and *A. polymnus*. Unpublished Honor's thesis, Harvard University.
- Douglas ME, Matthews WJ. 1992.** Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a fresh-water stream fish assemblage. *Oikos* **65**: 213-224.
- Drake AG, Klingenberg CP. 2008.** The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**: 71-76.
- Drucker EG, Walker JA, Westneat MW. 2006.** Mechanics of pectoral fin swimming in fishes. In: Shadwick RE and Lauder GV, eds. *Fish Biomechanics*. San Diego, California: Elsevier. 369-423.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998.** Statistical shape analysis. New York: John Wiley and Sons.
- Dufour V. 1994.** Colonization of fish larvae in lagoons of Rangiroa (Tuamotu archipelago) and Moorea (Society archipelago). *Atoll Research Bulletin* **416**: 1-13.
- Dufour V, Galzin R. 1993.** Colonization patterns of reef fish larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Marine Ecology-Progress Series* **102**: 143-152.
- Dufour V, Riclet E, LoYat A. 1996.** Colonization of reef fishes at Moorea Island, French Polynesia: Temporal and spatial variation of the larval flux. *Marine and Freshwater Research* **47**: 413-422.
- Eble GJ. 2003.** Developmental morphospaces and evolution. In: Crutchfield JP and Schuster P, eds. *Evolutionary Dynamics*. Oxford: Oxford University Press. 35-65.

- Eggold BT, Motta PJ.** 1992. Ontogenetic dietary shifts and morphological correlates in striped mullet, *Cephalus*. *Environmental Biology of Fishes* **34**: 139-158.
- Elliott JK, Lougheed SC, Bateman B, McPhee LK, Boag PT.** 1999. Molecular phylogenetic evidence for the evolution of specialization in anemonefishes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **266**: 677-685.
- Elshoud-Oldenhave MW, Osse JW.** 1976. Functional morphology of the feeding system in the Ruff - *Gymnocephalus cernua* (L. 1758) - (Teleostei, Percidae). *Journal of Morphology* **150**: 399-422.
- Emery AR.** 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bulletin of Marine Science* **23**: 649-770.
- Emery AR.** 1980. The osteology of *Lepidozygus tapeinosoma* (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **30**: 213-236.
- Emery AR, Allen GR.** 1980. *Stegastes*; a senior synonym for the damselfish genus *Eupomacentrus*; osteological and other evidence, with comments on other genera. *Records of the Australian Museum* **8**: 199-206.
- Erwin DH.** 2007. Disparity: Morphological pattern and developmental context. *Palaeontology* **50**: 57-73.
- Ferry-Graham LA, Wainwright PC, Bellwood DR.** 2001a. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **256**: 167-184.
- Ferry-Graham LA, Wainwright PC, Hulsey CD, Bellwood DR.** 2001b. Evolution and mechanics of long jaws in butterflyfishes (family Chaetodontidae). *Journal of Morphology* **248**: 120-143.
- Ferry-Graham LA, Wainwright PC, Westneat MW, Bellwood DR.** 2002. Mechanisms of benthic prey capture in wrasses (Labridae). *Marine Biology* **141**: 819-830.
- Fink WL.** 1989. Ontogeny and phylogeny of shape and diet in the south american fishes called piranhas. *Geobios* **12**: 167-172.
- Fishelson L.** 1998. Behaviour, socio-ecology and sexuality in damselfishes (Pomacentridae). *Italian Journal of Zoology* **65**: 387-398.
- Fisher R, Wilson SK.** 2004. Maximum sustainable swimming speeds of late-stage larvae of nine species of reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **312**: 171-186.
- Fisher R, Leis JM, Clark DL, Wilson SK.** 2005. Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations. *Marine Biology* **147**: 1201-1212.
- Fitzpatrick S.** 1992. Pomacentrid intrafamilial relationships: a cladistic approach. BSC thesis.
- Foote M.** 1992. Paleozoic record of morphological diversity in blastozoan echinoderms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **89**: 7325-7329.

- Foote M. 1993.** Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* **19**: 185-204.
- Foote M. 1994.** Morphological disparity in Ordovician-Devonian crinoids and the early saturation of morphological space. *Paleobiology* **20**: 320-344.
- Foote M. 1995.** Morphological diversification of Paleozoic crinoids. *Paleobiology* **21**: 273-299.
- Foote M. 1997.** The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 129-152.
- Foote M. 1999.** Morphological diversity in the evolutionary radiation of Paleozoic and post-Paleozoic crinoids. *Paleobiology* **25**: 1-115.
- Foote M, Gould SJ. 1992.** Cambrian and recent morphological disparity. *Science* **258**: 1816-1816.
- Forrester GE. 1990.** Factors influencing the juvenile demography of a coral-reef fish. *Ecology* **71**: 1666-1681.
- Forrester GE. 1991.** Social rank, individual size and group composition as determinants of food-consumption by humbug damselfish, *Dascyllus aruanus*. *Animal Behaviour* **42**: 701-711.
- Forsman A, Lindell LE. 1993.** The advantage of a big head - Swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Functional Ecology* **7**: 183-189.
- Foster DJ, Podos J, Hendry AP. 2008.** A geometric morphometric appraisal of beak shape in Darwin's finches. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 263-275.
- Fricke HW, Holzberg S. 1974.** Social units and hermaphroditism in a pomacentrid fish. *Naturwissenschaften* **61**: 367-368.
- Froukh T, Kochzius M. 2008.** Species boundaries and evolutionary lineages in the blue green damselfishes *Chromis viridis* and *Chromis atripectoralis* (Pomacentridae). *Journal of Fish Biology* **72**: 451-457.
- Fulton CJ, Bellwood DR. 2002.** Ontogenetic habitat use in labrid fishes: an ecomorphological perspective. *Marine Ecology-Progress Series* **236**: 255-262.
- Galis F, Snelderwaard P. 1997.** A novel biting mechanism in damselfishes (Pomacentridae): The pushing up of the lower pharyngeal jaw by the pectoral girdle. *Netherlands Journal of Zoology* **47**: 405-410.
- Galis F, Terlouw A, Osse JWM. 1994.** The relation between morphology and behavior during ontogenetic and evolutionary changes. *Journal of Fish Biology* **45**: 13-26.
- Genner MJ, Turner GF. 2005.** The mbuna cichlids of Lake Malawi: a model for rapid speciation and adaptive radiation. *Fish and Fisheries* **6**: 1-34.
- Genner MJ, Turner GF, Barker S, Hawkins SJ. 1999.** Niche segregation among Lake Malawi cichlid fishes? Evidence from stable isotope signatures. *Ecology Letters* **2**: 185-190.

- Genner MJ, Hawkins SJ, Turner GF. 2003.** Isotopic change throughout the life history of a Lake Malawi cichlid fish. *Journal of Fish Biology* **62**: 907-917.
- Gerber S, Neige P, Eble GJ. 2007.** Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of early Jurassic ammonites. *Evolution & Development* **9**: 472-482.
- Gluckmann I, Vandewalle P. 1998.** Morphofunctional analysis of the feeding apparatus in four Pomacentridae species: *Dascyllus aruanus*, *Chromis retrofasciata*, *Chrysiptera biocellata* and *C. unimaculata*. *Italian Journal of Zoology* **65**: 421-424.
- Gluckmann I, Bussers J-C, Pouliceck M, Vandewalle P. 1999.** Preliminary study of the morphology of the head in Pomacentridae: Adductor mandibulae organization in *Dascyllus aruanus* (Teleostei: Perciformes). In: Séret B, Sire J-Y, editors. Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa: Société Française d'Ictyologie & Institut de Recherche pour le Développement. pp 89-97.
- Gobler CJ, Thibault DB, Davis TW, Curran PB, Peterson BJ, Liddle LB. 2006.** Algal assemblages associated with *Stegastes* sp territories on Indo-Pacific coral reefs: Characterization of diversity and controls on growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 135-145.
- Godwin J. 1995.** Phylogenetic and habitat influences on mating system structure in the humbug damselfishes (*Dascyllus*, Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **57**: 637-652.
- Goodall C. 1991.** Procrustes methods in the statistical-analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological* **53**: 285-339.
- Gosline WA. 1981.** The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *Journal of Zoology, London* **193**: 11-23.
- Gosline WA. 1987.** Jaw structures and movements in higher teleostean fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* **34**: 21-32.
- Gould SJ. 1977.** Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press, Cambridge.
- Green BS. 2004.** Embryogenesis and oxygen consumption in benthic egg clutches of a tropical clownfish, *Amphiprion melanopus* (Pomacentridae). *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* **138**: 33-38.
- Green BS, Fisher R. 2004.** Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **299**: 115-132.
- Guill JM, Heins DC, Hood CS. 2003.** The effect of phylogeny on interspecific body shape variation in darters (Pisces : Percidae). *Systematic Biology* **52**: 488-500.
- Haeckel E. 1866.** Generelle Morphologie der Organismen. Georg Reimer, Berlin.
- Hall BK. 1999.** Evolutionary Developmental Biology. Kluwer, Dordrecht.
- Hata H, Kato M. 2002.** Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. *Marine Ecology-Progress Series* **237**: 227-231.

- Hata H, Kato M.** 2004. Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **313**: 285-296.
- Hata H, Kato M.** 2006. A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and *Polysiphonia* algae. *Biology Letters* **2**: 593-596.
- Hernaman V, Probert PK, Robbins WD.** 2009. Trophic ecology of coral reef gobies: interspecific, ontogenetic, and seasonal comparison of diet and feeding intensity. *Marine Biology* **156**: 317-330.
- Herrel A, Van Wassenbergh S, Wouters S, Adriaens D, Aerts P.** 2005. A functional morphological approach to the scaling of the feeding system in the African catfish, *Clarias gariepinus*. *Journal of Experimental Biology* **208**: 2091-2102.
- Hobson ES, Chess JR.** 1978. Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall Islands. *Fishery Bulletin* **76**: 133-153.
- Holbrook SJ, Forrester GE, Schmitt RJ.** 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* **122**: 109-120.
- Hone DWE, Benton MJ.** 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 4-6.
- Hone DWE, Dyke GJ, Haden M, Benton MJ.** 2008. Body size evolution in Mesozoic birds. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 618-624.
- Hulsey CD, Wainwright PC.** 2002. Projecting mechanics into morphospace: disparity in the feeding system of labrid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**: 317-326.
- Hunda BR, Hughes NC.** 2007. Evaluating paedomorphic heterochrony in trilobites: the case of the diminutive trilobite *Flexicalymene retrorsa minuens* from the Cincinnati Series (Upper Ordovician), Cincinnati region. *Evolution & Development* **9**: 483-498.
- Hunter JR.** 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R, ed. *Marine fish larvae*. Seattle, WA: Washington Press, 33-77.
- Hyslop EJ.** 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**: 411-429.
- Ivanovic A, Vukov TD, Dzukic G, Tomasevic N, Kalezic ML.** 2007. Ontogeny of skull size and shape changes within a framework of biphasic lifestyle: a case study in six *Triturus* species (Amphibia, Salamandridae). *Zoomorphology* **126**: 173-183.
- Jang-Liaw NH, Tang KL, Hui CF, Shao KT.** 2002. Molecular phylogeny of 48 species of damselfishes (Perciformes : Pomacentridae) using 12S mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **25**: 445-454.
- Jones GP, Santana L, McCook LJ, McCormick MI.** 2006. Resource use and impact of three herbivorous damselfishes on coral reef communities. *Marine Ecology-Progress Series* **328**: 215-224.

**Kassam D, Adams DC, Yamaoka K. 2004.** Functional significance of variation in trophic morphology within feeding microhabitat-differentiated cichlid species in Lake Malawi. *Animal Biology* **54**: 77-90.

**Kassam D, Yamaoka K, Rusuwa B, Hori M. 2007.** The robustness of geometric morphometrics in testing the morphological equivalence hypothesis among cichlid species from East African Great Lakes. *Biological Journal of the Linnean Society* **91**: 1-9.

**Kaufman LS, Liem KF. 1982.** Fishes of the suborder Labroidei (Pisces: Perciformes): phylogeny, ecology, and evolutionary significance. *Breviora* **472**: 1-19.

**Kavanagh KD. 2000.** Larval brooding in the marine damselfish *Acanthochromis polyacanthus* (Pomacentridae) is correlated with highly divergent morphology, ontogeny and life-history traits. *Bulletin of Marine Science* **66**: 321-337.

**Kavanagh KD, Alford RA. 2003.** Sensory and skeletal development and growth in relation to the duration of the embryonic and larval stages in damselfishes (Pomacentridae). *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 187-206.

**Kendall DG. 1984.** Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society* **16**: 81-121.

**Kent R, Holzman R, Genin A. 2006.** Preliminary evidence on group-size dependent feeding success in the damselfish *Dascyllus marginatus*. *Marine Ecology-Progress Series* **323**: 299-303.

**Kingsford MJ, Leis JM, Shanks A, Lindeman KC, Morgan SG, Pineda J. 2002.** Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science* **70**: 309-340.

**Klingenberg CP. 1998.** Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* **73**: 79-123.

**Klingenberg CP. 2008.** Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **39**: 115-132.

**Klingenberg CP, Monteiro LR. 2005.** Distances and directions in multidimensional shape spaces: Implications for morphometric applications. *Systematic Biology* **54**: 678-688.

**Klingenberg CP, Badyaev AV, Sowry SM, Beckwith NJ. 2001.** Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *The American Naturalist* **157**: 11-23.

**Klingenberg CP, Barluenga M, Meyer A. 2002.** Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* **56**: 1909-1920.

**Klinker J, Reiss Z, Kropach C, Levanon I, Harpaz H, Shapiro Y. 1978.** Nutrients and biomass distribution in the Gulf of Aqaba (Eilat), Red Sea. *Marine Biology* **45**: 53-64.

**Kobayashi N, Watanabe M, Kijimoto T, Fujimura K, Nakazawa M, Ikeo K, Kohara Y, Gojobori T, Okada N. 2006.** magp4 gene may contribute to the diversification of cichlid morphs and their speciation. *Gene* **373**: 126-133.

**Kocher TD.** 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: The cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* **5**: 288-298.

**Koh JR, Kum JD, Hwang UW.** 2006. Molecular phylogeny of the family Pomacentridae (Actinopterygii, Perciformes) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences. *Korean Journal of Genetics* **28**: 413-420.

**Konow N, Bellwood DR.** 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes. *Journal of Experimental Biology* **208**: 1421-1433.

**Konow N, Bellwood DR, Wainwright PC, Kerr AM.** 2008. Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* **93**: 545-555.

**Kotrschal K.** 1989. Trophic ecomorphology in Eastern Pacific Blennioid fishes – character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. *Environmental Biology of Fishes* **24**: 199-218.

**Kuo S-R, Shao K-T.** 1991. Feeding habits of damselfishes (Pomacentridae) from the southern part of Taiwan. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan* **18**: 165-176.

**Labarbera M.** 1989. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 97-117.

**Lauder GV.** 1980. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): An experimental analysis. *Journal of Experimental Biology* **88**: 49–72.

**Lauder GV.** 1983. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **77**: 1-38.

**Lauder GV, Lanyon LE.** 1980. Functional anatomy of feeding in the Bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*: *in vivo* measurement of bone strain. *Journal of Experimental Biology* **84**: 33-55.

**Lecchini D.** 2003. Identification des stratégies d'utilisation de l'habitat entre les phases de colonisation et de recrutement chez les poissons coralliens dans le lagon de Moorea (Polynésie française): Approche par l'écologie comportementale. Thèse de Doctorat. Université Pierre & Marie Curie et Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan.

**Lecchini D, Galzin R.** 2005. Spatial repartition and ontogenetic shifts in habitat use by coral reef fishes (Moorea, French Polynesia). *Marine Biology* **147**: 47-58.

**Lecchini D, Shima J, Banaigs B, Galzin R.** 2005. Larval sensory abilities and mechanisms of habitat selection of a coral reef fish during settlement. *Oecologia* **143**: 326-334.

**Lecchini D, Planes S, Galzin R.** 2007. The influence of habitat characteristics and conspecifics on attraction and survival of coral reef fish juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **341**: 85-90.

**Leis JM.** 1991. The pelagic stage of reef fishes. In: Sale PF, ed. *The ecology of fishes on coral reefs*. San Diego: Academic Press. 183-230.

**Leis JM.** 2006. Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Advances in Marine Biology* **51:** 57-141.

**Leis JM, Carson-Ewart BM.** 2000. *The larvae of Indo-Pacific coastal fishes. An identification guide to marine fish larvae.* Brill: Leiden.

**Leis JM, McCormick MI.** 2002. The biology, behaviour and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. In: Sale PF, ed. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem.* San Diego, CA: Academic Press, 171-199.

**Leis JM, Carson-Ewart BM.** 2002. In situ settlement behaviour of damselfish (Pomacentridae) larvae. *Journal of Fish Biology* **61:** 325-346.

**Leis JM, Carson-Ewart BM.** 2003. Orientation of pelagic larvae of coral-reef fishes in the ocean. *Marine Ecology-Progress Series* **252:** 239-253.

**Leis JM, Lockett MM.** 2005. Localization of reef sounds by settlement-stage larvae of coral-reef fishes (Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **76:** 715-724.

**Leis JM, Carson-Ewart BM, Hay AC, Cato DH.** 2003. Coral-reef sounds enable nocturnal navigation by some reef-fish larvae in some places and at some times. *Journal of Fish Biology* **63:** 724-737.

**Leis JM, Sweatman HPA, Reader SE.** 1996. What the pelagic stages of coral reef fishes are doing out in blue water: Daytime field observations of larval behavioural capabilities. *Marine and Freshwater Research* **47:** 401-411.

**Levin PS.** 1993. Habitat structure, conspecific presence and spatial variation in the recruitment of a temperate reef fish. *Oecologia* **94:** 176-185.

**Liem KF.** 1979. Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of lake Tanganyika. *Journal of Zoology, London* **189:** 93-125.

**Liem KF.** 1980. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist* **20:** 295-314.

**Liem KF.** 1990. Aquatic versus terrestrial feeding modes - Possible impacts on the trophic ecology of vertebrates. *American Zoologist* **30:** 209-221.

**Liem KF.** 1991. Toward a new morphology - Pluralism in research and education. *American Zoologist* **31:** 759-767.

**Liem KF.** 1993. Ecomorphology of the teleostean skull. In: Hanken J and Hall BK, eds. *The skull: functional and evolutionary mechanisms.* Chicago: The University of Chicago Press. 422-452.

**Liem KF, Osse JWM.** 1975. Biological versatility, evolution, and food resource exploitation in African cichlid fishes. *American Zoologist* **15:** 427-454.

**Linde M, Palmer M, Gomez-Zurita J.** 2004. Differential correlates of diet and phylogeny on the shape of the premaxilla and anterior tooth in sparid fishes (Perciformes : Sparidae). *Journal of Evolutionary Biology* **17:** 941-952.

**Lister BC.** 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards. I. Ecological consequences of reduced competition. *Evolution* **30**: 659-676.

**Losey GS, Nelson PA, Zamzow JP.** 2000. Ontogeny of spectral transmission in the eye of the tropical damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae), and possible effects on UV vision. *Environmental Biology of Fishes* **59**: 21-28.

**Loy A, Mariani L, Bertelletti M, Tunesi L.** 1998. Visualizing allometry: Geometric morphometrics in the study of shape changes in the early stages of the two-banded sea bream, *Diplodus vulgaris* (Perciformes, Sparidae). *Journal of Morphology* **237**: 137-146.

**Loy A, Bertelletti M, Costa C, Ferlin L, Cataudella S.** 2001. Shape changes and growth trajectories in the early stages of three species of the genus *Diplodus* (Perciformes, Sparidae). *Journal of Morphology* **250**: 24-33.

**Lo-Yat A.** 2002. Variabilité temporelle de la colonisation par les larves de poissons de l'atoll de Rangiroa (Tuamotu, Polynésie française) et utilisation de l'outil « otolith » de ces larves. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie Française et Ecole Pratique des Hautes Etudes (Perpignan).

**Luczkovich JJ, Norton SF, Gilmore RG.** 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes* **44**: 79-95.

**Lukoschek V, McCormick MI.** 2001. Ontogeny of diet changes in a tropical benthic carnivorous fish, *Parupeneus barberinus* (Mullidae): relationship between foraging behaviour, habitat use, jaw size, and prey selection. *Marine Biology* **138**: 1099-1113.

**Maamaatuaiahutapu M, Remoissenet G, Galzin R.** 2006. *Guide d'identification des larves de poissons récifaux de Polynésie française*. Edition Téthys.

**Mabuchi K, Miya M, Azuma Y, Nishida M.** 2007. Independent evolution of the specialized pharyngeal jaw apparatus in cichlid and labrid fishes. *BMC Evolutionary Biology* **7**.

**Magwene PM.** 2006. Integration and modularity in biological systems: a review. *Acta Zoologica Sinica* **52 (Supplement)**: 490-493.

**Mann DA, Lobel PS.** 1997. Propagation of damselfish (Pomacentridae) courtship sounds. *Journal of the Acoustical Society of America* **101**: 3783-3791.

**Mann DA, Lobel PS.** 1998. Acoustic behavior of the damselfish *Dascyllus albisella*: behavioral and geographic variation. *Environmental Biology of Fishes* **51**: 421-428.

**Mann DA, Sancho G.** 2007. Feeding ecology of the Domino Damselfish, *Dascyllus albisella*. *Copeia*: 566-576.

**Mann DA, Casper BM, Boyle KS, Tricas TC.** 2007. On the attraction of larval fishes to reef sounds. *Marine Ecology-Progress Series* **338**: 307-310.

**Marcus LF.** 1990. Traditional morphometrics. In Rohlf FJ and Bookstein F, eds. *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. Ann Arbor: University of Michigan Museum of Zoology, 77-122.

- Mariscal RN.** 1970. The nature of the symbiosis between Indo-Pacific anemone fishes and sea anemones. *Marine Biology* **6**: 58-65.
- Marroig G.** 2007. When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrhini). *BMC Evolutionary Biology* **7**.
- Marugán-Lobón J, Buscalioni AD.** 2006. Avian skull morphological evolution: exploring exo- and endocranial covariation with two-block partial least squares. *Zoology* **109**: 217-230.
- Maruska KP, Boyle KS, Dewan LR, Tricas TC.** 2007. Sound production and spectral hearing sensitivity in the Hawaiian sergeant damselfish, *Abudefduf abdominalis*. *Journal of Experimental Biology* **210**: 3990-4004.
- Matthews B, Mazumder A.** 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of delta C-13 and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* **140**: 361-371.
- Matthews B, Mazumder A.** 2005. Consequences of large temporal variability of zooplankton delta N-15 for modeling fish trophic position and variation. *Limnology and Oceanography* **50**: 1404-1414.
- McCafferty S, Bermingham E, Quenouille B, Planes S, Hoelzer G, Asoh K.** 2002. Historical biogeography and molecular systematics of the Indo-Pacific genus *Dascyllus* (Teleostei : Pomacentridae). *Molecular Ecology* **11**: 1377-1392.
- McCormick MI.** 1998. Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology* **132**: 9-20.
- McCormick MI.** 1999. Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. *Marine Ecology-Progress Series* **176**: 25-38.
- McCormick MI, Makey LJ.** 1997. Post-settlement transition in coral reef fishes: overlooked complexity in niche shifts. *Marine Ecology-Progress Series* **153**: 247-257.
- McCormick MI, Makey L, Dufour V.** 2002. Comparative study of metamorphosis in tropical reef fishes. *Marine Biology* **141**: 841-853.
- McKinney ML, McNamara KJ eds.** 1991. *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. New York: Plenum Press.
- McNamara KJ, McKinney ML.** 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution. *Paleobiology* **31**: 17-26.
- Meekan MG, Steven ADL, Fortin MJ.** 1995. Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a F fringing coral reef. *Coral Reefs* **14**: 151-161.
- Mezey JG, Houle D.** 2003. Comparing G matrices: Are common principal components informative? *Genetics* **165**: 411-425.

- Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, Bookstein FL.** 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* **46**: 679-697.
- Mitteroecker P, Gunz P, Bookstein FL.** 2005. Heterochrony and geometric morphometrics: a comparison of cranial growth in *Pan paniscus* versus *Pan troglodytes*. *Evolution & Development* **7**: 244-258.
- Molina WF, Shibatta OA, Galetti-Jr PM.** 2006. Multivariate morphological analysis in continental and island populations of *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus) (Pomacentridae, Perciformes) of Western Atlantic. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **1**: 49-56.
- Monteiro LR.** 1999. Multivariate regression models and geometric morphometrics: The search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology* **48**: 192-199.
- Monteiro LR, Cavalcanti MJ, Sommer HJS.** 1997. Comparative ontogenetic shape changes in the skull of Caiman species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology* **231**: 53-62.
- Montgomery JC, Tolimieri N, Haine OS.** 2001. Active habitat selection by pre-settlement reef fishes. *Fish and Fisheries* **2**: 261-277.
- Motta PJ.** 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes* **22**: 39-67.
- Motta PJ.** 1989. Dentition patterns among Pacific and Western Atlantic butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): relationship to feeding ecology and evolutionary history. *Environmental Biology of Fishes* **25**: 159-170.
- Motta PJ, Kotrschal KM.** 1992. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology* **42**: 400-415.
- Munday PL, Wilson SK.** 1997. Comparative efficacy of clove oil and other chemicals in anaesthetization of *Pomacentrus amboinensis*, a coral reef fish. *Journal of Fish Biology* **51**: 931-938.
- Murphy BF, Leis JM, Kavanagh KD.** 2007. Larval development of the Ambon damselfish *Pomacentrus amboinensis*, with a summary of pomacentrid development. *Journal of Fish Biology* **71**: 569-584.
- Nagelkerken I, Kleijnen S, Klop T, van den Brand R, de la Moriniere EC, van der Velde G.** 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology-Progress Series* **214**: 225-235.
- Nakamura Y, Horinouchi M, Nakai T, Sano M.** 2003. Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing coral reef at Iriomote Island, southern Japan. *Ichthyological Research* **50**: 15-22.
- Nanami A, Nishihira M.** 2004. Microhabitat association and temporal stability in reef fish assemblages on massive *Porites* microatolls. *Ichthyological Research* **51**: 165-171.
- Neige P.** 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *Journal of Biogeography* **30**: 1125-1137.

**Nelson JS.** 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc.: Hoboken.

**Noda M, Kawabata K, Gushima K, Kakuda S.** 1992. Importance of zooplankton patches in foraging ecology of the planktivorous reef fish *Chromis chrysurus* (Pomacentridae) at Kuchinoerabu Island, Japan. *Marine Ecology-Progress Series* **87**: 251-263.

**Norton SF, Luczkovich JJ, Motta PJ.** 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **44**: 287-304.

**Olivotto I, Cardinali M, Barbaresi L, Maradonna F, Carnevali O.** 2003. Coral reef fish breeding: the secrets of each species. *Aquaculture* **224**: 69-78.

**Olivotto I, Holt SA, Carnevali O, Holt GJ.** 2006. Spawning, early development, and first feeding in the lemonpeel angelfish *Centropyge flavissimus*. *Aquaculture* **253**: 270-278.

**Öhman MC, Munday PL, Jones GP, Caley MJ.** 1998. Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **225**: 219-238.

**Ormond RFG, Roberts JM, Jan RQ.** 1996. Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): Implications for reef fish biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**: 85-95.

**Osse JWM.** 1990. Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Netherlands Journal of Zoology* **40**: 362-385.

**Østergaard P, Munk P, Janeckarn V.** 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Marine Biology* **146**: 595-606.

**Otten E.** 1983. The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* **33**: 55-98.

**Parmentier E, Das K.** 2004. Commensal vs. parasitic relationship between Carapini fish and their hosts: some further insight through delta C-13 and delta N-15 measurements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **310**: 47-58.

**Parmentier E, Chardon M, Poulichek M, Bussers JC, Vandewalle P.** 1998. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of Carapidae. *Australian Journal of Zoology* **46**: 391-404.

**Parmentier E, Castro-Aguirre JL, Vandewalle P.** 2000. Morphological comparison of the buccal apparatus in two bivalve commensal Teleostei, *Encheliophis dubius* and *Onuxodon fowleri* (Ophidiiformes, Carapidae). *Zoomorphology* **120**: 29-37.

**Parmentier E, Vandewalle P, Frederich B, Fine ML.** 2006. Sound production in two species of damselfishes (Pomacentridae): *Plectroglyphidodon lacrymatus* and *Dascyllus aruanus*. *Journal of Fish Biology* **69**: 491-503.

**Parmentier E, Colleye O, Fine ML, Frederich B, Vandewalle P, Herrel A.** 2007. Sound production in the clownfish *Amphiprion clarkii*. *Science* **316**: 1006-1006.

**Parmentier E, Lecchini D, Frederich B, Brie C, Mann D. 2009.** Sound production in four *Dascyllus* species: phyletic relationships? *Biological Journal of The Linnean Society*. In Press.

**Patterson C. 1977.** Cartilage bones, dermal bones and membranes bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: Mahala AD, Miles RS and Walker AD, eds. *Problems in vertebrates evolution*. 77-121.

**Peterson BJ, Fry B. 1987.** Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 293-320.

**Pinnegar JK, Polunin NVC. 1999.** Differential fractionation of delta C-13 and delta N-15 among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**: 225-231.

**Poe S. 2006.** Test of Von Baer's law of the conservation of early development. *Evolution* **60**: 2239-2245.

**Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montana CG. 2007.** Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* **152**: 179-189.

**Potthoff T, Kelley S, Saksena V, Moe M, Young F. 1987.** Description of larval and juvenile yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*, Pomacentridae, and their osteological development. *Bulletin of Marine Science* **40**: 330-375.

**Pratchett MS. 2005.** Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology* **148**: 373-382.

**Pratchett MS. 2007.** Dietary selection by coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Raffles Bulletin of Zoology*: 171-176.

**Pratchett MS, Berumen ML, Marnane MJ, Eagle JV, Pratchett DJ. 2008.** Habitat associations of juvenile versus adult butterflyfishes. *Coral Reefs* **27**: 541-551.

**Purcell SW, Bellwood DR. 1993.** A functional-analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofasciatus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae). *Environmental Biology of Fishes* **37**: 139-159.

**Pyle RL, Earle JL, Greene BD. 2008.** Five new species of the damselfish genus *Chromis* (Perciformes : Labroidei : Pomacentridae) from deep coral reefs in the tropical western Pacific. *Zootaxa*: 3-31.

**Quenouille B, Bermingham E, Planes S. 2004.** Molecular systematics of the damselfishes (Teleostei : Pomacentridae): Bayesian phylogenetic analyses of mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**: 66-88.

**Raff R. 1996.** The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. University of Chicago Press, Chicago.

**Randall HA, Allen GR. 1977.** A revision of the damselfish genus *Dascyllus* (Pomacentridae) with the description of a new species. *Records of the Australian Museum* **31**: 1-11.

- Randall JE, Randall HA. 2001.** *Dascyllus auripinnis*, a new pomacentrid fish from atolls of the central Pacific Ocean. *Zoological Studies* **40**: 61-67.
- Renones O, Polunin NVC, 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.
- Rincon PA, Bastir M, Grossman GD. 2007.** Form and performance: body shape and prey-capture success in four drift-feeding minnows. *Oecologia* **152**: 345-355.
- Robertson DR. 1996.** Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology* **77**: 885-899.
- Robertson DR, Lassig B. 1980.** Spatial distribution patterns and coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef *Bulletin of Marine Science* **30**: 187-203.
- Robertson DR, Green DG, Victor BC. 1988.** Temporal coupling of production and recruitment of larvae of a carribean reef fish. *Ecology* **69**: 370-381.
- Rohlf FJ. 1993.** Relative warps analysis and an example of its application to mosquito wings. In: Marcus LF, Bello E, Garcia-Valdecasas A, eds. *Contributions to morphometrics*. Madrid: Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, 131-159.
- Rohlf FJ. 1999.** On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix* **11**: 1-17.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990.** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* **39**: 40-59.
- Rohlf FJ, Bookstein F. 1990.** *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. University of Michigan Museum of Zoology: Ann Arbor.
- Rohlf FJ, Marcus LF. 1993.** A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution* **8**: 129-132.
- Rohlf FJ, Corti M. 2000.** Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology* **49**: 740-753.
- Roughgarden J. 1974.** Niche width, biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *The American Naturalist* **108**: 683-718.
- Roy K, Foote M. 1997.** Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 277-281.
- Rüber L, Adams DC. 2001.** Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika. *Journal of Evolutionary Biology* **14**: 325-332.
- Russo T, Pulcini D, Bruner E, Cataudella S. 2009.** Shape and size variation: growth and development of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus* Lowe, 1834). *Journal of Morphology* **270**: 83-96.

- Saeki T, Sakai Y, Hashimoto H, Gushima K. 2005.** Foraging behavior and diet composition of *Trimma caudomaculata* and *Trimma caesiura* (Gobiidae) on coral reefs in Okinawa, Japan. *Ichthyological Research* **52**: 302-305.
- Sale P. 1971.** Extremely limited home range in a coral reef fish *Dascyllus aruanus*. *Copeia* **2**: 324-327.
- Sale PF. 1980.** The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology* **18**: 367-421.
- Sampey A, McKinnon AD, Meekan MG, McCormick MI. 2007.** Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology-Progress Series* **339**: 243-257.
- Sanderson SL. 1990.** Versatility and specialization in labrid fishes - ecomorphological implications. *Oecologia* **84**: 272-279.
- Santini S, Polacco G. 2006.** Finding Nemo: Molecular phylogeny and evolution of the unusual life style of anemonefish. *Gene* **385**: 19-27.
- Sargeant BL. 2007.** Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos* **116**: 1431-1437.
- Sargent JR, Falk-Petersen S. 1988.** The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiologia* **167**: 101-114.
- Saucede T, Alibert P, Laurin B, David B. 2006.** Environmental and ontogenetic constraints on developmental stability in the spatangoid sea urchin *Echinocardium* (Echinoidea). *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 165-177.
- Schmidtt RJ, Holbrook SJ. 1984.** Ontogeny of prey selection by black surfperch *Embiotoca jacksoni* (Pisces: Embiotocidae): the roles of fish morphology, foraging behavior, and patch selection. *Marine Ecology-Progress Series* **18**: 225-239.
- Schoener TW. 1968.** The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**: 704-726.
- Shea BT. 1983.** Paedomorphosis and neoteny in the pygmy Chimpanzee. *Science* **222**: 521-522.
- Shea BT. 1992.** Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evolutionary Anthropology* **1**: 125-134.
- Shea BT, Hammer RE, Brinster RL, Ravosa MR. 1990.** Relative growth of the skull and postcranium in giant transgenic mice. *Genetical Research* **56**: 21-34.
- Silvertown J. 2004.** Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19**: 605-611.
- Smith KK. 2001.** Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* **73**: 169-186.
- Smith TM, Smith RL eds. 2009.** *Elements of ecology*. San Francisco: Pearson Education.

- Sponaugle S, Grorud-Covert K. 2006.** Environmental variability, early life-history traits, and survival of new coral reef fish recruits. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 623-633.
- Srinivasan M, Jones GP, Caley MJ. 1999.** Experimental evaluation of the roles of habitat selection and interspecific competition in determining patterns of host use by two anemonefishes. *Marine Ecology-Progress Series* **186**: 283-292.
- Stiassny MLJ. 1981.** The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformes): a comparative anatomical investigation. *Netherlands Journal of Zoology* **31**: 275-314.
- Stiassny MLJ, Jensen JS. 1987.** Labroid interrelationships revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **151**: 269-319.
- Stige LC, David B, Alibert P. 2006.** On hidden heterogeneity in directional asymmetry - can systematic bias be avoided? *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 492-499.
- Streelman JT, Danley PD. 2003.** The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 126-131.
- Svanbäck R, Bolnick DI. 2005.** Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research* **7**: 993-1012.
- Svanbäck R, Bolnick DI. 2007.** Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**: 839-844.
- Sweatman HPA. 1983.** Influence of conspecifics on choice of settlement sites by larvae of two pomacentrid fishes (*Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*) on coral reefs. *Marine Biology* **75**: 225-229.
- Tang KL. 2001.** Phylogenetic relationships among damselfishes (Teleostei : Pomacentridae) as determined by mitochondrial DNA data. *Copeia*: 591-601.
- Tang KL, McNyset KM, Holcroft NI. 2004.** The phylogenetic position of five genera (*Acanthochromis*, *Azurina*, *Chrysiptera*, *Dischistodus*, and *Neopomacentrus*) of damselfishes (Perciformes : Pomacentridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**: 823-828.
- Taylor WR, Van Dyke GC. 1985.** Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* **9**: 107-121.
- Thompson D'AW. 1917.** *On growth and form*. University Press: Cambridge.
- Thresher RE. 1984.** Reproduction in reef fishes. TFH Publications: Neptune City, NJ.
- Turingan RG. 1994.** Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes. *Journal of Zoology* **233**: 493-521.
- Tolimieri N. 1998.** Contrasting effects of microhabitat use on large-scale adult abundance in two families of Caribbean reef fishes. *Marine Ecology-Progress Series* **167**: 227-239.

- Vandewalle P. 1978.** Analyse des mouvements potentiels de la région céphalique du goujoun, *Gobio gobio* (L.) (Poisson, Cyprinidae). *Cybium* **3**: 15-33.
- Vandewalle P, Chardon M. 1981.** Réflexions sur les rapports entre forme, structure et fonction chez des poissons de la famille des Cyprinidae. *Cybium* **5**: 67-70.
- Van Wassenbergh S, Herrel A, Adriaens D, Aerts P. 2005.** A test of mouth-opening and hyoid-depression mechanisms during prey capture in a catfish using high-speed cineradiography. *Journal of Experimental Biology* **208**: 4627-4639.
- Victor BC. 1982.** Daily otolith increments and recruitment in two coral reef wrasses, *Thalassoma bifasciatum* and *Halichoeres bivittatus*. *Marine Biology* **71**: 203-208.
- Victor BC. 1986.** Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**: 1208-1213.
- Videler JJ. 1993.** *Fish swimming*. Chapman & Hall: London.
- Vincent SE, Herrel A, Irschick DJ. 2004.** Ontogeny of intersexual head shape and prey selection in the pitviper *Agkistrodon piscivorus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**: 151-159.
- Wagemans F, Vandewalle P. 2001.** Development of the bony skull in common sole: brief survey of morpho-functional aspects of ossification sequence. *Journal of Fish Biology* **59**: 1350-1369.
- Wagner PJ. 1995.** Diversity patterns among early gastropods: Contrasting taxonomic and phylogenetic descriptions. *Paleobiology* **21**: 410-439.
- Wainwright PC. 1988.** Morphology and ecology – Functional basis of feeding constraints in Caribbean Labrid fishes. *Ecology* **69**: 635-645.
- Wainwright PC. 1991.** Ecomorphology – Experimental functional-anatomy for ecological problems. *American Zoologist* **31**: 680-693.
- Wainwright PC. 1996.** Ecological explanation through functional morphology: The feeding biology of sunfishes. *Ecology* **77**: 1336-1343.
- Wainwright PC, Richard BA. 1995.** Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **44**: 97-113.
- Wainwright PC, Bellwood DR. 2002.** Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. In: Sale PF, ed. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. San Diego: Academic Press. 33-56.
- Wainwright PC, Bellwood DR, Westneat MW, Grubich JR, Hoey AS. 2004.** A functional morphospace for the skull of labrid fishes: patterns of diversity in a complex biomechanical system. *Biological Journal of the Linnean Society* **82**: 1-25.
- Waldner RE, Robertson DR. 1980.** Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **30**: 171-186.

- Webb PW.** 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**: 107-120.
- Webster M, Zelditch ML.** 2005. Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond. *Paleobiology* **31**: 354-372.
- Webster M, Sheets HD, Hughes NC.** 2001. Allometric patterning in trilobite ontogeny: Testing for heterochrony in *Nephrolenellus*. *Beyond Heterochrony*: 105-144.
- Webster MS, Hixon MA.** 2000. Mechanisms and individual consequences of intraspecific competition in a coral-reef fish. *Marine Ecology-Progress Series* **196**: 187-194.
- Wellington GM, Victor BC.** 1989. Planktonic Larval duration of 100 species of Pacific and Atlantic Damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology* **101**: 557-567.
- Werner EE.** 1988. Size, scaling, and the evolution of complex life-cycle. In: Ebenman B and Persson L, eds. *Size-structured populations*. New York: Springer Berlin Heidelberg. 61-81.
- Westneat MW.** 1995. Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology. *Environmental Biology of Fishes* **44**: 263-283.
- Westneat MW, Wainwright PC.** 1989. Feeding Mechanism of *Epibulus insidiator* (Labridae, Teleostei) - Evolution of a Novel Functional System. *Journal of Morphology* **202**: 129-150.
- Weston EM.** 2003. Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 625-638.
- White JW, Warner RR.** 2007. Behavioral and energetic costs of group membership in a coral reef fish. *Oecologia* **154**: 423-433.
- Wilson DS.** 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *The American Naturalist* **109**: 769-784.
- Wills MA, Briggs DEG, Fortey RA.** 1994. Disparity as an evolutionary index – A comparison of cambrian and recent arthropods. *Paleobiology* **20**: 93-130.
- Winemiller KO.** 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Environmental Biology of Fishes* **26**: 177-199.
- Winterbottom R, McLennan DA.** 1993. Cladogram versatility - Evolution and biogeography of Acanthuroid fishes. *Evolution* **47**: 1557-1571.
- Wyckmans M, Van Wassenbergh S, Adriaens D, Van Damme R, Herrel A.** 2007. Size-related changes in cranial morphology affect diet in the catfish *Clariallabes longicauda*. *Biological Journal of the Linnean Society* **92**: 323-334.
- Zelditch ML, Sheets HD, Fink WL.** 2000. Spatiotemporal reorganization of growth rates in the evolution of ontogeny. *Evolution* **54**: 1363-1371.

**Zelditch ML, Sheets HD, Fink WL.** 2003a. The ontogenetic dynamics of shape disparity. *Paleobiology* **29:** 139-156.

**Zelditch ML, Lundrigan BL, David Sheets H, Garland T.** 2003b. Do precocial mammals develop at a faster rate? A comparison of rates of skull development in *Sigmodon fulviventer* and *Mus musculus domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* **16:** 708-720.

**Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL.** 2004a. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Academic Press: San Diego.

**Zelditch ML, Lundrigan BL, Garland T.** 2004b. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & Development* **6:** 194-206.

---

## **LISTE DES PUBLICATIONS**

---

## LISTE DES PUBLICATIONS – BRUNO FRÉDÉRICH

Premier auteur :

**Frédéric B, Parmentier E, Vandewalle P.** 2006. A preliminary study of development of the buccal apparatus in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes). *Animal Biology* **56**: 351–372.

**Frédéric B, Pilet A, Parmentier E, Vandewalle P.** 2008. Comparative Trophic Morphology in Eight Species of Damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology* **269**: 175-188.

**Frédéric B, Adriaens D, Vandewalle P.** 2008. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biological Journal of The Linnean Society* **95**: 92-105.

**Frédéric B, Fabri G, Lepoint G, Vandewalle P, Parmentier E.** 2009. Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the *Grand Récif* of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research*. **56**: 10-17

**Frédéric B, Lehane O, Vandewalle P, Lepoint G.** Trophic niche width, shift and specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*, submitted.

**Frédéric B, Sheets HD.** Evolution of ontogenetic allometry shaping giant species: a study case from the genus *Dascyllus* in damselfishes (Pomacentridae). *Biological Journal of The Linnean Society*, submitted.

Co-auteur :

**Parmentier E, Vandewalle P, Frédéric B, Fine ML.** 2006. Sound production in two species of damselfishes (Pomacentridae): *Plectroglyphidodon lacrymatus* and *Dascyllus aruanus*. *Journal of Fish Biology* **68**: 1-13.

**Parmentier E, Colleye O, Fine ML, Frédéric B, Vandewalle P, Herrel A.** 2007. Sound production in the clownfish *Amphiprion clarkii*. *Science* **316**: 1006.

**Lepoint G, Frédéric B, Gobert S, Parmentier E.** 2008. Isotopic ratios and elemental contents as indicators of seagrass C processing and sewage influence in a tropical macrotidal ecosystem (Madagascar, Mozambique Channel). *Scientia Marina* **72**: 109-117.

**Parmentier E, Lecchini D, Frédéric B, Brié C, Mann D.** 2009. Sound production in four *Dascyllus* species: phyletic relationships? *Biological Journal of The Linnean Society*. In Press.

**Colleye O, Frederich B, Vandewalle P, Casadevall M, Parmentier E.** Agonistic sounds in the skunk clownfish (*Amphiprion akallopis*): spectral and temporal basis for fish size assessment? *Journal of Fish Biology*. In Press.

---

## **GLOSSAIRE DE MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE ET DES STATISTIQUES**

---

## GLOSSAIRE DE MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE ET DES STATISTIQUES

La plupart des définitions reprises ci-dessous proviennent de l'ouvrage de Zelditch *et al.* (2004a).

**Ajustement de Bonferroni** : une des méthodes les plus couramment utilisées pour contrôler l'erreur de type I. Cet ajustement consiste à identifier le nombre de tests  $n$ , puis à effectuer chacun des  $n$  tests non pas au niveau de signification  $\alpha$  (seuil généralement admis à 5%), mais au niveau  $\alpha/n$ .

**Analyse en composantes principales (ACP) (en anglais : Principal components analysis, PCA)** : une méthode pour réduire la dimensionnalité de données multivariées, effectuée en extrayant les vecteurs propres de la matrice variance-covariance. Ces vecteurs propres sont appelés composantes principales.

**ANCOVA** : analyse de la covariance. Une méthode pour tester l'hypothèse que des échantillons ne diffèrent pas au niveau de leur moyenne lorsque les effets d'une variable continue indépendante est prise en compte.

**Bending energy** : une mesure de la quantité de différence de forme non-uniforme basé sur la métaphore thin-plate spline. Dans cette métaphore, la « bending energy » est la quantité d'énergie requise pour déformer/plier une plaque métallique idéale, infinie et infiniment fine par une amplitude donnée entre deux points choisis. Appliquer ce concept à la déformation d'une configuration de points repère à deux dimensions implique une modélisation des déplacements des points repères dans le plan x, y.

**Bootstrap (test)** : un test statistique basé sur un ré-échantillonnage (avec remplacement) des données. Habituellement, la méthode est utilisée pour simuler le modèle nul que l'on veut tester. Par exemple, si vous utilisez un test de bootstrap de la différence entre deux moyennes, l'hypothèse nulle d'aucune différence est simulée. De tels tests sont utilisés lorsqu'on suppose que les données violent les hypothèses de distribution des tests statistiques analytiques conventionnels. Le bootstrapping produit une distribution empirique qui peut être utilisée soit pour des tests d'hypothèses soit pour générer des intervalles de confiance.

**Analyse canonique (en anglais : Canonical Variates Analysis, CVA)**: une méthode pour trouver les axes le long desquels des groupes sont le mieux discriminés. Ces axes (variables canoniques, CV) maximalisent la variance inter-groupe par rapport à la variance intra-groupe. Les scores des individus le long de ces axes peuvent être utilisés pour assigner des spécimens à des groupes, et peuvent être représentés graphiquement pour illustrer la distribution des spécimens le long des axes. CVA est une méthode pour ordonner/regrouper plutôt qu'une méthode statistique testant une hypothèse.

**Centroïde** : la position des coordonnées moyennes d'une configuration de points repères. La position centroïde possède le même nombre de coordonnées que les landmarks (= points repères). Le « x » de la position centroïde est la moyenne des coordonnées x de tous les points repères d'une configuration. De manière similaire, Le « y » de la position centroïde est la moyenne des coordonnées y de tous les points repères d'une configuration.

**Composante uniforme (en anglais : uniform component)** : une composante uniforme décrit des déformations uniformes (affine deformations, en anglais). Certaines n'altèrent pas la forme (c-à-d rotation, translation et mise à l'échelle), d'autres bien (c-à-d dilatation, contraction, cisaillement). Par conséquent, nous divisons les déformations uniformes en deux groupes : (1) des termes uniformes

implicites qui n'altèrent pas la forme et qui sont utilisés lors des méthodes de superpositions et (2) les termes uniformes explicites qui altèrent la forme et sont typiquement reporté comme composants de la déformation. Tous les termes uniformes doivent être connus pour modéliser correctement une déformation.

Pour des configurations de points repères en deux dimensions, la déformation uniforme est décrite par deux composantes : la dilatation et le cisaillement.

**Configuration consensus** : la configuration moyenne de points repères d'un échantillon de configurations. Généralement, celle-ci est calculée après superposition des coordonnées.

**Distance de Mahalanobis** : la distance au carré entre deux moyennes divisé par les matrices variance-covariance de l'ensemble total des échantillons. C'est une distance statistique généralisée, rectifiant des corrélations entre variables.

**Erreur de type I** (ou risque de première espèce, ou risque  $\alpha$ ) : c'est la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) alors qu'elle est vraie.

**Erreur de type II** (ou risque de deuxième espèce, ou risque  $\beta$ ) : c'est la probabilité de maintien de l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) alors qu'elle est fausse.

**Espace de forme de Kendall** : c'est l'espace dans lequel la distance entre des configurations de points repères est la distance Procrustes. Cet espace est construit en utilisant des opérations qui n'altère pas la forme pour minimiser les différences entre toutes les configurations de points repères qui ont les mêmes valeurs de K (nombre de points repères) et M (nombre de coordonnées d'un point repère). L'espace de forme de Kendall est la surface courbe d'une hyper-sphère.

**Fonction discriminante** : la combinaison linéaire de variables discriminant deux groupes de manière optimale. Elle est produite lors d'une analyse de fonction discriminante.

**Generalized least squares superimposition** : une méthode de superposition généralisée qui utilise un critère d'ajustement des moindres carrés, c'est-à-dire que les paramètres sont estimés pour minimiser la somme des carrés des distances entre tous les points repères de tous les spécimens.

**Hyper-sphère** : la généralisation d'une sphère tridimensionnelle à plus de trois dimensions.

**MANCOVA** : analyse multivariée de la covariance. Une méthode pour tester l'hypothèse que des échantillons ne diffèrent pas au niveau de leur moyenne lorsque les effets d'une variable continue indépendante est prise en compte. La MANCOVA diffère de l'ANCOVA dans le fait que les moyennes sont des vecteurs multidimensionnels.

**Partial least squares analysis** : une méthode d'exploration des patrons de covariance ou de corrélation entre deux blocs de variables mesurées sur le même ensemble de spécimens.

**Partial warps (PWs)** : le terme partial warps réfère parfois uniquement aux composantes de la déformation non-uniforme, qui sont calculées comme des vecteurs propres de la matrice de bending-energy sur le plan x-y des données. Ces vecteurs propres procurent une base orthonormale pour la partie non-uniforme d'une déformation. Parfois, les partial warps incluent aussi les composantes de la déformation uniforme.

**Scores de Partial warps :** coefficients indiquant la position d'un individu le long des partial warps par rapport à la référence. Cet ensemble de scores peuvent être utilisés comme variables de forme dans n'importe quelle analyse statistique conventionnelle.

**Relative warps (RWs) :** Composantes principales des scores de partial warps. Le terme « relative warps analysis » réfère habituellement à une analyse en composantes principales conventionnelle des scores de partial warps.

**MANOVA :** analyse multivariée de la variance. Une méthode pour tester l'hypothèse que des échantillons ne diffèrent pas au niveau de leur moyenne. La MANOVA diffère de l'ANOVA dans le fait que les moyennes sont des vecteurs multidimensionnels.

**Régressions multivariées :** régression de plusieurs variables dépendantes sur une variable indépendante. En morphométrie, cette méthode est couramment utilisée pour régresser la forme sur une variable indépendante simple, telle que la taille. Les coefficients obtenus par regression multivariée sont les mêmes que ceux estimés par de simples régressions bivariées de chaque variable dépendante sur la variable indépendante. Cependant, le test statistique de l'hypothèse nulle diffère.

**Résidu :** déviation d'une observation par rapport à la valeur attendue d'un modèle. Par exemple, un résidu d'une régression est la déviation entre les valeurs observées et attendues de la variable dépendante à une valeur donnée de la variable indépendante.

**Taille centroïde (centroid size, CS) :** une mesure de taille géométrique, calculée comme la racine carrée de la somme des distances au carré de chaque point repère par rapport au centroïde de la configuration de points repères.

**Thin-plate spline (TPS) :** une fonction d'interpolation utilisée pour prédire la différence de forme entre une référence et une autre configuration. Cette fonction minimise « l'énergie de déformation » (= bending energy). Autrement dit, elle illustre la déformation la plus « douce » possible entre deux configurations de points repères.

---

**PROGRAMMES DE  
MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE**

---

## **LISTE DES PROGRAMMES UTILISÉS LORS DES ANALYSES DE MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE**

L'ensemble des programmes de morphométrie géométrique utilisé au cours de cette thèse font partie de deux séries différentes :

- La série TPS a été écrite et créée par F. J. Rohlf et toutes ses composantes sont disponibles gratuitement sur <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- La série IMP a été créé par H. D. Sheets et est également disponible gratuitement sur internet : <http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.

Les fonctions principales des programmes utilisés sont décrites brièvement ci-dessous.

### **Série TPS**

TpsDig (Version 1.40) : Enregistrement des coordonnées des points repères.

TpsRelw (Version 1.45) : Analyse des Relative Warps = Analyse en composantes principales des variables de formes (PWs)

TpsRegr (Version 1.35) : Régressions multivariées. Régression des variables de formes (PWs) le long d'une variable explicative quelconque. Dans le cas des études allométriques, cette variable explicative est la taille.

TpsPLS (Version 1.18) : Analyse des Partial Least Squares (PLS). Covariation entre deux blocs de variables. Dans le cas des études d'intégration morphologique, chaque bloc représente un ensemble de variables de forme (PWs) définissant chacune une structure squelettique.

TpsSplin (Version 1.20) : Représentation graphique de la fonction Thin-Plate Spline (TPS). Réalisation des grilles de déformation illustrant la variation de forme entre une configuration de points repères de référence et une configuration cible.

### **Série IMP**

CVAGen : (1) Analyse canonique des variables de forme (PWs). (2) Test de classification.

PCAGen : Analyse des Relative Warps = Analyse en composantes principales des variables de formes (PWs) (idem que TpsRelw).

Regress6k : (1) Régressions multivariées. Régression des variables de formes (PWs) le long d'une variable explicative quelconque (idem que TpsRegr). (2) Calcule de la dynamique des changements de forme.

Standard6 : Standardisation des données grâce à un modèle de régression linéaire. Dans le cas des analyses de forme, il permet de générer les formes attendues à un âge ou une taille déterminée grâce aux équations du modèle de régression.

VecCompare : Comparaison des trajectoires ontogénétiques. Calcul des angles entre deux trajectoires ontogénétiques.

VecLand : Superposition sur un même graphique des transformations allométriques subies par deux espèces. Les transformations allométriques sont représentés par un déplacement vectoriel des points repères.

DisparityBox6 : (1) Calcul de la disparité de forme d'un taxon. (2) Calcul de la longueur des trajectoires ontogénétiques.

SpaceAngle : Comparaison de hyperplans définis par les premières composantes principales.

TwoGroup6 : (1) Tester la différence de formes entre deux groupes. (2) calcul de la distance Procrustes entre les formes moyennes de deux groupes.

## ABRÉVIATIONS

**ACP** : Analyse en composantes principales

**ANCOVA** : Analyse de la covariance

**CS** : centroid size = taille centroïde

**CVA** : Analyse canonique

**GLS** : general least squares Procrustes superimposition

**LM** : landmark = point repère défini par des coordonnées x et y

**MANCOVA** : Analyse multivariée de la covariance

**PJA** : pharyngeal jaw apparatus = Mâchoires pharyngiennes

**PLD** : pelagic larval duration

**PLS** : Partial Least Squares

**PWs** : partial warps

**RWs** : relative warps

**SL** : standard length = longueur standard = distance horizontale entre l'extrémité antérieure de la tête et la base du pédoncule caudale

**TPS** : fonction Thin-Plate Spline

## RÉSUMÉ

Les poissons demoiselles (Pomacentridae) représentent l'une des familles les plus importantes des récifs coralliens ; du point de vue du nombre d'espèces ( $> 350$ ) et de leur abondance. Malgré cette importance, très peu d'études ont abordé leur diversité trophique et morphologique. Comme la majorité des poissons coralliens, les demoiselles possèdent un cycle de vie complexe divisé en deux phases : (1) une phase larvaire pélagique et océanique potentiellement dispersive et (2) une phase juvénile et adulte sédentaire associée à l'habitat corallien. La fin du stade larvaire coïncide avec la colonisation du récif. Le milieu océanique offre un habitat relativement homogène pour toutes les larves de Pomacentridae et celles-ci se nourrissent exclusivement de copépodes planctoniques. Au contraire, le récif propose une grande variété d'habitats et de ressources alimentaires. Au cours de leur ontogénie, les demoiselles subissent donc un changement de mode de vie qui doit s'accompagner de modifications morphologiques, physiologiques et comportementales pour optimiser leur survie dans chaque environnement. La présente thèse a pour premier objectif de tester l'hypothèse selon laquelle la plus grande diversité trophique attendue au stade adulte s'accompagne d'une plus grande disparité (mesure de la diversité morphologique au sein d'un taxon) que chez les larves. Répondre à cet objectif a nécessité d'organiser la recherche selon trois axes.

Premièrement, L'analyse des contenus stomacaux et des isotopes stables du carbone et de l'azote chez treize espèces a permis de mettre en évidence trois comportements alimentaires : (1) les « pelagic feeders » qui se nourrissent presqu'exclusivement de copépodes planctoniques, (2) les « benthic feeders » qui sont des espèces principalement herbivores broutant des algues filamenteuses et (3) un groupe intermédiaire incluant des espèces qui se nourrissent en proportions variables dans le compartiment pélagique et benthique (ex : copépodes planctoniques et benthiques, petits invertébrés vagiles et sessiles, algues filamenteuses). La littérature signale en plus deux demoiselles spécialisées dans la consommation exclusive de polypes de coraux.

Deuxièmement, une étude écomorphologique a caractérisé la diversité du squelette céphalique chez les adultes. Les variations de forme de quatre unités du squelette céphalique (le neurocrâne, l'unité « suspensorium et opercule », la mandibule et le prémaxillaire) ont été explorées au moyen de la morphométrie géométrique chez quatorze espèces adultes montrant des régimes alimentaires différents. Les résultats révèlent un parallélisme entre la diversité du squelette céphalique et la diversité des régimes alimentaires présent au stade adulte. D'une manière générale, les demoiselles planctonophages possèdent des caractères squelettiques optimisant la prise de nourriture par aspiration (ex : hauts suspensoria et opercules, une large crête supraoccipitale, des mandibules courtes formant une petite bouche). Les espèces brouteuses montrent des pièces squelettiques plus robustes (ex : mandibules hautes et massives, hyomandibulaires larges). Parmi les espèces zooplanctonophages, *Chromis viridis* et *C. acares* montrent une morphologie céphalique assez divergente de celle des autres. Leurs caractéristiques squelettiques laissent supposer un mode de prise de nourriture où le poisson capture sa proie en nageant vers elle bouche ouverte (type « ram-suction feeder »). La dentition buccale n'est pas toujours corrélée au régime alimentaire.

Troisièmement, l'ontogénie post-colonisation et la variation du niveau de disparité squelettique ont été étudiées et comparées chez huit espèces représentant un échantillon complet de la diversité trophique de la famille. Après la colonisation, les demoiselles subissent des allométries de croissance importantes (40 à 87% des variations de forme). La disparité morphologique est plus grande au stade adulte qu'au stade de la colonisation pour chaque structure squelettique céphalique. L'ensemble des paramètres développementaux étudiés ont subi des changements évolutifs. À la colonisation, les formes larvaires sont déjà spécifiques, probablement à cause de différences dans la durée de vie larvaire pélagique des espèces. L'augmentation de la disparité au cours du développement post-colonisation est essentiellement due à la divergence des patrons allométriques. La longueur des trajectoires ontogénétiques et les vitesses de développement apparaissent comme deux facteurs moins variables. D'une manière générale, peu de liens existent entre les données phylogénétiques ou écologiques (régime, durée de vie larvaire,...) et les paramètres développementaux.

La diversité du genre *Dascyllus* illustre des cas de gigantisme. Les méthodes de morphométrie géométrique montrent que les petites espèces et les espèces géantes partagent les mêmes trajectoires ontogénétiques pour le neurocrâne et la mandibule. Au sein de ce groupe, l'apparition d'espèces de grande taille au cours de l'évolution résulterait de processus hétérochroniques.

La morphologie céphalique larvaire suggère une prise de nourriture de type « ram/suction feeding ». Chez toutes les espèces étudiées, les patrons allométriques révèlent une optimisation du système de prise de nourriture par aspiration au cours du développement. Les demoiselles acquièrent au cours de leur croissance des joues et de opercules proportionnellement plus hauts, une crête supraoccipitale plus grande, des mandibules plus courtes et un processus ascendant du prémaxillaire plus long. Chez les espèces herbivores, d'autres changements de forme sont liés à l'acquisition de capacités de morsure et de découpe. Par exemple, les mandibules et les suspensoria deviennent plus massifs.

## ABSTRACT

Damselfishes (Pomacentridae) are among the most speciose coral reef fishes (>350 species). They are abundant, constituting a large proportion of the individuals at small spatial scale. Despite this importance, few studies deal with their trophic and morphological diversity. As most coral reef fishes, damselfishes have a complex life-cycle with two distinct phases: (1) a potentially dispersive pelagic larval phase and (2) a sedentary adult phase associated to the coral reef environment. The larval phase ends at reef settlement. The pelagic environment offers a relatively homogeneous habitat for all pomacentrids larvae which exclusively feed on planktonic copepods. On the other hand, the variety of resources is higher in the coral reef. During ontogeny, damselfishes undergo a change in their lifestyle that involves an ontogenetic change in morphology, physiology and behavior in order to maximize survival in each environment. This thesis aims to test the hypothesis that a higher trophic diversity at the adult stage corresponds to a higher disparity level (measure of morphological diversity of a clade) than in larvae. To answer this question, the research has been divided into three main axis.

Firstly, the stable isotope ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) and stomach content analyses in thirteen sympatric species of damselfishes have highlighted three main groups according to their foraging strategies: (1) the pelagic feeders which feed on planktonic copepods, (2) the benthic feeders which are mainly herbivorous grazing filamentous algae and (3) an intermediate group including species which pick up their prey in the pelagic and the benthic compartment in variable proportions (e.g. planktonic and benthic copepods, small vagile invertebrates and filamentous algae). Only two species are known to be exclusively coral polyp feeders.

Secondly, an ecomorphological study has characterized the diversity of the adults head skeleton. Shape variations of four skeletal units (neurocranium, suspensorium and opercle, mandible and premaxilla) were explored in fourteen species using landmark-based geometric morphometrics. The results reveal a parallelism between the morphological diversity and the trophic variety at the adult stage. Generally speaking, the planktivorous damselfishes show skeletal shapes enhancing suction feeding (e.g. high suspensoria and opercles, a large supraoccipital crest, short mandibles forming a small mouth). The herbivorous species (grazers) have shapes improving the robustness of some skeletal parts (e.g. high and robust mandibles, broad hyomandibular). Among the planktivorous species, *Chromis viridis* and *C. acares* show divergent shapes from the species of the same trophic guild. Their skeletal characteristics suggest they could be considered as ram-suction feeders. The buccal dentition is not highly related to the diet.

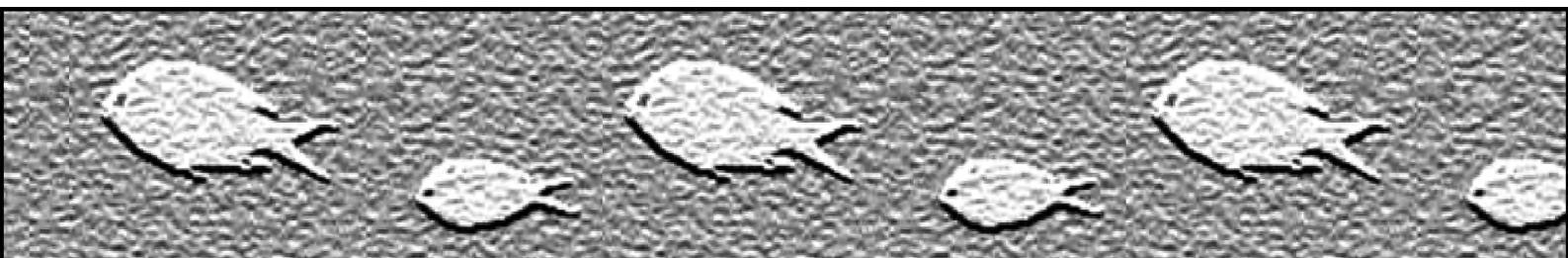
Thirdly, the post-settlement ontogeny and the variation of shape disparity were studied and compared among eight species having varied diets. The post-settlement growth is highly allometric in all species (40 – 87% of shape variations). For each skeletal unit, the morphological disparity is higher at the adult stage compared with the settlement stage. All studied developmental parameters were affected by evolutionary changes. At settlement, the larval shapes are already species-specific, probably due to differences in pelagic larval duration among species. The increasing of shape disparity during ontogeny is mainly related to the divergence of allometric patterns. The length of ontogenetic trajectories and the developmental rates appear as less variable parameters. Generally speaking, no correlation exist between the phylogenetic or ecological (diet, pelagic larval duration,...) data and the developmental parameters.

Species of the genus *Dascyllus* were studied in a particular context: a study case of gigantism. The geometric morphometric methods show that the small species and the giant ones share the same ontogenetic trajectories for the neurocranium and the mandible. A part of their diversification should result from heterochronic processes.

The cephalic larval shapes suggest a mode of prey capture defined as ram-suction feeding. In all studied species, the morphological transformations reveal an optimization of the suction feeding system. During growth, the main shape changes include a heightening of the suspensoria and the opercles, an elevation of the supraoccipital crest, a shortening of the mandibles and a lengthening of the ascending process of the premaxilla. In the benthic feeders, other shape changes are related to an improved biting and grazing abilities (e.g. mandibles and suspensorium appear more robust at the adult stage).

# Etude de la diversité trophique des poissons demoiselles (Perciformes, Pomacentridae) par l'examen des variations du squelette céphalique à partir de leur vie récifale

## II – Tableaux, Figures et Annexes



Bruno Frédéric

Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en  
Sciences  
Année académique 2008-2009

---

# **CHAPITRE 1**

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

---

**Tableau 1.1A.** Les 28 genres de Pomacentridae répartis dans les 4 sous-familles définies par Allen (1991). Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'espèces décrites actuellement.

Amphiprioninae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Amphiprion</i> (28)	<i>Acanthochromis</i> (1) <i>Altrichthys</i> (2) <i>Azurina</i> (2) <i>Chromis</i> (91) <i>Dascyllus</i> (10)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20) <i>Amblyglyphidodon</i> (6) <i>Amblypomacentrus</i> (1) <i>Cheilopriion</i> (1) <i>Chrysiptera</i> (31) <i>Dischistodus</i> (7) <i>Hemiglyphidodon</i> (1) <i>Hypsypops</i> (1) <i>Mecaenichthys</i> (1) <i>Microspathodon</i> (4) <i>Neoglyphidodon</i> (8) <i>Neopomacentrus</i> (14) <i>Nexilosus</i> (1) <i>Parma</i> (10) <i>Plectroglyphidodon</i> (10) <i>Pomacentrus</i> (64) <i>Pomachromis</i> (4) <i>Pristotis</i> (2) <i>Similiparma</i> (1) <i>Stegastes</i> (37) <i>Teixeirichthys</i> (1)

**Tableau 1.1B.** Les 28 genres de Pomacentridae répartis dans les 5 sous-familles proposées par Cooper et al. (2009). Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'espèces décrites actuellement.

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)

Stegastinae	Abudefdufinae	Chrominae	Lepidoziginæ	Pomacentrinae
<i>Mecaenichthys</i> (1)	<i>Abudefduf</i> (20)	<i>Azurina</i> (2)	<i>Lepidozygus</i> (1)	<i>Acanthochromis</i> (1)
<i>Parma</i> (10)		<i>Chromis</i> (91)		<i>Altrichthys</i> (2)
<i>Plectroglyphidodon</i> (10)		<i>Dascyllus</i> (10)		<i>Amblyglyphidodon</i> (6)
<i>Stegastes</i> (37)				<i>Amblypomacentrus</i> (1)
<i>Hypsypops</i> (1)				<i>Amphiprion</i> (28)
<i>Microspathodon</i> (4)				<i>Cheilopriion</i> (1)
<i>Nexilosus</i> (1)				<i>Chrysiptera</i> (31)
<i>Similiparma</i> (1)				<i>Dischistodus</i> (7)



*Plectroglyphidodon*



*Stegastes*



*Abudefduf*



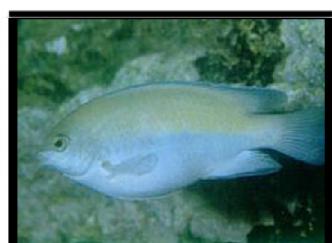
*Chromis*



*Dascyllus*



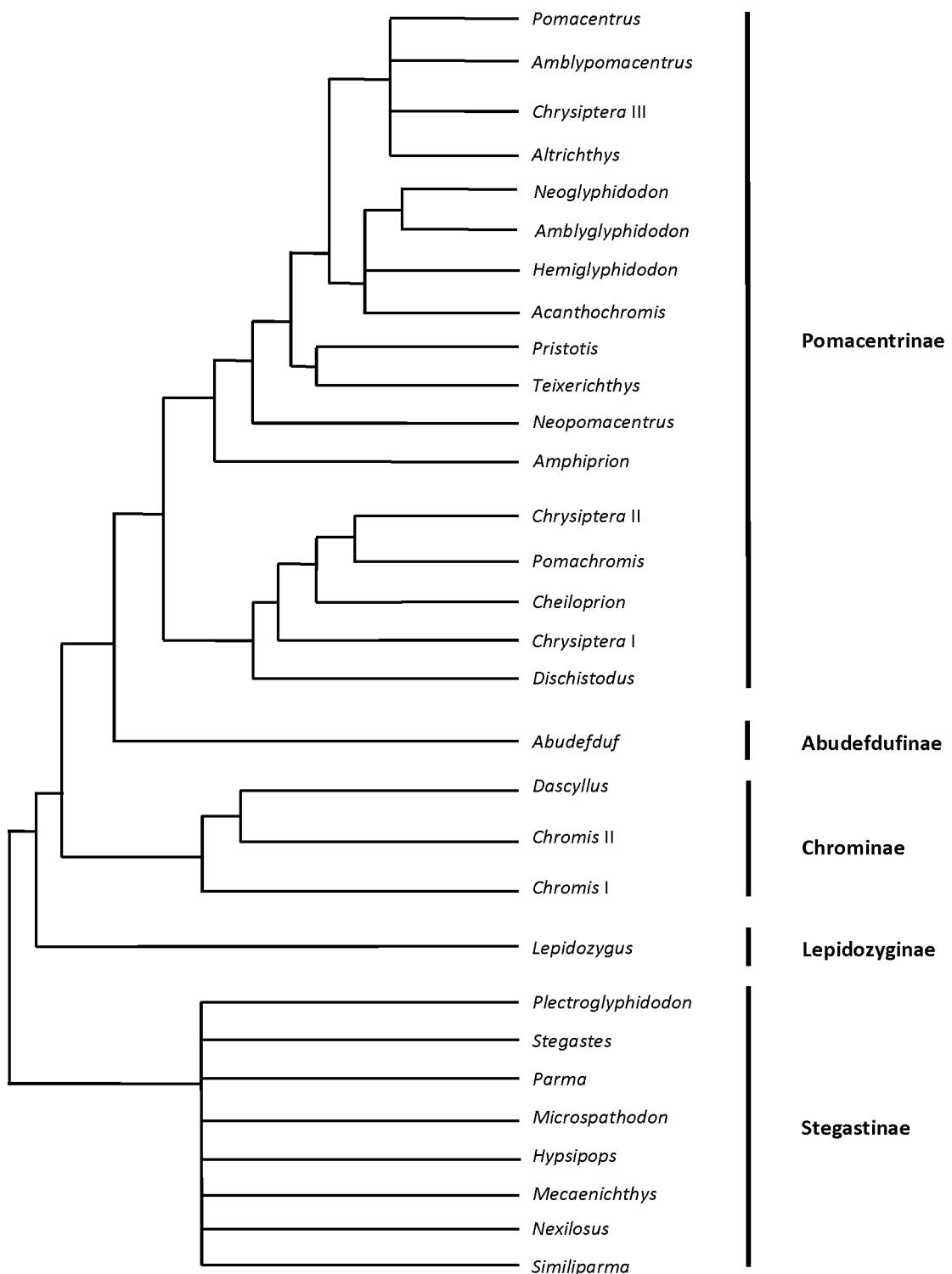
*Chrysiptera*



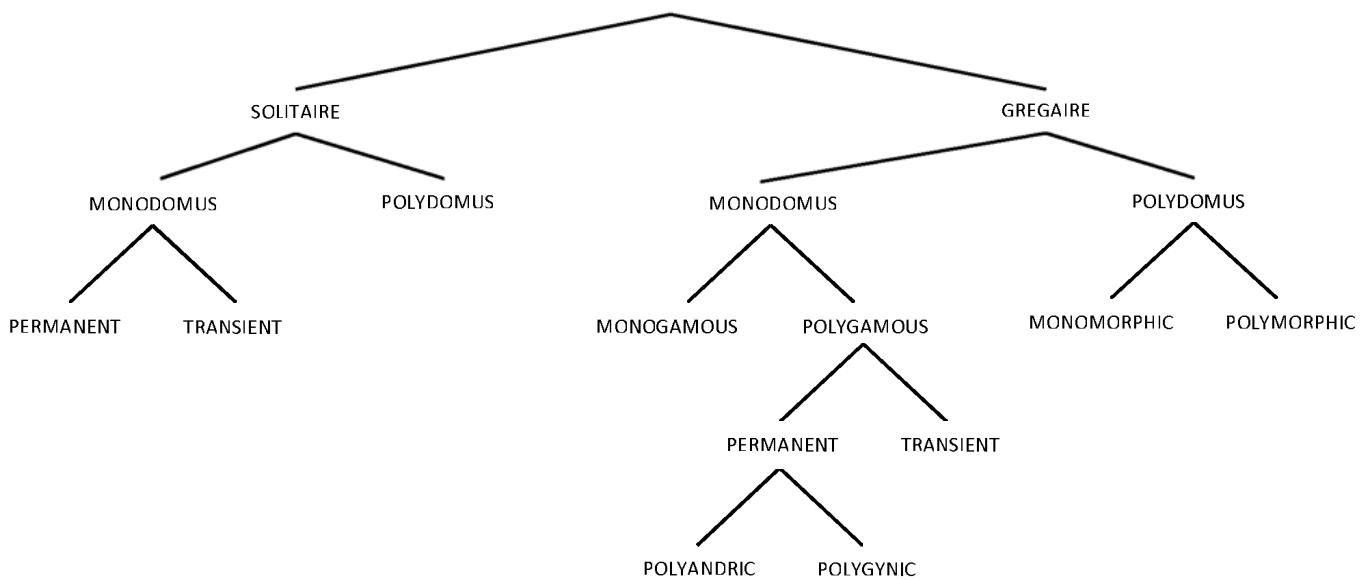
*Pomacentrus*



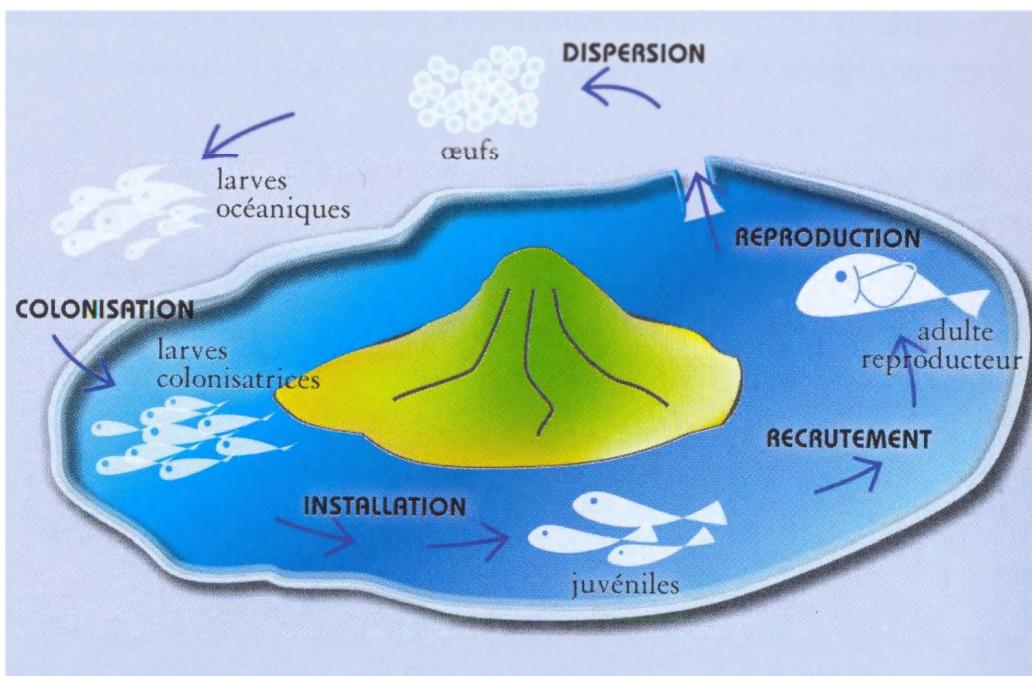
**Fig. 1.1.** Illustration de quelques genres de Pomacentridae



**Fig. 1.2.** Relations phylétiques chez les Pomacentridae (d'après Cooper *et al.* 2009).



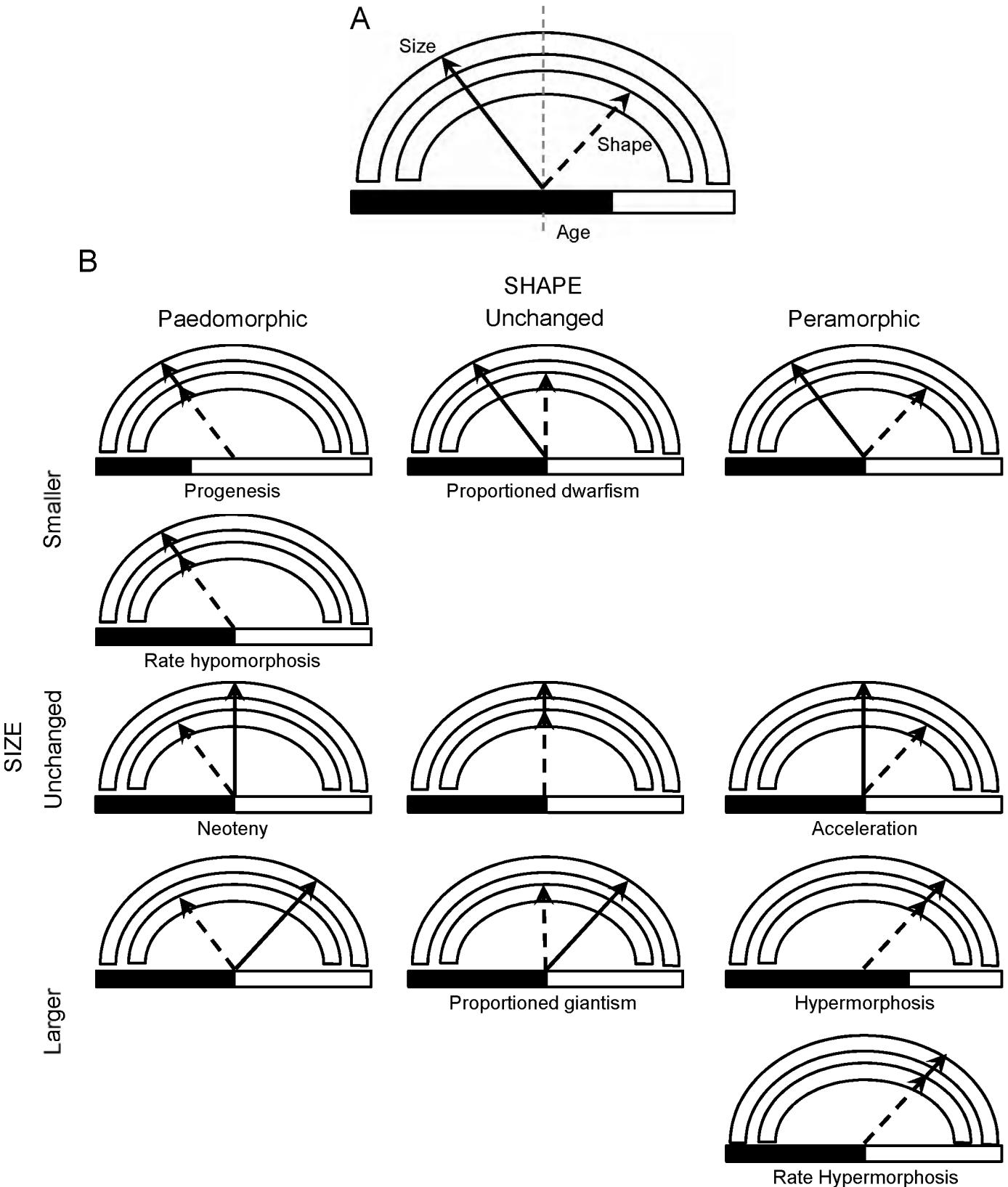
**Fig. 1.3.** Structures sociales chez les Pomacentridae (d'après Fishelson 1998).



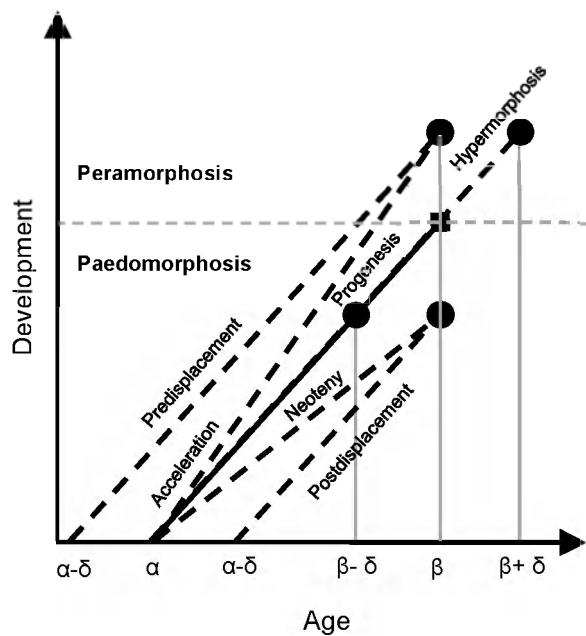
**Fig. 1.4.** Cycle de vie des poissons des récifs de corail (d'après Maamaatuaiahutapu et al. 2006).

**Tableau 1.2.** Durée de vie larvaire (PLD) chez plusieurs familles de poissons récifaux tropicaux. Labridae (Victor 1986), Chaetodontidae, Acanthuridae, Apogonidae (Lo-Yat 2002), Lutjanidae (Zapata & Herrón 2002), Pomacentridae (Kavanagh & Alford 2003).

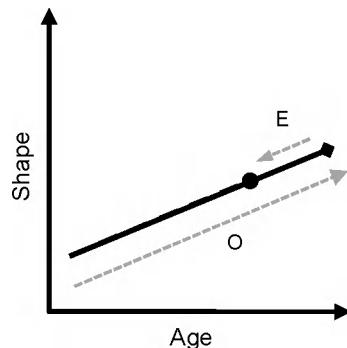
Famille	Genre	PLD (jours)
Labridae		15-121
Chaetodontidae		38-92
Acanthuridae		35-73
Lutjanidae		20-37
Apogonidae		18-34
Pomacentridae		0-52
Pomacentridae	<i>Abudefduf</i>	15-31
	<i>Acanthochromis</i>	0
	<i>Altrichthys</i>	0
	<i>Amblyglyphidodon</i>	12-20
	<i>Amblypomacentrus</i>	14-21
	<i>Amphiprion</i>	7-22
	<i>Cheiloprion</i>	15-19
	<i>Chromis</i>	16-52
	<i>Chrysiptera</i>	12-25
	<i>Dascyllus</i>	16-37
	<i>Dischistodus</i>	12-23
	<i>Hemiglyphidodon</i>	16-20
	<i>Hypsypops</i>	18-22
	<i>Lepidozygus</i>	20-25
	<i>Microspathodon</i>	20-34
	<i>Neopomacentrus</i>	15-25
	<i>Nexilosus</i>	28-33
	<i>Plectroglyphidodon</i>	18-42
	<i>Pomacentrus</i>	12-36
	<i>Pristotis</i>	22-29
	<i>Stegastes</i>	17-47



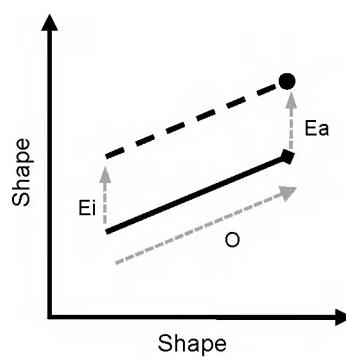
**Fig. 1.5.** Le « clock model » selon Gould (1977). A, Explication du modèle. La flèche continue et l'échelle externe indique la taille, la flèche en hachuré et l'échelle interne se rapporte à la forme. L'aire noire dans la barre horizontale marque l'âge. La ligne verticale grisée calibre la taille, la forme et l'âge de l'espèce ancestrale. B, Classification des changements hétérochroniques selon Gould (1977). Les types - rate hypermorphosis et rate hypomorphosis - proposés par Shea (1983) sont également représentés. Dessins repris de Klingenberg (1998).



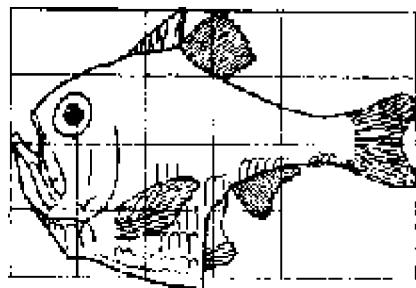
**Fig. 1.6.** Terminologie de l'hétérochronie selon Alberch *et al.* (1979). Une mesure de la forme ou de la taille est placée sur l'axe vertical pour indiquer le degré de développement. La ligne continue représente la trajectoire ontogénétique de l'ancêtre et le carré, sa morphologie à la fin de son développement.  $\alpha$ , pour l'âge du début de la croissance;  $\beta$ , pour l'âge à la cessation de la croissance;  $\delta$ , déplacement du début ou de la fin de la croissance. Les symboles correspondants pour les descendants sont les lignes en hachurées et les cercles. Dessiner selon Klingenberg (1998).



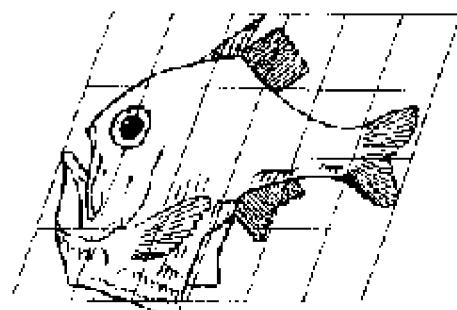
**Fig. 1.7.** Parallélisme. L'ontogénie de l'ancêtre (ligne en trait continu se terminant par un carré) et du descendant (ligne en trait hachuré se terminant par un cercle) suivent la même trajectoire de changement de forme. Ils diffèrent uniquement du fait que l'ontogénie du descendant est une version tronquée de l'ontogénie ancestrale. Par conséquent, la forme adulte du descendant ressemble à la forme juvénile de l'espèce ancestrale. Dans le cas du parallélisme, la direction du changement évolutif (E) coïncide avec la direction de l'ontogénie ancestrale.



**Fig. 1.8.** Changements confinés au début de la morphogenèse. L'ontogénie de l'ancêtre est désignée par la ligne en trait continu se terminant par un carré et celle du descendant par une ligne en trait hachuré se terminant par un cercle. Ils commencent leur développement en ayant deux formes distinctes mais suivent la même trajectoire de changement de forme. Les deux lignes diffèrent par une élévation, une différence qui est constante durant toute l'ontogénie. Par conséquent, la direction du changement évolutif dans la morphologie larvaire est parallèle à la direction du changement évolutif de la morphologie adulte. Ces transformations évolutives ne sont pas parallèles à la direction de l'ontogénie ancestrale.



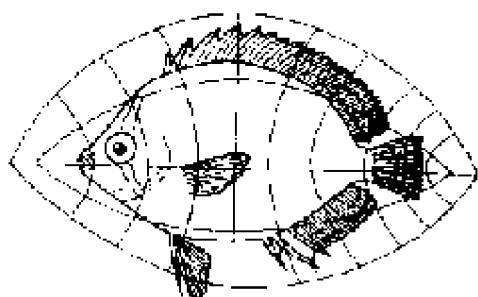
*Argyropelecus olfersi.*



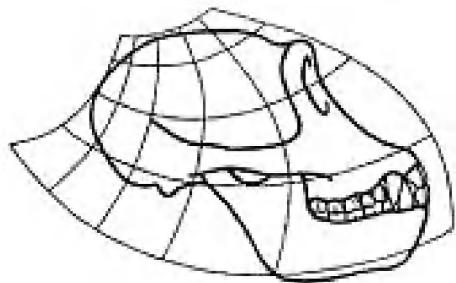
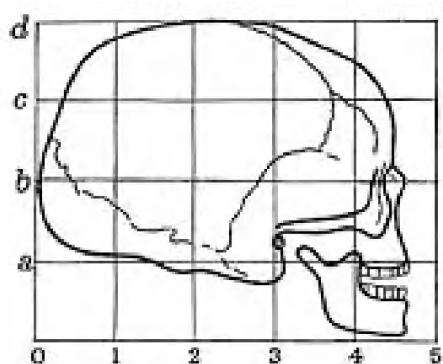
*Sternopyx diaphana.*



*Scarus* sp.



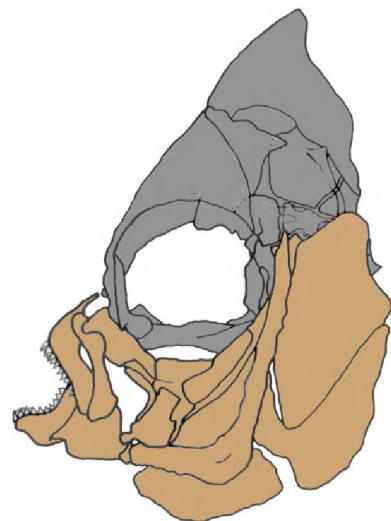
*Pomacanthus.*



**Fig. 1.9.** Exemples de changements de formes biologiques décrites au moyen de grilles de transformations, imaginés par Thompson (1917).

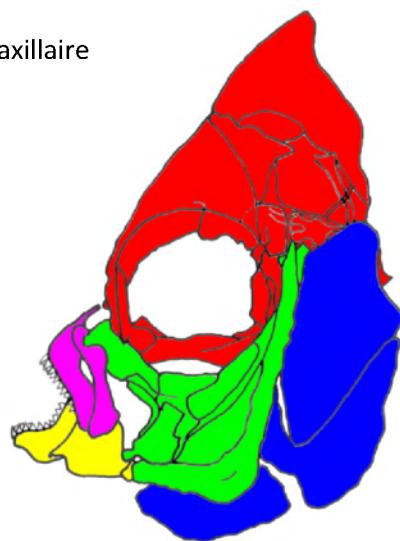
**Fig. 1.10.** Crâne de *Dascyllus flavicaudus*.

Gris = neurocrâne  
Brun = splanchnocrâne



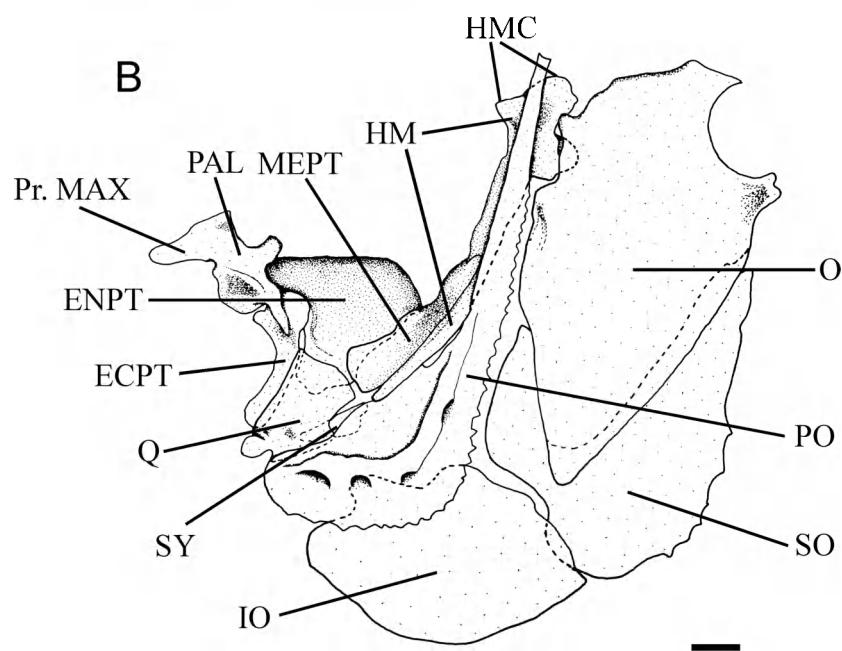
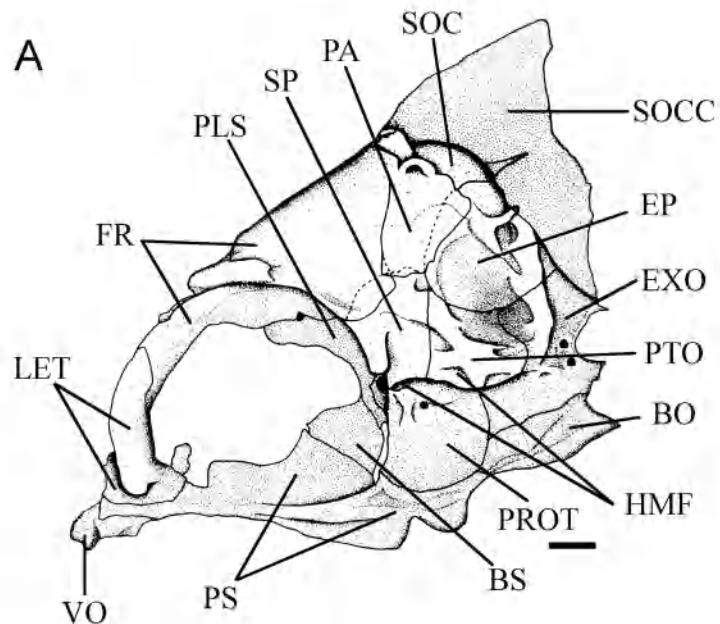
**Fig. 1.11.** Crâne de *Dascyllus flavicaudus*.

Rouge = neurocrâne  
Vert = joue = suspensorium  
Bleu = volet operculaire  
Mauve = mâchoire supérieure: prémaxillaire + maxillaire  
Jaune = mandibule



**Fig. 1.11.** Légende.

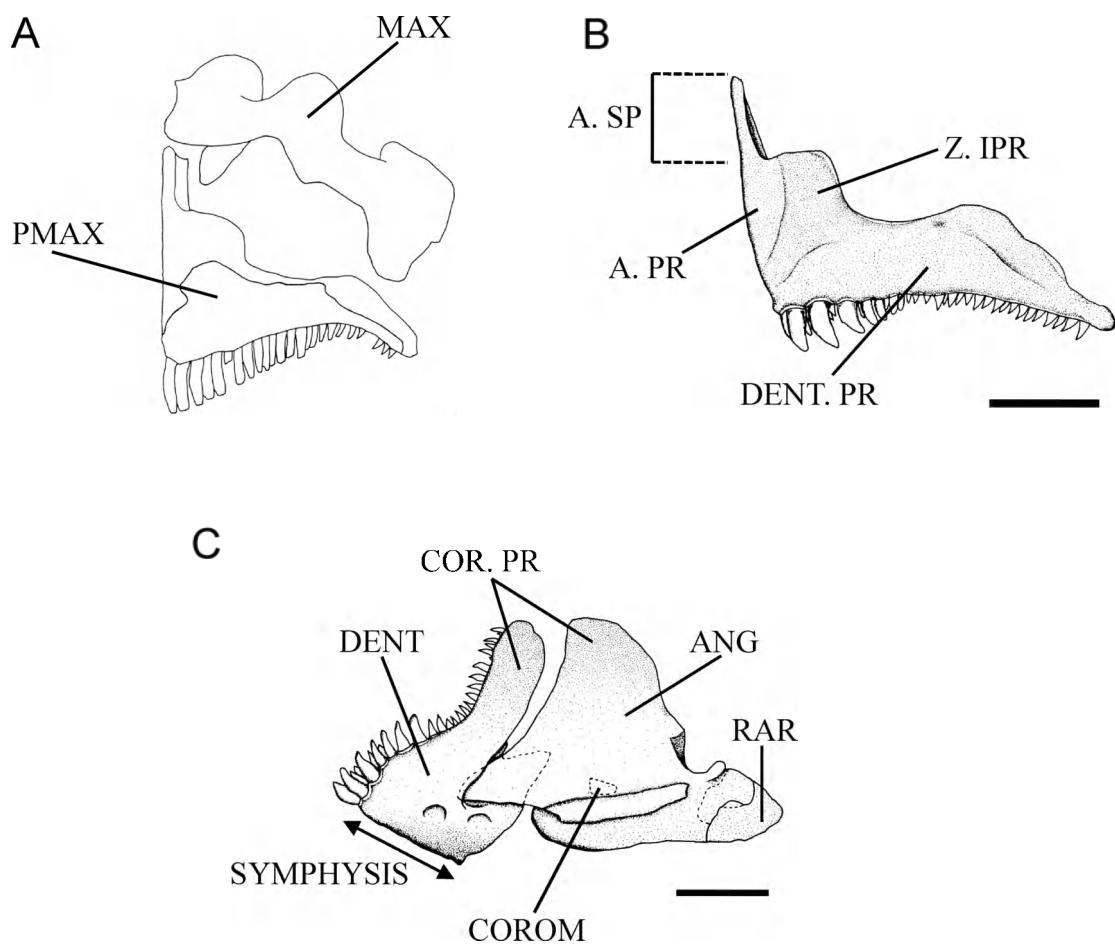
BO : basioccipital  
BS : basisphénoïde  
ECPT : ectoptérygoïde  
ENPT : entoptérygoïde  
EP : épiotique  
EXO : exoccipital  
FR : frontal  
HM : hyomandibulaire  
HMF : fosses d'articulations de l'hyomandibulaire  
HMC : condyles d'articulation de l'hyomandibulaire sur le sphénotique et le ptérotique  
IO : interoperculaire  
LET : ethmoïde latéral  
MEPT : métaptérygoïde  
O : operculaire  
PA : pariétal  
PAL : palatin  
PLS : pleuroosphénoïde  
PO : préoperculaire  
Pr. MAX : processus maxillaire du palatin  
PROT : prootique  
PS : parasphénoïde  
PTO : ptérotique  
Q : carré  
SO : sous operculaire  
SOC : supraoccipital  
SOCC : crête supraoccipitale  
SP : sphénotique  
SY : symplectique  
VO : vomer



**Fig. 1.12.** *Dascyllus aruanus*. Vue latérale gauche (A) du neurocrâne et (B) de l'unité « suspensorium et opercule ». Echelle = 1 mm.

**Fig. 1.12.** Légende.

ANG : articulo-angulaire  
A. PR : processus ascendant du prémaxillaire  
A. SP : épine ascendante du prémaxillaire  
COROM : coronoméckelien  
COR. PR : processus coronoïde  
DENT : dentaire  
DENT. PR : processus dentigère  
MAX : maxillaire  
PMAX : prémaxillaire  
RAR : rétroarticulaire  
SYMPHYSIS : symphyse mandibulaire  
Z. IPR : zone inter-processi



**Fig. 1.13.** Vue latérale gauche (A) du prémaxillaire et du maxillaire chez *Plectroglyphidodon lacrymatus*; (B) du prémaxillaire chez *Dascyllus aruanus*; (C) de la mandibule chez *D. aruanus*. Echelle = 1 mm.

---

## **CHAPITRE 2**

## **MATÉRIELS ET MÉTHODES**

---



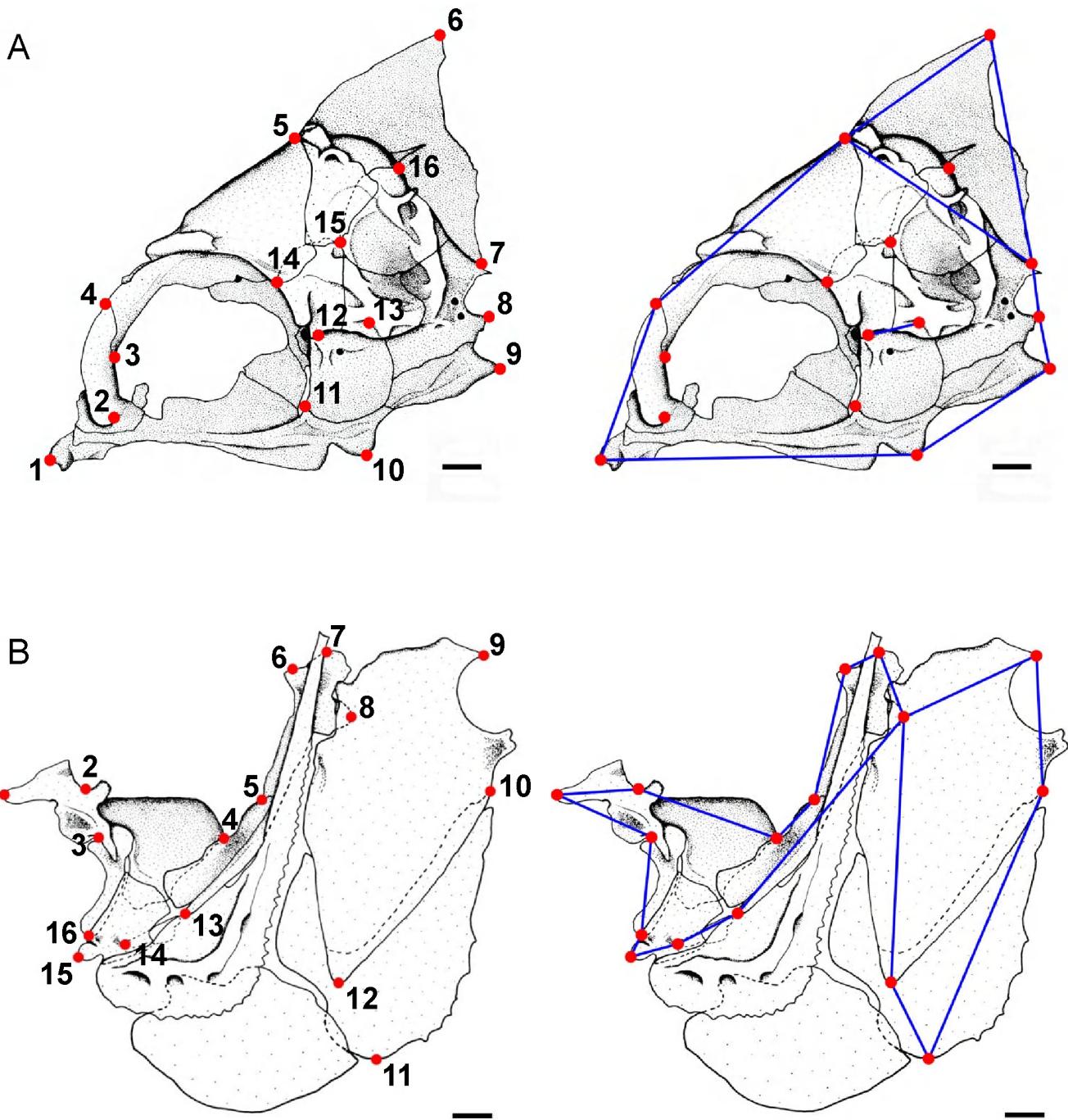
**Fig. 2.1.** Situation du piège de capture dans le hoa d'échantillonnage à Rangiroa (Polynésie française).



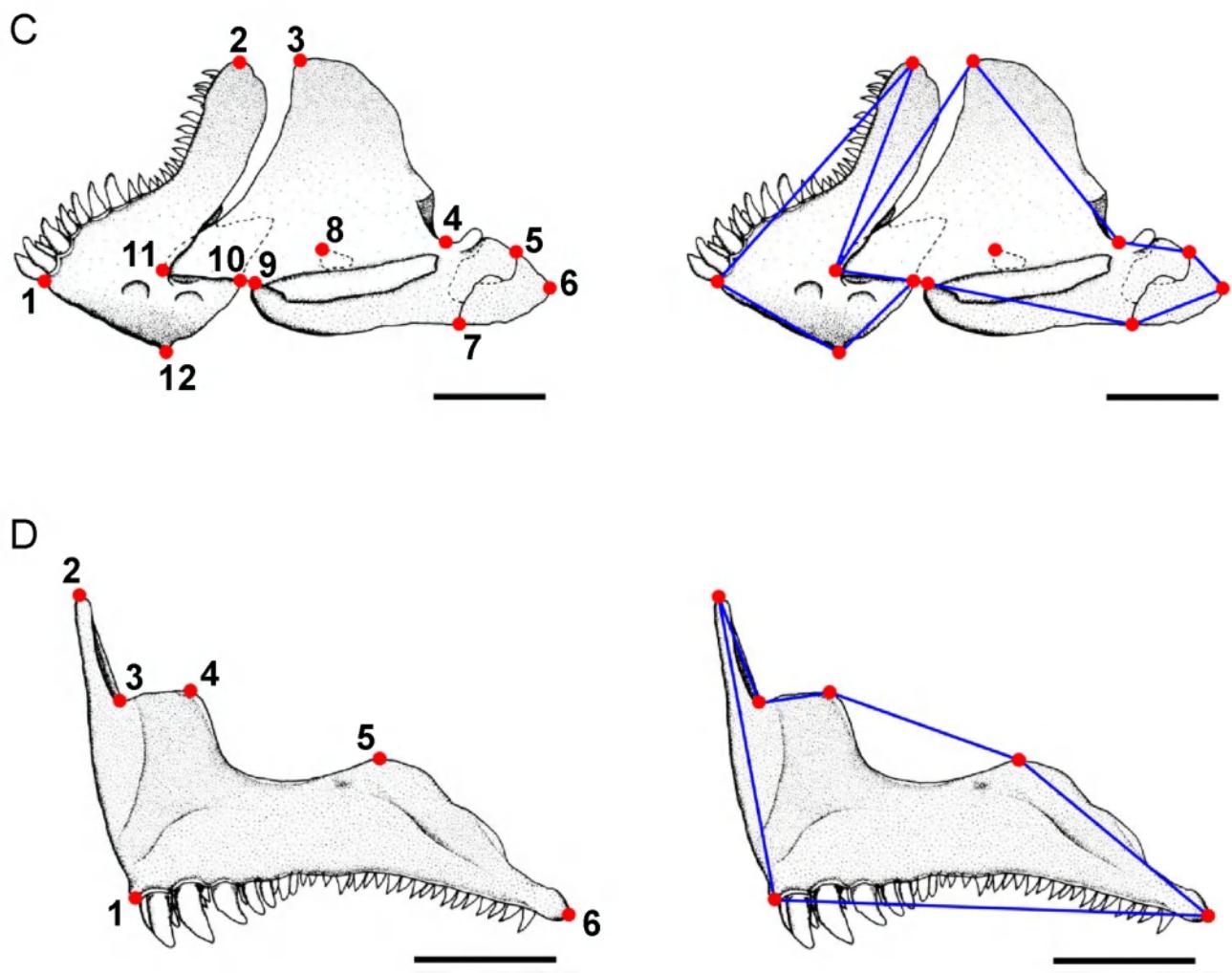
**Fig. 2.2.** Photographies du piège de capture.

**Tableau 2.1.** Descriptions des points repères (landmarks, LMs).

Element	Landmarks	Descriptions
<i>Neurocranium</i>	1	Former end of the vomer
	2	Zone of articulation of the palatine on the lateral ethmoid
	3	Antero-dorsal end of the frontal
	4	Antero-ventral end of the frontal
	5	Anterior-most point of the supraoccipital crest
	6	Top of the supraoccipital crest
	7	Postero-dorsal end of the exoccipital
	8	Postero-ventral end of the exoccipital
	9	Posterior end of the basioccipital
	10	Articulation of the upper pharyngeal jaws
	11	Antero-ventral end of the prootic
	12	Anterior articulation fossa of the hyomandibular on the sphenotic
	13	Posterior articulation fossa of the hyomandibular on the pterotic
	14	Postero-ventral end of the frontal
	15	Junction between sphenotic, pterotic, parietal and epiotic
	16	Dorsal junction between epiotic and supraoccipital crest
<i>Suspensorium and opercle</i>	1	Anterior-most point of the maxillary process of the palatin
	2	Articulation of the palatin on lateral ethmoid
	3	Dorsal contact between ectopterygoid and palatine
	4	Dorsal junction between metapterygoid and entopterygoid
	5	Dorsal limit between the metapterygoid and the hyomandibular
	6	Anterior articulation condyle of the hyomandibular on the sphenotic
	7	Posterior articulation condyle of the hyomandibular on the pterotic
	8	Opercular condyle of the hyomandibular
	9	Postero-dorsal end of the opercle
	10	Posterior intersection between the opercle and the subopercle
	11	Ventral end of the subopercle
	12	Ventral end of the opercle
	13	Antero-ventral end of the hyomandibular
	14	Antero-ventral end of the symplectic
	15	Articulation process of the quadrate
	16	Ventral contact between ectopterygoid and quadrate
<i>Mandible</i>	1	Rostral tip of the dentary
	2	Dorsal tip of the coronoid process of the dentary
	3	Dorsal tip of the articular process
	4	Articulation fossa of articulo-angular with the quadrate
	5	Dorsal tip of the retroarticular
	6	Posterior end of the retroarticular
	7	Anterior-most point of the retroarticular
	8	Dorsal tip of the coronomeckelian
	9	Ventral start of anterior process of the articulo-angular
	10	Posterior end of the dentary
	11	Anterior-most point of the articulo-angular
	12	Ventral-most point of the dentary
<i>Premaxilla</i>	1	Anterior-most point of the dentigerous process
	2	Tip of the ascending process
	3	Ventral-most point of the interprocess edge
	4	Dorsal point of the area which receives the maxillary process
	5	Crest of the dentigerous process
	6	Posterior end of the dentigerous process



**Fig. 2.3. (partim 1)** *Dascyllus aruanus*. Localisation des différents points repères (LMs) sur (A) le neurocrâne et (B) l'unité «suspensorium et opercule». Voir tableau 2.1 pour la description des LMs. Les représentations schématiques des structures utilisées avec les grilles de transformation sont également illustrées à droite. Echelle = 1 mm.



**Fig. 2.3. (partim 2)** *Dascyllus aruanus*. Localisation des différents points repères (LM) sur (C) la mandibule et (D) le prémaxillaire. Voir tableau 2.1 pour la description des LMs. Les représentations schématiques des structures utilisées avec les grilles de transformation sont également illustrées à droite. Echelle = 1 mm.

---

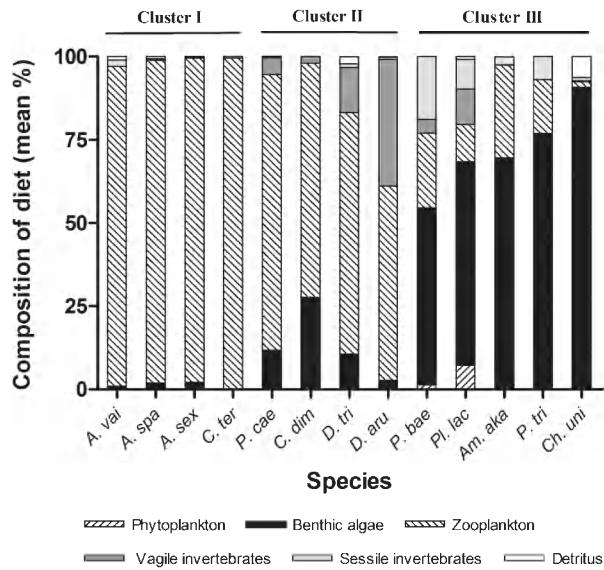
## CHAPITRE 3

# DIVERSITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

---

**Table 3.1.** List of studied species. n number of specimens,  $n_0$  number of specimens in which stomach was empty, SL standard length.

Species	Abbreviations	n	$n_0$	SL (mm)
<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	<i>A. sex</i>	11	2	83–99
<i>Abudefduf sparoides</i>	<i>A. spa</i>	13	1	80–89
<i>Abudefduf vaigiensis</i>	<i>A. vai</i>	9	3	93–127
<i>Amphiprion akallopisos</i>	<i>Am. aka</i>	10	2	34–80
<i>Chromis dimidiata</i>	<i>C. dim</i>	12	1	33–53
<i>Chromis ternatensis</i>	<i>C. ter</i>	5	0	63–82
<i>Chrysiptera unimaculata</i>	<i>Ch.uni</i>	15	0	53–75
<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>D. aru</i>	11	0	28–50
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>D. tri</i>	13	0	37–79
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	<i>Pl. lac</i>	10	0	44–76
<i>Pomacentrus baenschi</i>	<i>P. bae</i>	4	0	53–77
<i>Pomacentrus caeruleus</i>	<i>P. cae</i>	11	0	44–67
<i>Pomacentrus trilineatus</i>	<i>P. tri</i>	10	1	50–66

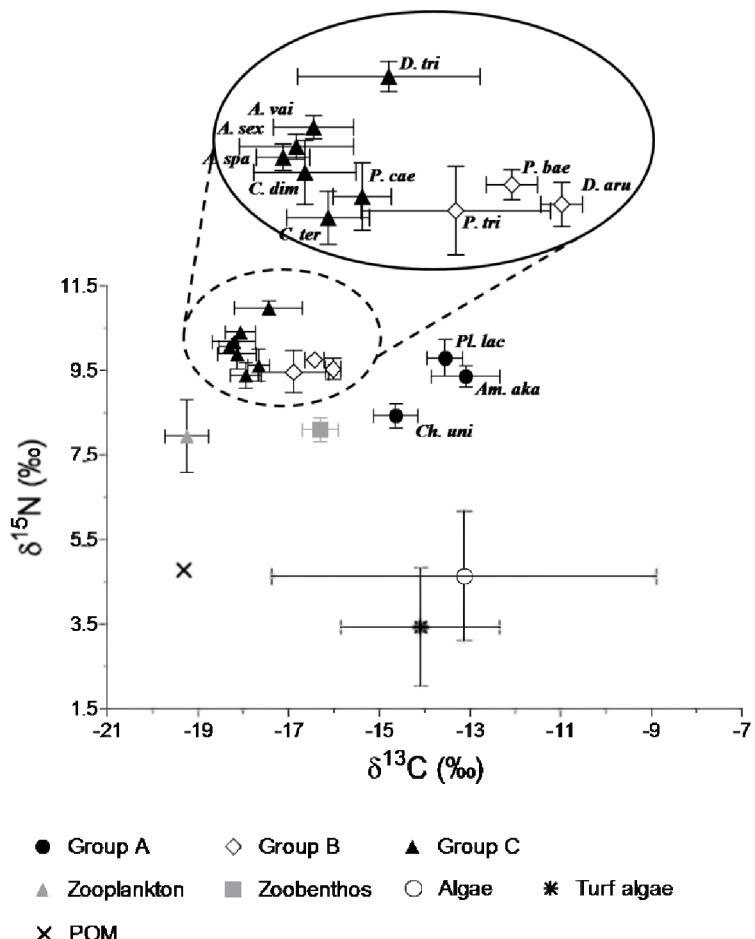


**Fig. 3.1.** Summarized dietary composition of the thirteen pomacentrid species. For abbreviations of the species, see Table 3.1. The six categories of preys (phytoplankton, benthic algae, sessile invertebrates, vagile invertebrates, zooplankton and detritus) are represented by different color patterns.

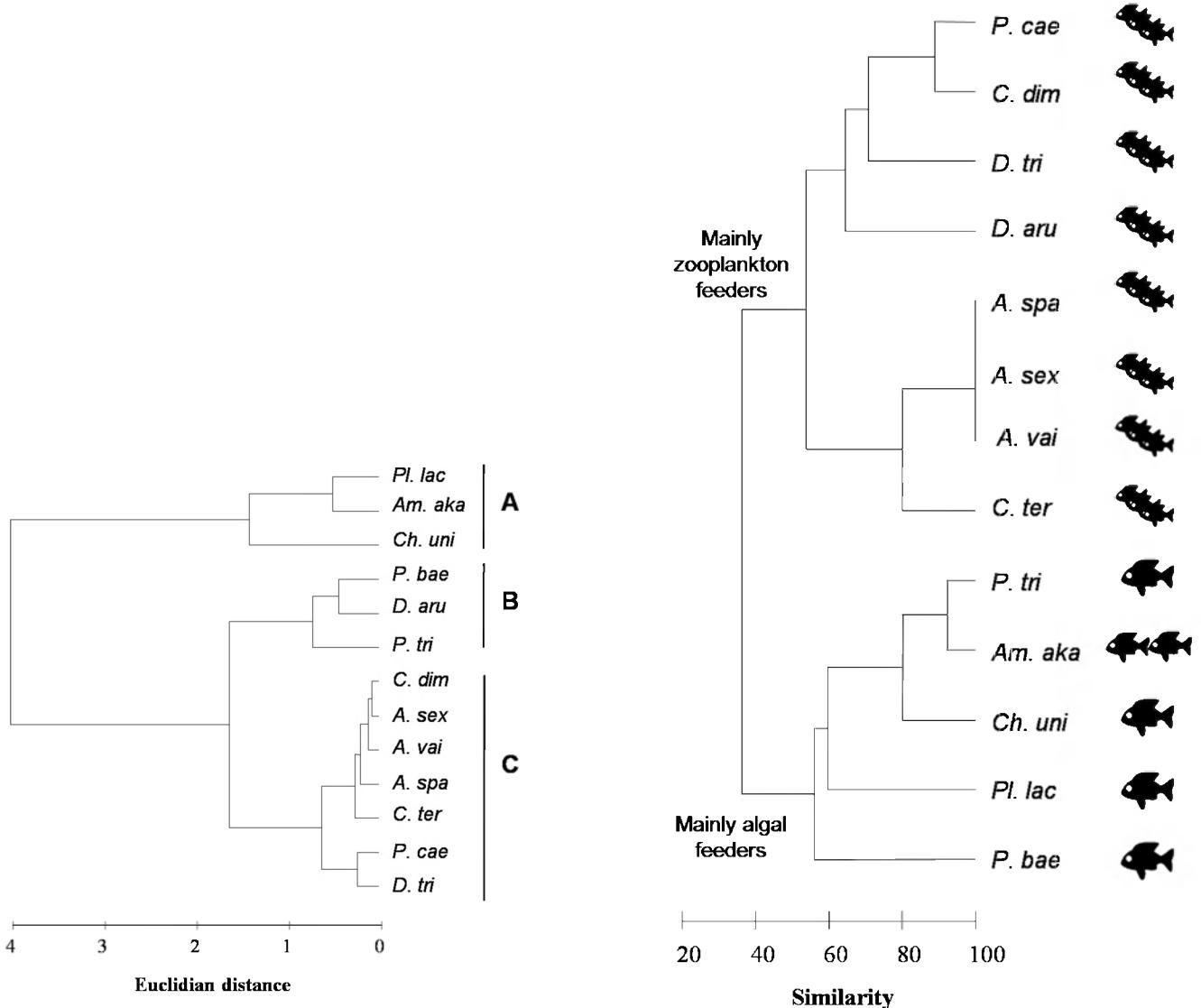
**Table 3.2.** Pairwise comparisons of stomach contents (ANOSIM). For abbreviations of the species, see Table 3.1.

	A. sex	A. spa	A. vai	Am. aka	C. dim	C. ter	Ch.uni	D. aru	D. tri	Pl. lac	P. bae	P. cae
A. spa	-											
A. vai	-	-										
Am. aka	**	**	**									
C. dim	-	*	-	*								
C. ter	-	-	-	**								
Ch.uni	**	**	**	-	**	**						
D. aru	*	**	*	**	*	*	*	**				
D. tri	-	-	-	*	-	-	**					
Pl. lac	**	**	**	-	*	*	-	*	*			
P. bae	**	**	**	-	*	**	*	**	*	*		
P. cae	-	-	-	*	-	-	**	-	-	*	**	
P. tri	**	**	**	-	*	**	-	**	**	-	-	**

\*\* highly significant differences between species ( $R > 0.75$ ), \* overlapping but clearly different ( $R \geq 0.50$ ), and – no differences ( $R < 0.50$ ).



**Fig. 3.2.** Average ( $\pm$  SD)  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  ratios of the thirteen pomacentrid species and of food items collected from the coral reef. Isotopic signatures of each benthic algae species are summarized in one mean using a SD reflecting their disparity. For abbreviations of the species, see Table 3.1. The groups A, B and C of fishes are respectively defined in the text as the benthic feeders/foragers, the intermediate group and the pelagic feeders (see also Fig. 3.3). Pomacentrid species belonging to the groups A, B or C and the potential primary food sources (zooplankton, zoobenthos and algae) are represented by different icons. POM is the particulate organic matter.



**Fig. 3.3.** Dendrogram obtained from  $\delta^{13}\text{C}$  mean values of each pomacentrid species. The groups A, B and C of fishes are respectively defined in the text as the benthic feeders/foragers, the intermediate group and the pelagic feeders. Abbreviations of the species are given in Table 3.1.

**Fig. 3.4.** Dendrogram of the thirteen pomacentrid species constructed based on the similarity matrix of trophic niches. Solitary species, species living in pairs or in groups are respectively depicted by an icon showing one, two or three fishes. For abbreviations of the species, see Table 3.1 .

---

## CHAPITRE 4

# VARIABILITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE CHEZ *DASCYLLUS ARUANUS*

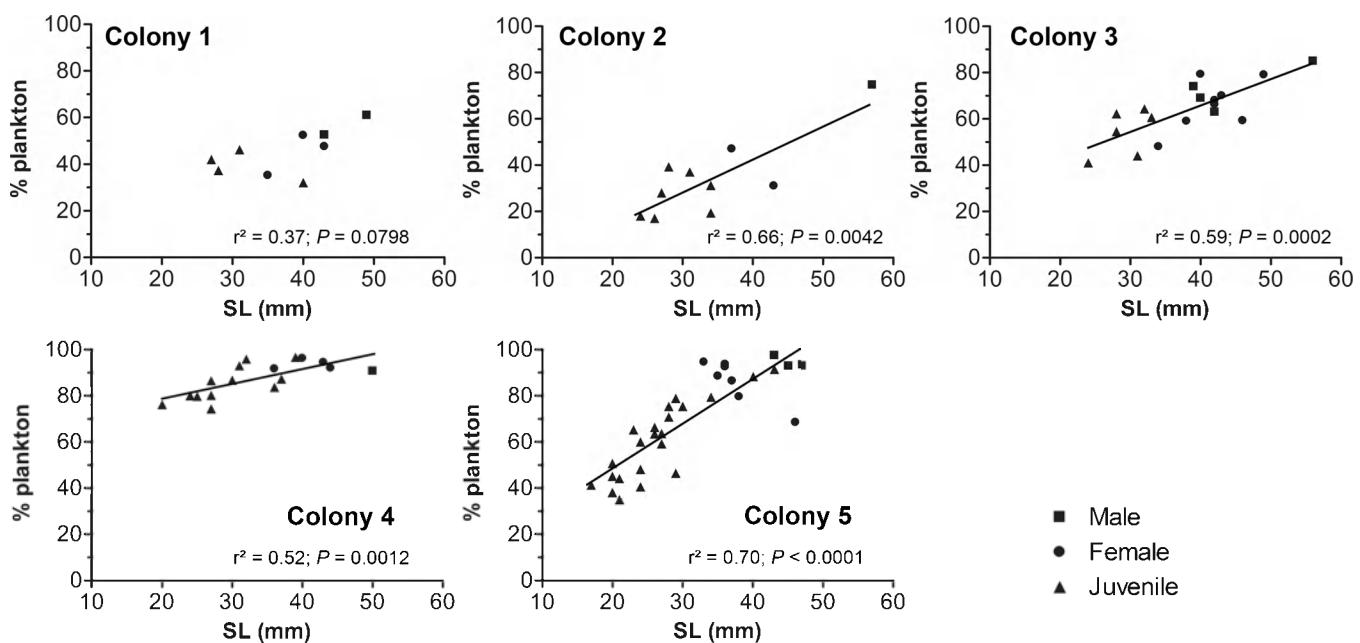
---

**Table 4.1.** Composition of the studied social groups (= colony) of *Dascyllus aruanus*. n, number of fish; SL, Standard length.

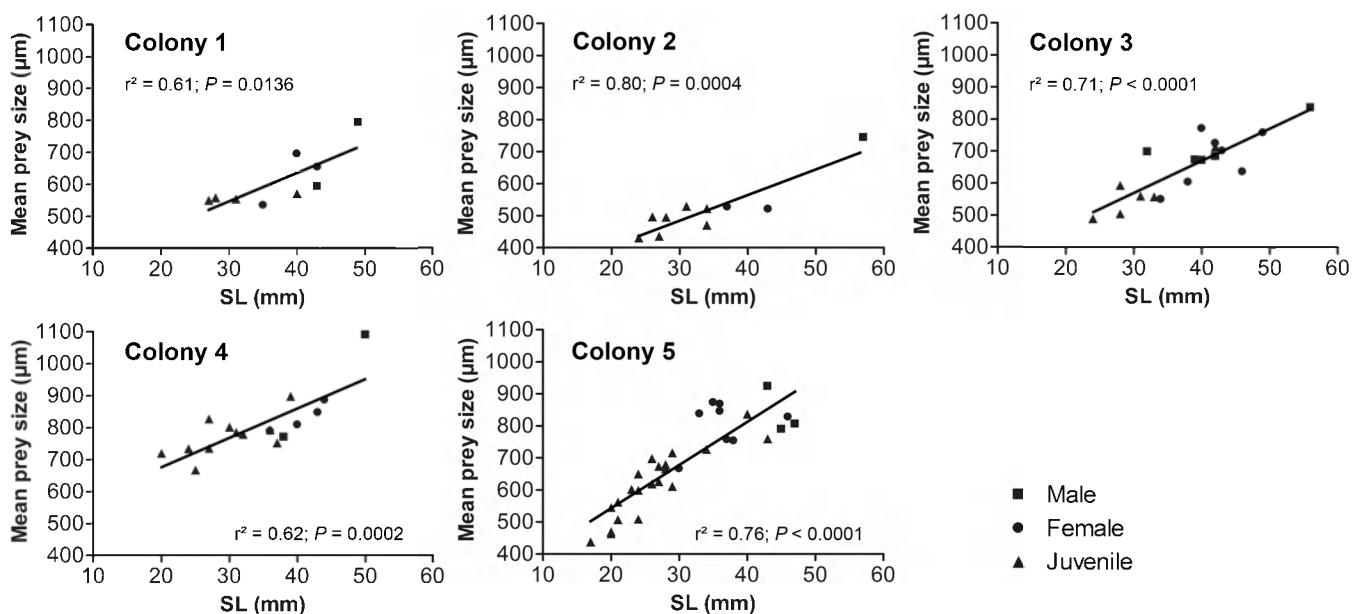
	n <sub>total</sub>	n <sub>male</sub>	n <sub>female</sub>	n <sub>juvenile</sub>	density (n/m <sup>2</sup> )	SL (mm)		
						Mean	Max	Min
Colony 1	9	2	3	4	20	37.3	49	27
Colony 2	10	1	2	7	39	34.1	57	24
Colony 3	18	4	8	6	44	38.2	56	24
Colony 4	18	2	4	12	34	33.7	50	20
Colony 5	35	3	9	23	73	31.1	47	17

**Table 4.2.** Frequency of occurrence (%F) and numerical percentage (%N) of all dietary categories in the five studied social groups of *Dasyillus aruanus*. Light and dark grey respectively groups planktonic and benthic prey.

Dietary categories	Colony 1		Colony 2		Colony 3		Colony 4		Colony 5		%F	%N	
	%F	%N	%F	%N	%F	%N	%F	%N	%F	%N			
<b>Copepods</b>													
Harpacticoida	33.3	0.4	80	1.4	38.9	0.5	82.4	1.5	84.4	2.4	66.3	1.5	
Calanoida	100	20	100	5.3	100	24	100	35.9	100	18	100	22.4	
Poecilostomatida	Coryceidae	100	5.5	100	10.4	100	0.4	100	34.6	100	32.7	100	23.2
Oncaeidae	100	16.1	100	5.8	100	22.8	100	14	100	13.7	100	15	
« parasitic »	-	-	20	0.2	-	-	-	-	-	-	2.3	0.02	
<b>Crustacean larvae</b>	66.7	1.3	100	9.1	83.3	3.9	58.8	0.6	43.8	1.6	64	2.6	
<b>Ascidians larvae</b>	-	-	20	0.2	-	-	-	-	-	-	2.3	0.02	
<b>Phytoplankton</b>	-	-	-	-	16.7	0.8	-	-	-	-	3.5	0.2	
<b>Eggs</b>	33.3	0.5	-	-	27.8	0.4	11.8	0.1	-	-	15.1	0.2	
<b>Copepods Harpacticoida</b>													
Isopods	100	50.2	100	64.9	100	29.6	100	9	96.9	28.6	98.8	30.1	
Halacarians	88.9	1.5	70	1.7	38.9	0.5	41.2	0.4	40.6	0.7	48.8	0.8	
Ascidians	-	-	20	0.2	-	-	-	-	28.1	0.3	12.8	0.1	
Benthic algae	22.2	0.9	-	-	33.3	3.1	47.1	0.7	12.5	0.2	23.3	0.9	
Fish scales	66.7	1.8	-	-	38.9	1.8	100	2.5	37.5	1.3	48.8	1.6	
Unrecognized	-	-	40	0.8	16.7	0.2	-	-	6.3	0.1	10.5	0.2	



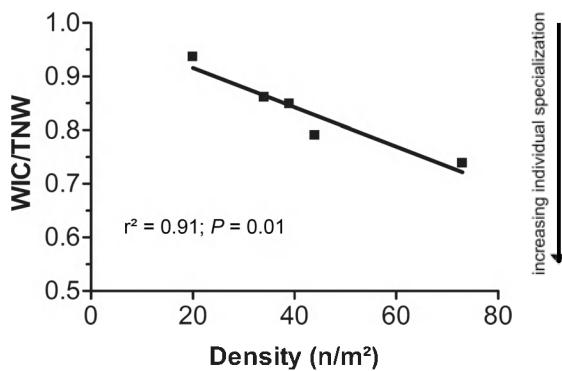
**Fig. 4.1.** Relationship between body size (SL) and proportion of planktonic prey in *Dascyllus aruanus* for the five colonies.



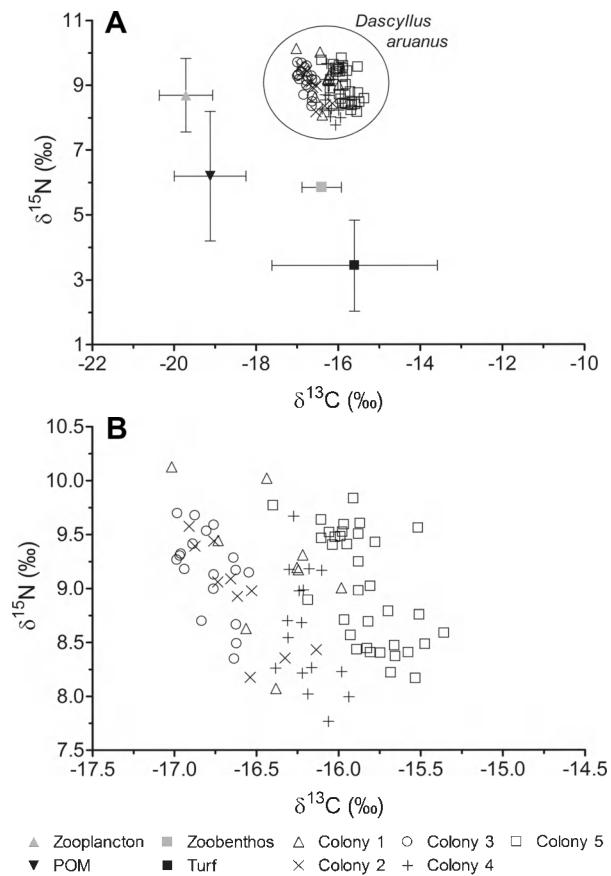
**Fig. 4.2.** Relationship between body size (SL) and mean copepod size in *Dascyllus aruanus* for the five colonies.

**Table 4.3.** Specialization on prey groups (IS) and prey size (WIC/TNW) between colonies. The significance of the IS and WIC/TNW measures was calculated by a Monte Carlo bootstrap simulations (N=10,000).

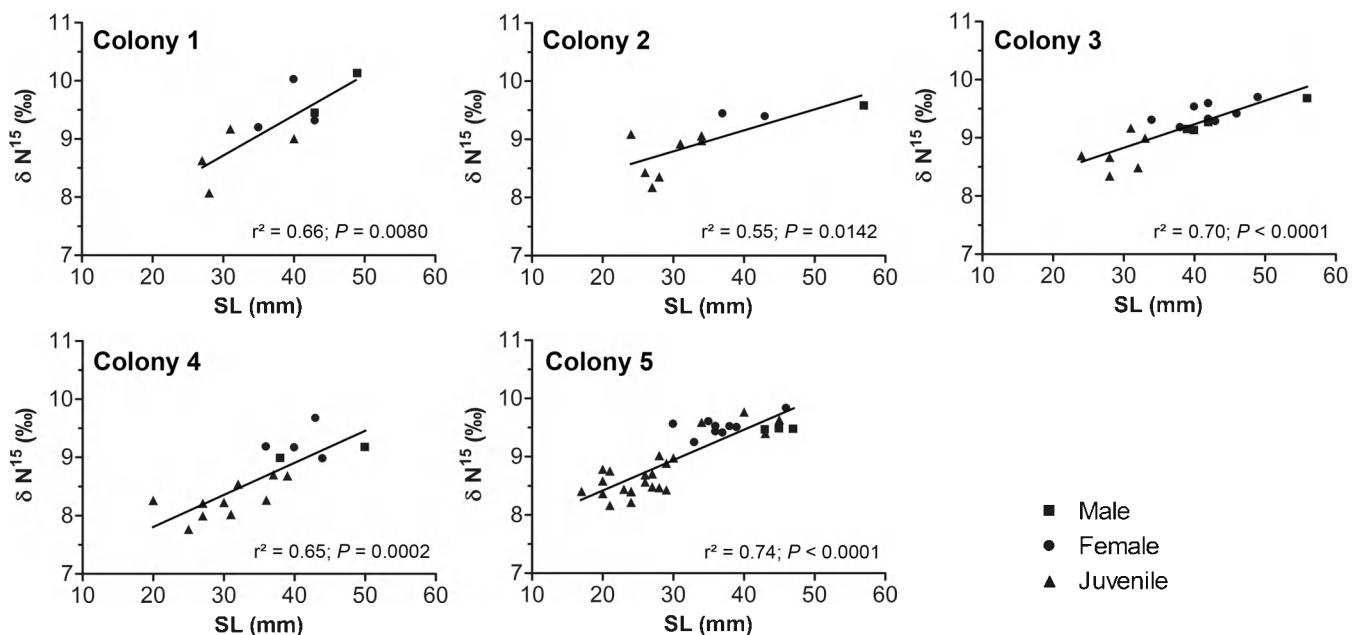
	IS	p	BIC	WIC	TNW	WIC/TNW	p
Colony 1	0.9072	<0.0001	3,220	63,130	67,410	0.9365	0.0014
Colony 2	0.8749	<0.0001	6,917	33,300	39,220	0.8491	<0.0001
Colony 3	0.8548	<0.0001	8,760	42,470	53,710	0.7907	<0.0001
Colony 4	0.9308	<0.0001	8,292	51,550	59,870	0.8609	<0.0001
Colony 5	0.8161	<0.0001	20,620	46,960	67,350	0.6972	<0.0001



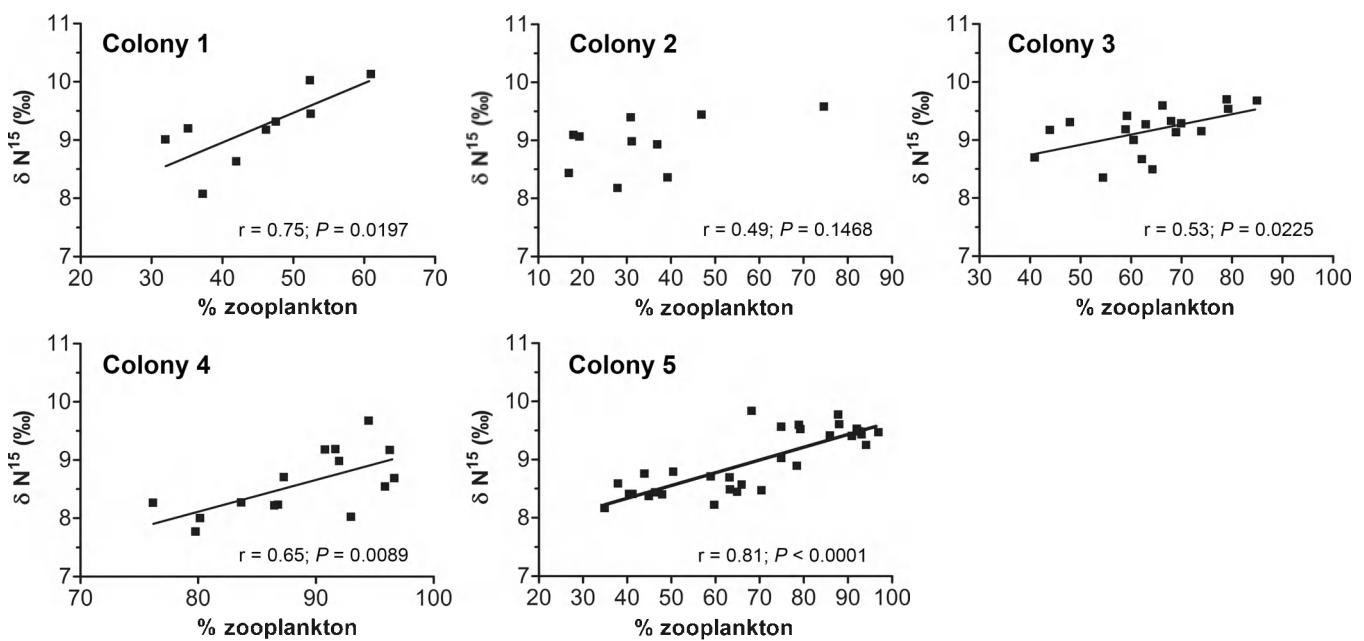
**Fig. 4.3.** Effect of group density on trophic specialization on prey size measured with WIC/TNW in *Dascyllus aruanus*. WIC= within-individual component, TNW=total niche width.



**Fig. 4.4. A** Mean ( $\pm$  SD)  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  ratios of food items collected from the lagoon and isotope values of all *Dascyllus aruanus*. **B**  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  ratios of each *D. aruanus* in the five colonies.



**Fig. 4.5.** Relationship between body size (SL) and  $\delta^{15}\text{N}$  values in *Dascyllus aruanus* for the five colonies.



**Fig. 4.6.** Correlations between  $\delta^{15}\text{N}$  values and the proportion of planktonic prey present in the stomach of each *Dascyllus aruanus* in the five colonies.

**Table 4.4.** Variance of the residuals from the regression between fish length and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\sigma_{\text{size-res}}^2$ ) and individual body condition (C/N) within the studied social groups of *Dascyllus aruanus*. SD, standard deviation.

	$\sigma_{\text{size-res}}^2$	C/N	
		Mean	SD
Colony 1	0.167	3.240	0.055
Colony 2	0.115	3.218	0.044
Colony 3	0.048	3.371	0.072
Colony 4	0.107	3.331	0.097
Colony 5	0.074	3.239	0.057

---

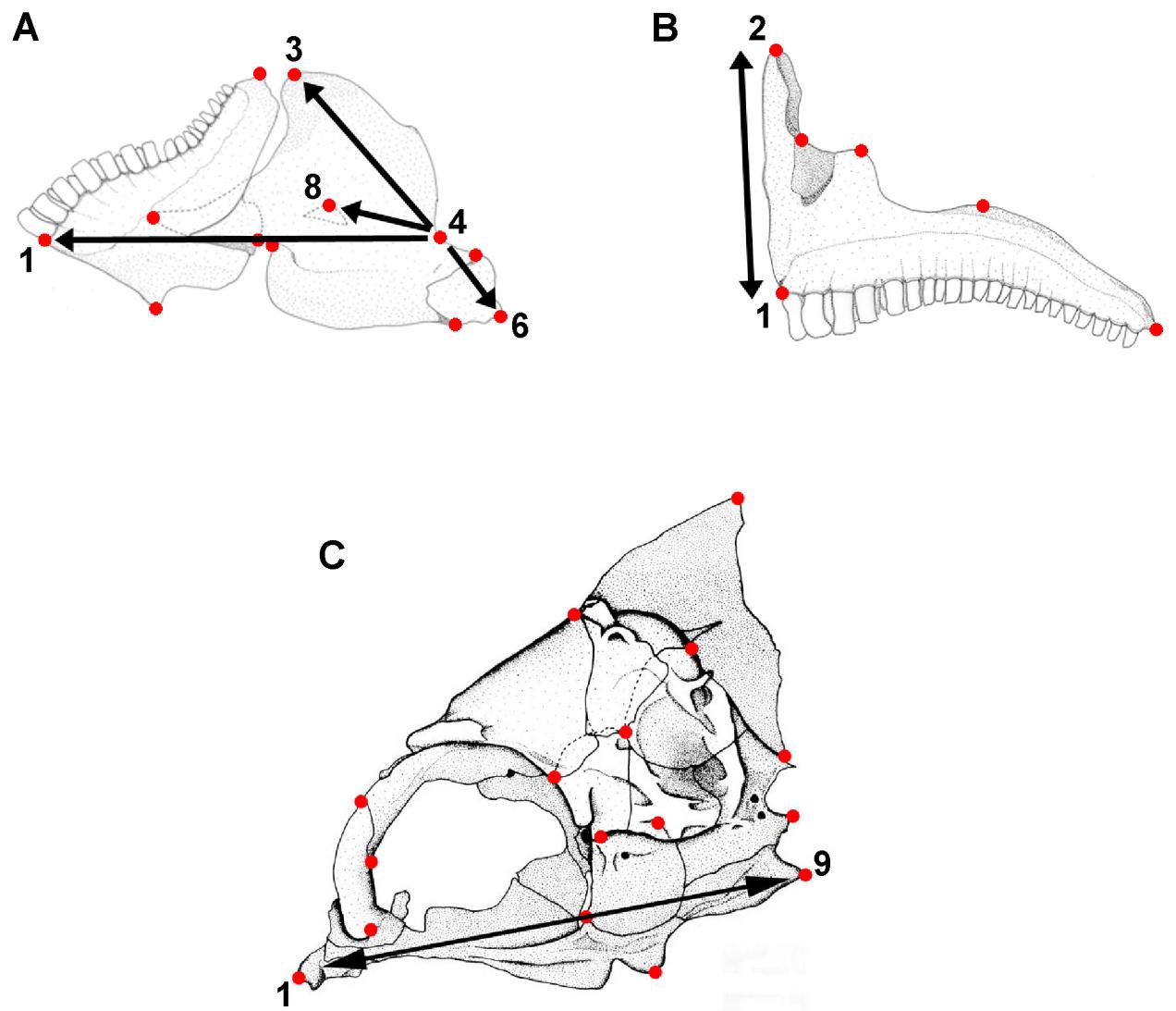
## CHAPITRE 5

# DIVERSITÉ DU SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE ADULTES

---

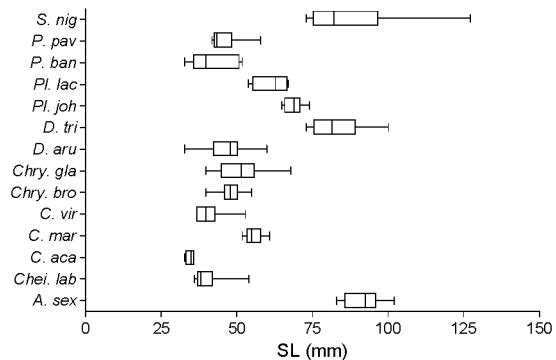
**Tableau 5.1.** Liste des espèces étudiées lors de l'analyse morphométrique (GM) et de la dentition. SL, longueur standard et SL<sup>max</sup>, longueur standard maximale (selon Allen 1991) en millimètre. (1) chapitre 3, (2) Allen (1991), (3) Kuo & Shao (1991), (4) Ceccarelli (2007), (5) Hata & Kato (2002).

Species	Abbreviations	Diet	SL <sup>max</sup>	SL <sup>min</sup>	GM (n)	Dentition (n)
<i>Abudedefduf sexfasciatus</i>	A. sex	Planktonic copepods (1)	140	83 ≤ SL ≤ 102	14	2
<i>Abudedefduf sparoides</i>	A. spa	Planktonic copepods (1)	120	80 ≤ SL ≤ 94	-	2
<i>Abudedefduf vaigiensis</i>	A. vai	Planktonic copepods (1)	170	95 ≤ SL ≤ 126	-	2
<i>Amphiprion akallopisos</i>	Am. aka	Herbivorous (1)	85	56 ≤ SL ≤ 80	-	2
<i>Cheiloprion labiatus</i>	Chei. lab	Coral polyps (2, 3)	60	36 ≤ SL ≤ 54	11	-
<i>Chromis acares</i>	C. aca	Zooplankton (2)	40	33 ≤ SL ≤ 37	8	2
<i>Chromis dimidiata</i>	C. dim	Planktonic copepods (1)	55	40 ≤ SL ≤ 53	-	2
<i>Chromis iomelas</i>	C. iom	Zooplankton (2)	55	31 ≤ SL ≤ 41	-	2
<i>Chromis marginatus</i>	C. mar	Zooplankton (2, 3)	80	53 ≤ SL ≤ 61	9	2
<i>Chromis ternatensis</i>	C. ter	Planktonic copepods (1)	90	62 ≤ SL ≤ 81	-	2
<i>Chromis viridis</i>	C. vir	Zooplankton (2)	70	37 ≤ SL ≤ 53	7	2
<i>Chrysiptera brownriggii</i>		Herbivorous: filamentous algae. Detritus (2, 4)	60	40 ≤ SL ≤ 55	17	-
<i>Chrysiptera glauca</i>		Herbivorous (2)	80	40 ≤ SL ≤ 68	16	2
<i>Chrysiptera unicornata</i>		Herbivorous: filamentous algae. Detritus (1, 2)	80	50 ≤ SL ≤ 73	-	2
<i>Dascyllus aruanus</i>	D. aru	Planktonic & benthic crustaceans (1)	65	33 ≤ SL ≤ 60	17	2
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	D. tri	Planktonic copepods (1)	110	73 ≤ SL ≤ 100	14	2
<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	Pl. joh	Coral polyps (3)	70	65 ≤ SL ≤ 74	10	2
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	Pl. lac	Herbivorous: microalgae and filamentous algae (1, 4)	80	55 ≤ SL ≤ 67	4	2
<i>Pomacentrus baenschi</i>	P. bae	Omnivorous: mainly algae + invertebrates (1)	75	58 ≤ SL ≤ 77	-	2
<i>Pomacentrus bankanensis</i>	P. ban	Herbivorous: filamentous & corticated algae (3, 4)	70	39 ≤ SL ≤ 52	5	-
<i>Pomacentrus caeruleus</i>	P. cae	Mainly planktonic copepods (1)	65	48 ≤ SL ≤ 63	-	2
<i>Pomacentrus pavo</i>	P. pav	Omnivorous (2)	85	42 ≤ SL ≤ 63	10	2
<i>Pomacentrus sulfureus</i>	P. sul	Omnivorous (2)	85	62 ≤ SL ≤ 77	-	2
<i>Pomacentrus trilineatus</i>	P. tri	Omnivorous: mainly algae + invertebrates (1)	75	50 ≤ SL ≤ 64	-	2
<i>Stegastes nigricans</i>	S. nig	Herbivorous: filamentous algae (5)	115	73 ≤ SL ≤ 127	16	2

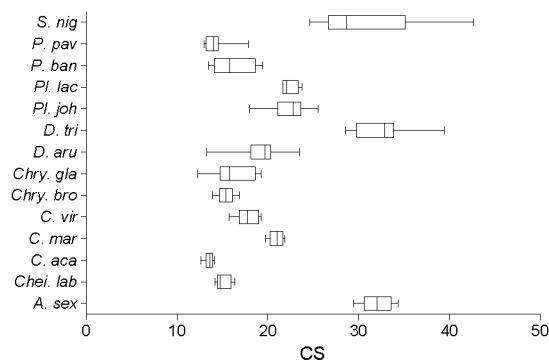


**Fig. 5.1.** (A) Vue latérale de la mandibule illustrant les mesures de bras de levier; (B) vue latérale du prémaxillaire illustrant la longueur de son processus ascendant; (C) vue latérale du neurocrâne illustrant la mesure de sa longueur ventrale.

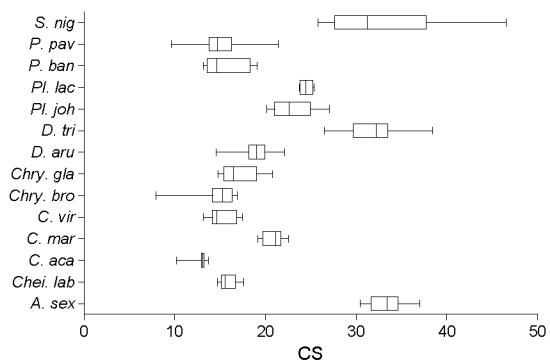
### Longueur standard (SL)



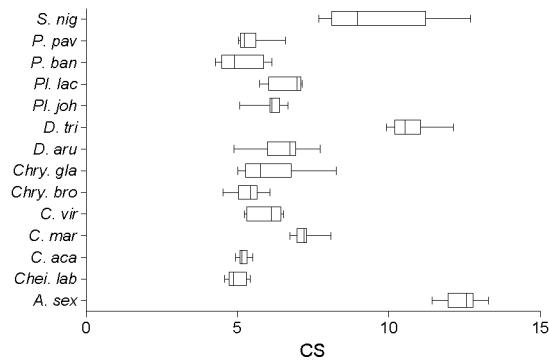
### Neurocrâne



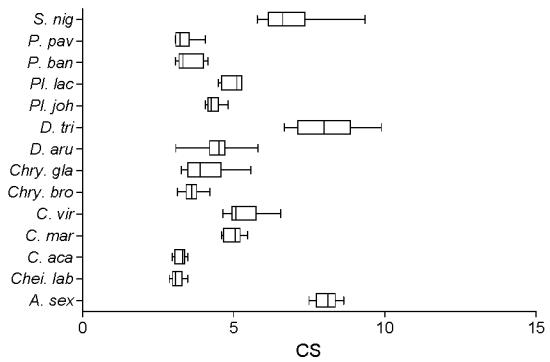
### Suspensorium & opercle



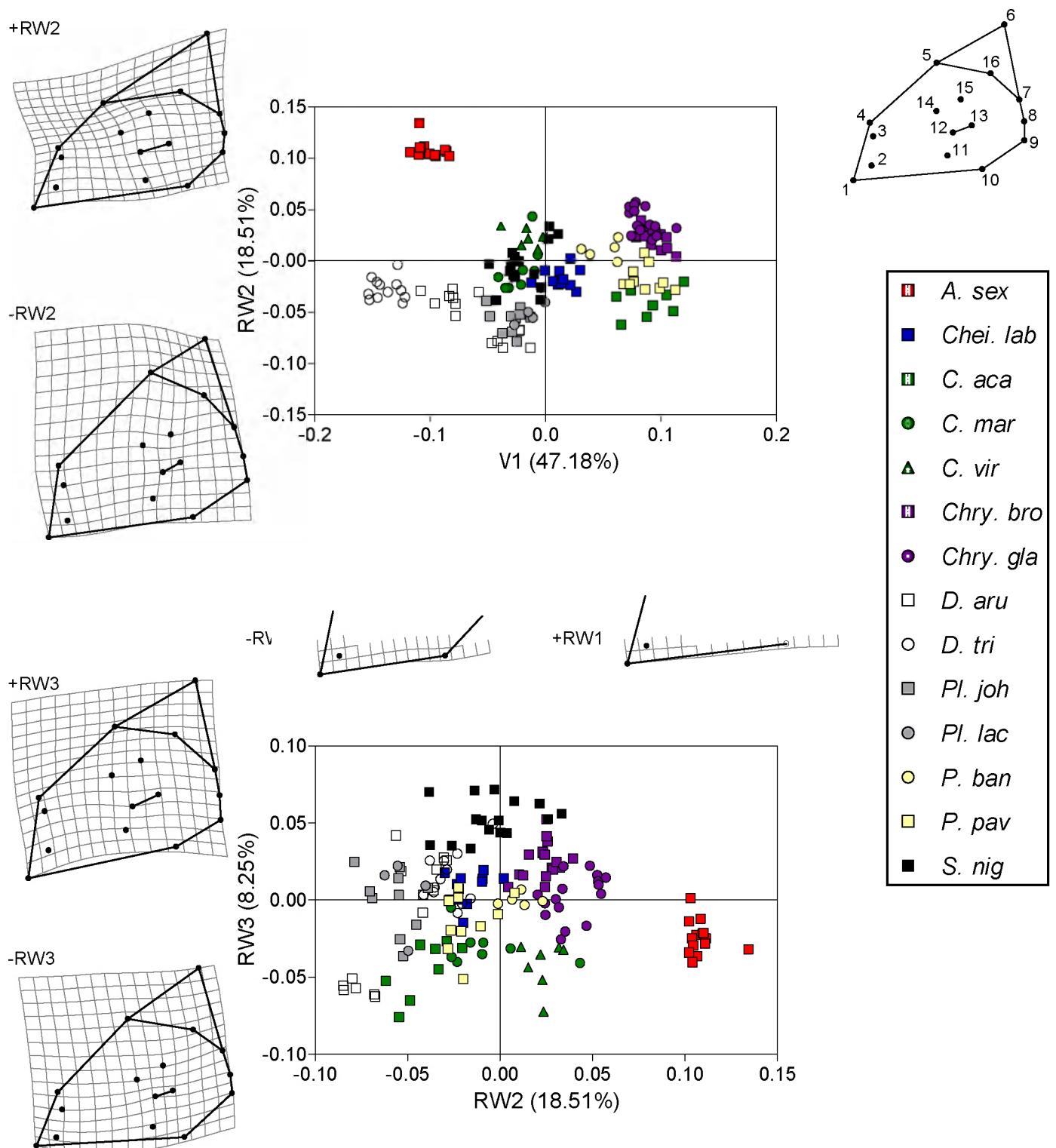
### Mandible



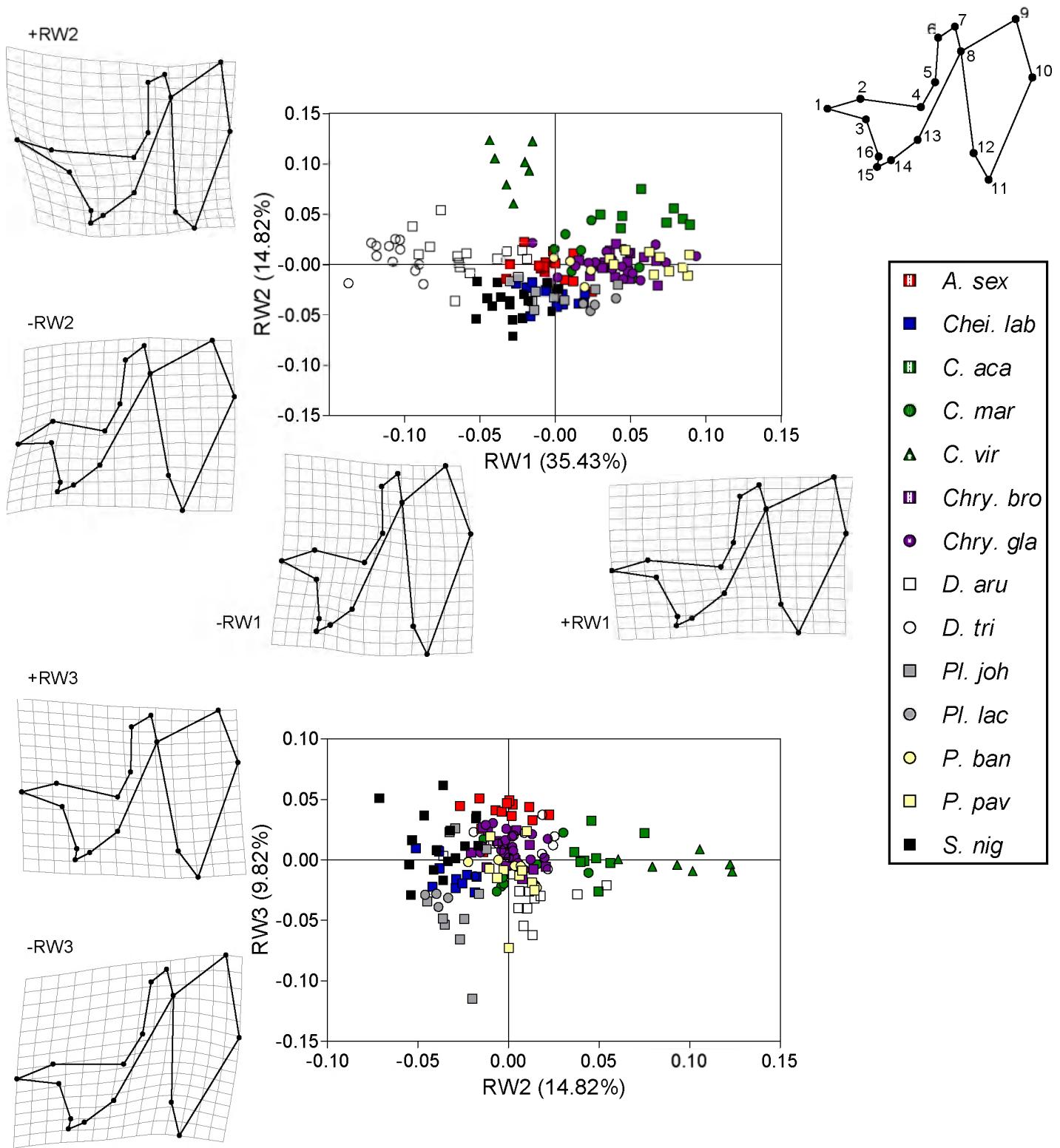
### Premaxilla



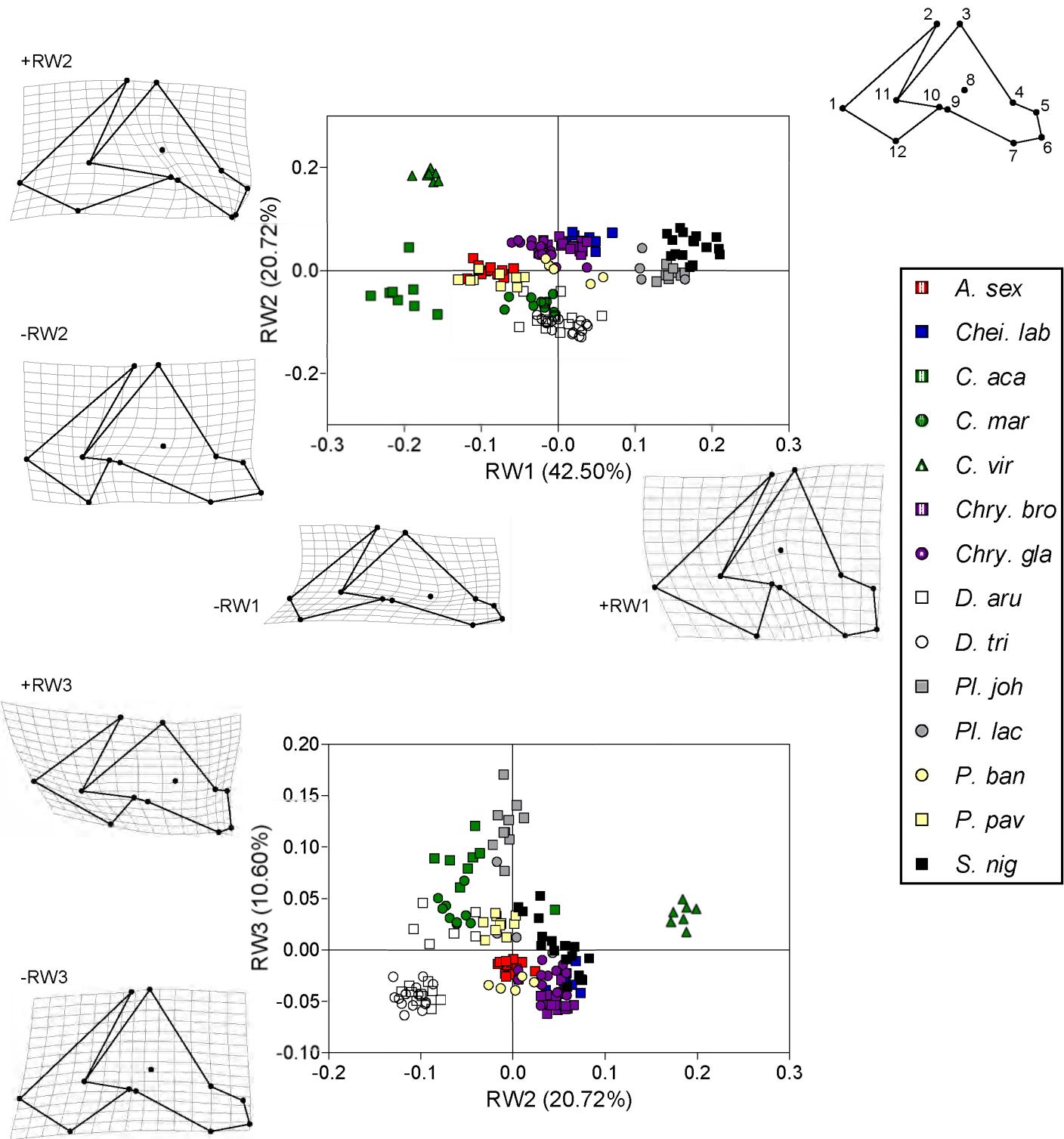
**Fig. 5.2.** Boîtes à moustaches de la longueur standard (SL) et de la taille centroïde (CS) de chaque unité squelettique de toutes les espèces étudiées: le neurocrâne, l'unité «suspensorium et opercule», la mandibule et le prémaxillaire. Voir tableau 5.1 pour les abréviations.



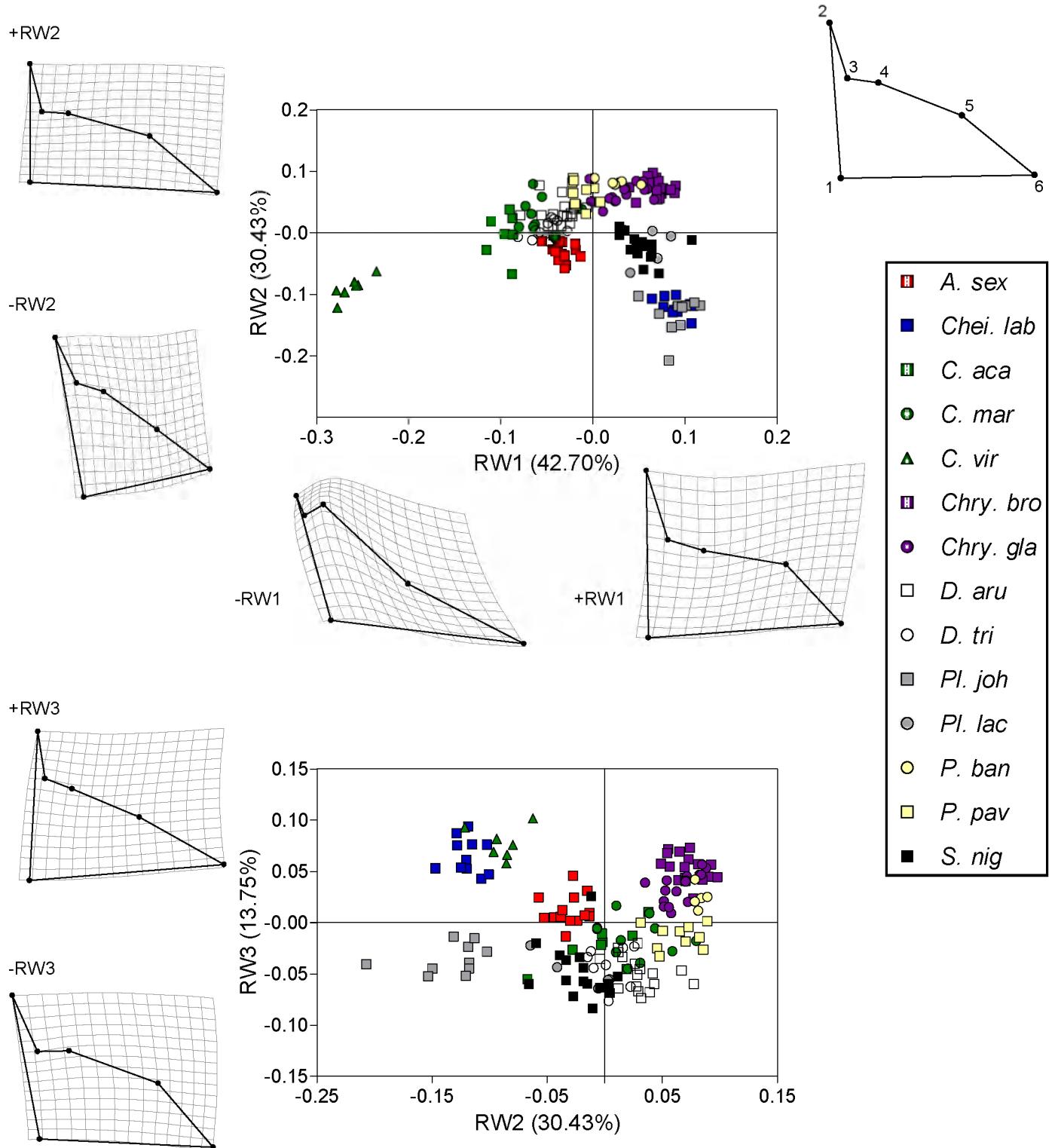
**Fig. 5.3.** Représentations graphiques des Relative Warps 1, 2 et 3 (RW1 Vs RW2 et RW2 Vs RW3) du neurocrâne. Les grilles de déformation TPS illustrent les variations de formes représentées par RW1, RW2 et RW3 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



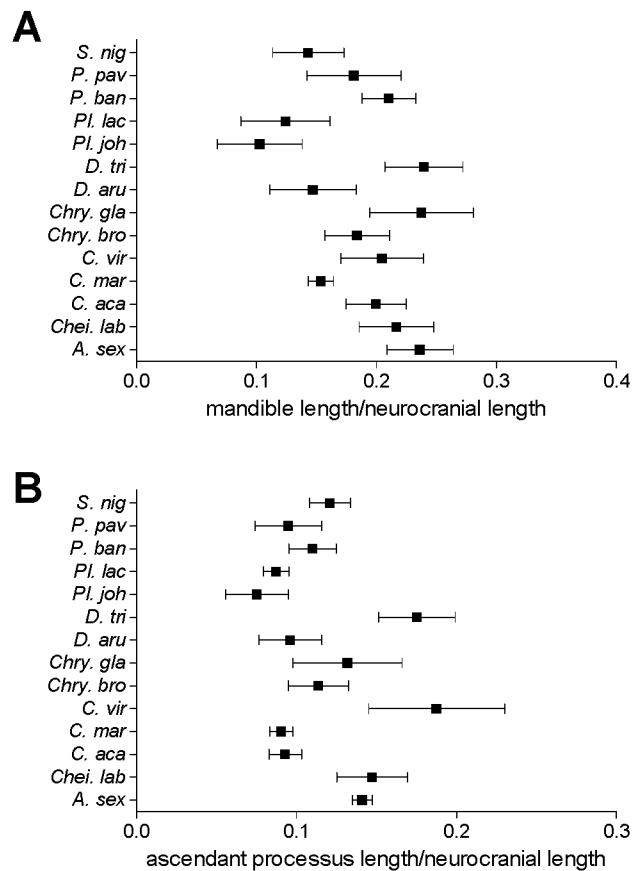
**Fig. 5.4.** Représentations graphiques des Relative Warps 1, 2 et 3 (RW1 Vs RW2 et RW2 Vs RW3) du suspensorium et de l'opercule. Les grilles de déformation TPS illustrent les variations de formes représentées par RW1, RW2 et RW3 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



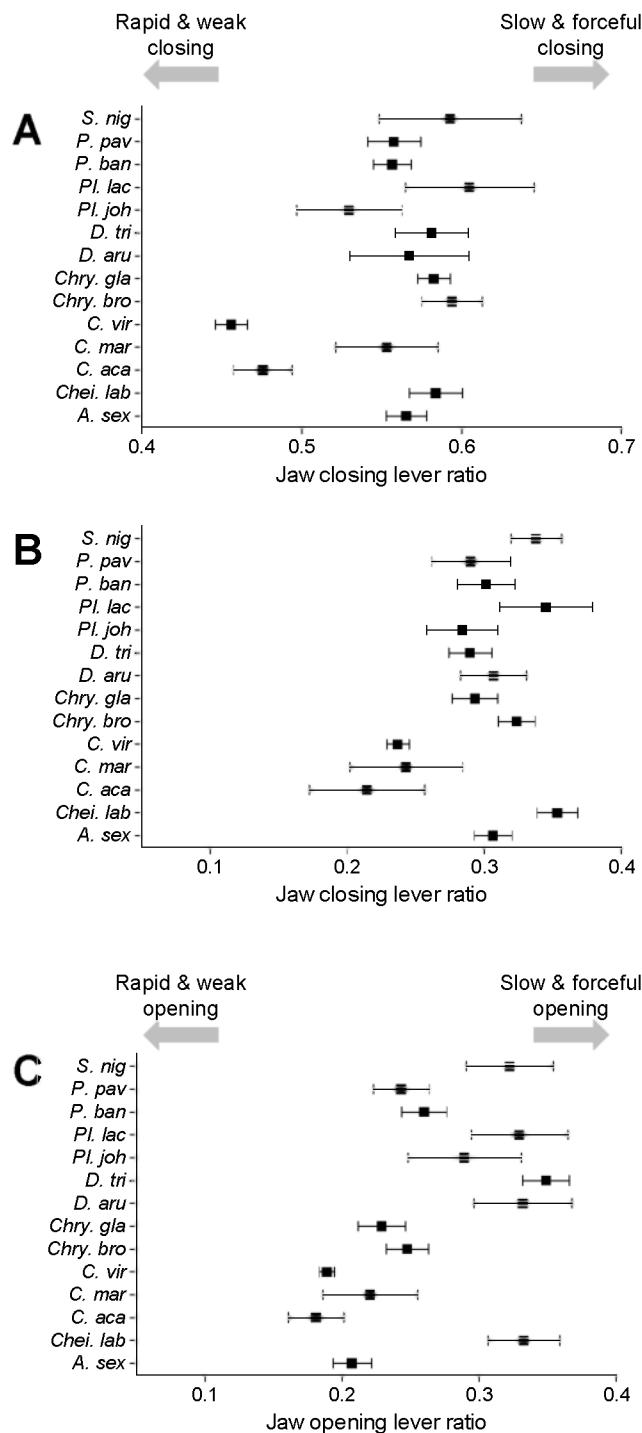
**Fig. 5.5.** Représentations graphiques des Relative Warps 1, 2 et 3 (RW1 Vs RW2 et RW2 Vs RW3) de la mandibule. Les grilles de déformation TPS illustrent les variations de formes représentées par RW1, RW2 et RW3 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



**Fig. 5.6.** Représentations graphiques des Relative Warps 1, 2 et 3 (RW1 Vs RW2 et RW2 Vs RW3) du prémaxillaire. Les grilles de déformation TPS illustrent les variations de formes représentées par RW1, RW2 et RW3 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



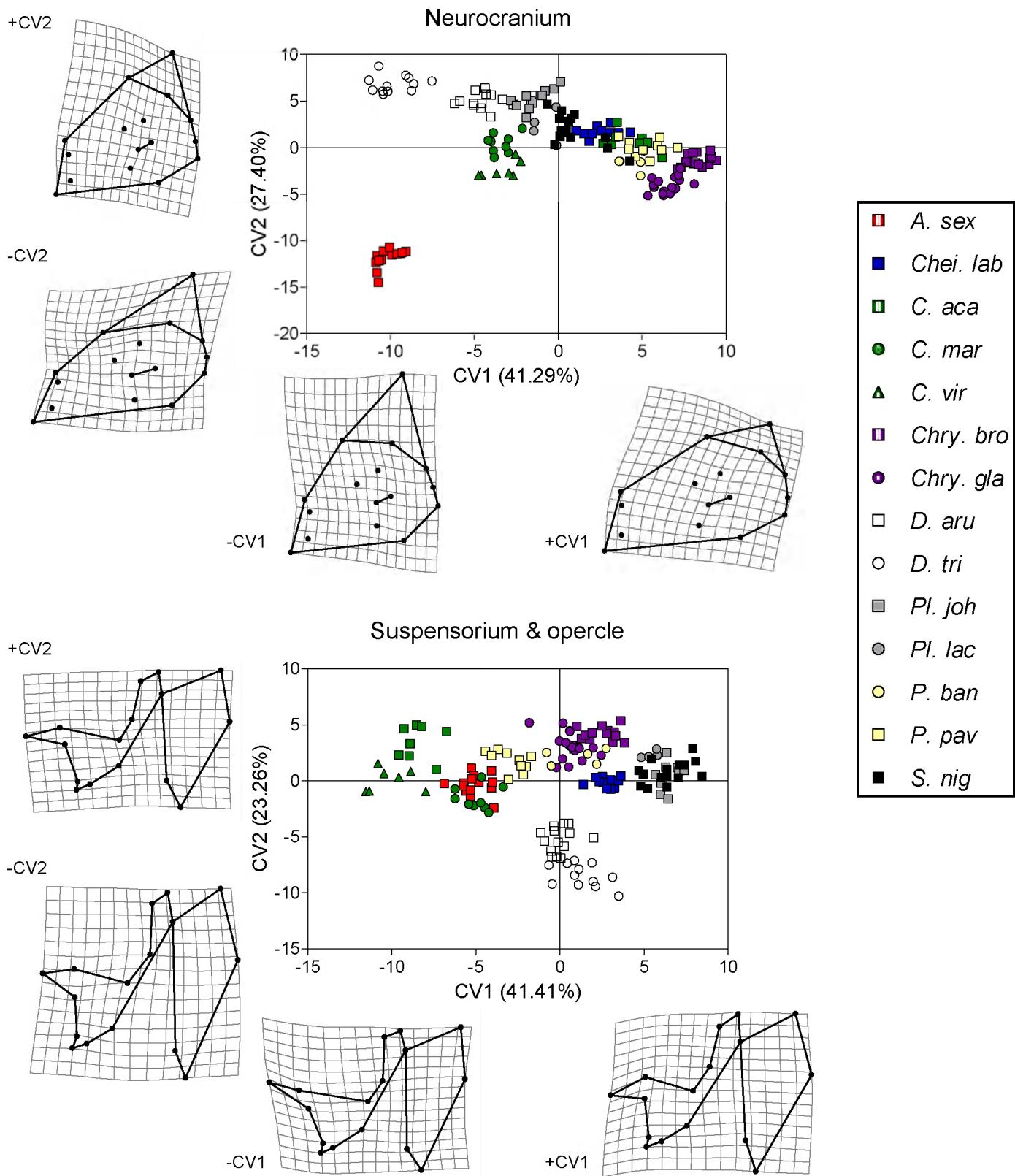
**Fig. 5.7.** Représentations graphiques (moyenne et écart-type) du rapport entre (A) la longueur de la mandibule et la longueur du neurocrâne et (B) la longueur du processus ascendant du prémaxillaire et la longueur du neurocrâne. Voir tableau 5.1 pour les abréviations.



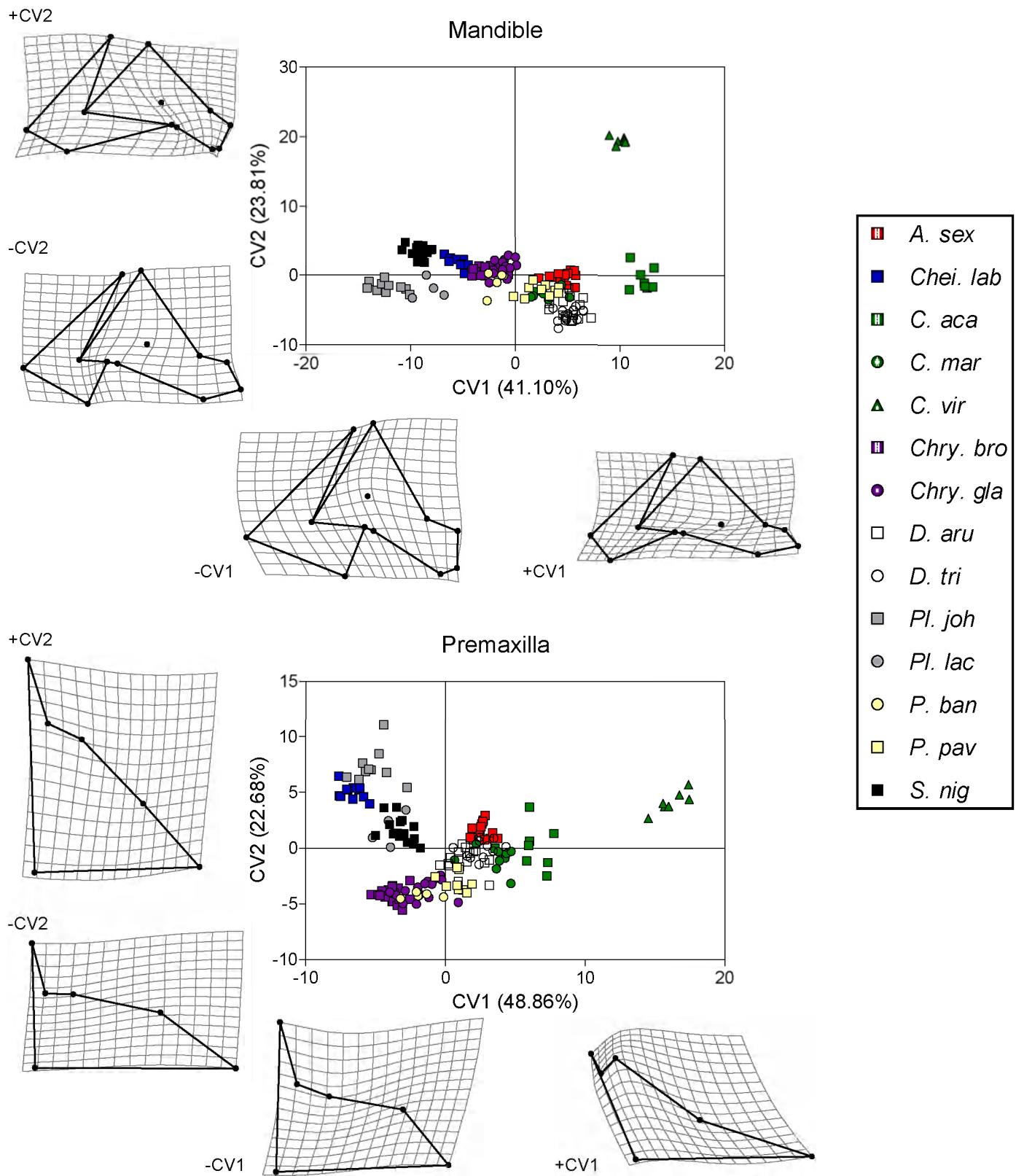
**Fig. 5.8.** Représentations graphiques (moyenne et écart-type) des rapports de bras de leviers pour (A), (B) la fermeture de la bouche et (C) l'ouverture de la bouche. Les ratios des leviers de fermeture de la bouche ont été calculés avec l'insertion du faisceau A2 (A) et A3 $\beta$  (B) de l'adducteur de la mandibule. Voir tableau 5.1 pour les abréviations.

**Tableau 5.2.** MANOVA des variables de forme (composantes uniformes et non-uniformes) des quatre éléments squelettiques.

<i>Element</i>	$\lambda_{WILKS}$	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
<i>Neurocranium</i>	$1 \times 10^{-7}$	13.915	364,1379	< 0.0001
<i>Suspensorium and opercle</i>	$2 \times 10^{-7}$	9.921	364,1355	< 0.0001
<i>Mandible</i>	$1 \times 10^{-7}$	23.847	260,1370	< 0.0001
<i>Premaxillary</i>	$1.03 \times 10^{-5}$	38.570	104,933	< 0.0001



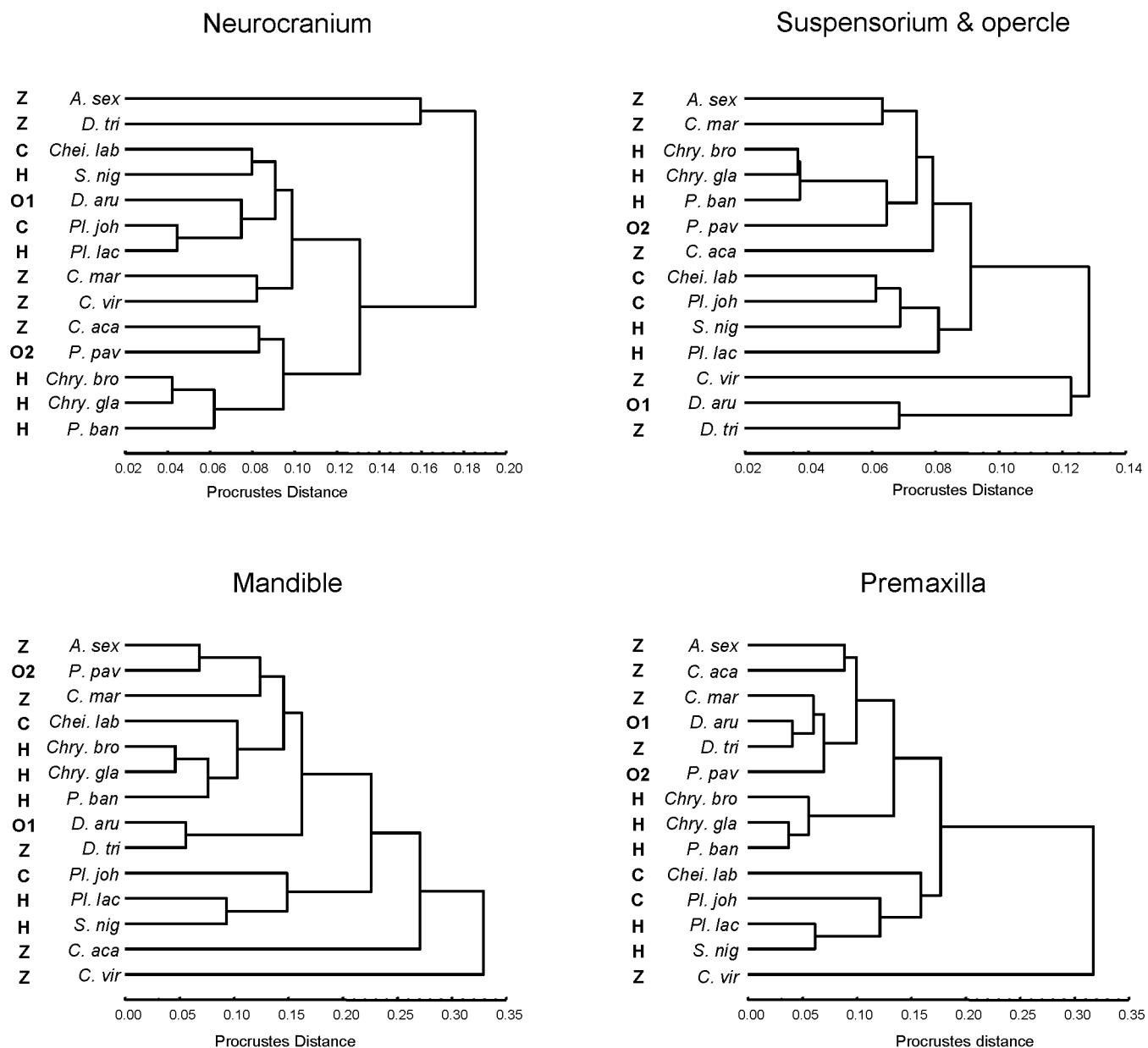
**Fig. 5.9.** Analyses canoniques (Canonical variate analysis) de la variation entre les quatorze espèces étudiées pour le neurocrâne et l'unité «suspensorium et opercule». Les grilles de transformation illustrent les changements de forme du consensus (moyenne générale de toutes les espèces étudiées) associés aux axes CV1 et CV2.



**Fig. 5.10.** Analyses canoniques (Canonical variate analysis) de la variation entre les quatorze espèces étudiées pour la mandibule et le prémaxillaire. Les grilles de transformation illustrent les changements de forme du consensus (moyenne générale de toutes les espèces étudiées) associés aux axes CV1 et CV2.

**Tableau 5.3.** Tests multivariés de significativité des régressions linéaires des variables de forme (composantes uniformes et non-uniformes) en fonction de la taille centroïde (CS) des quatre éléments squelettiques.

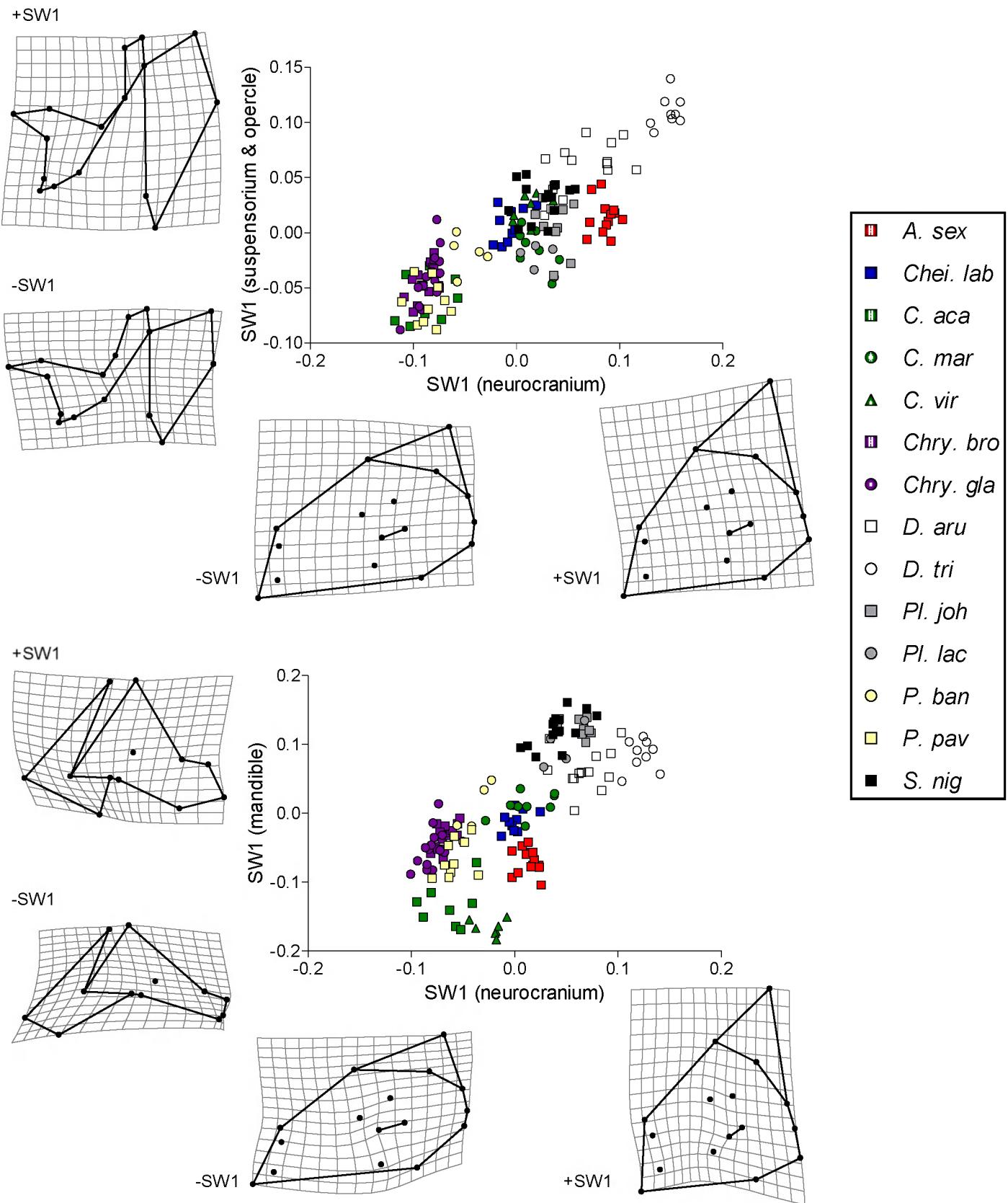
<i>Element</i>	$\lambda_{WILKS}$	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>Percent unexplained</i>
<i>Neurocranium</i>	0.113	35.122	$1.75 \times 10^{-46}$	63.3
<i>Suspensorium and opercle</i>	0.261	12.432	$3.30 \times 10^{-24}$	86.2
<i>Mandible</i>	0.304	15.320	$1.38 \times 10^{-25}$	95.8
<i>Premaxillary</i>	0.780	5.150	$1.14 \times 10^{-5}$	95.6



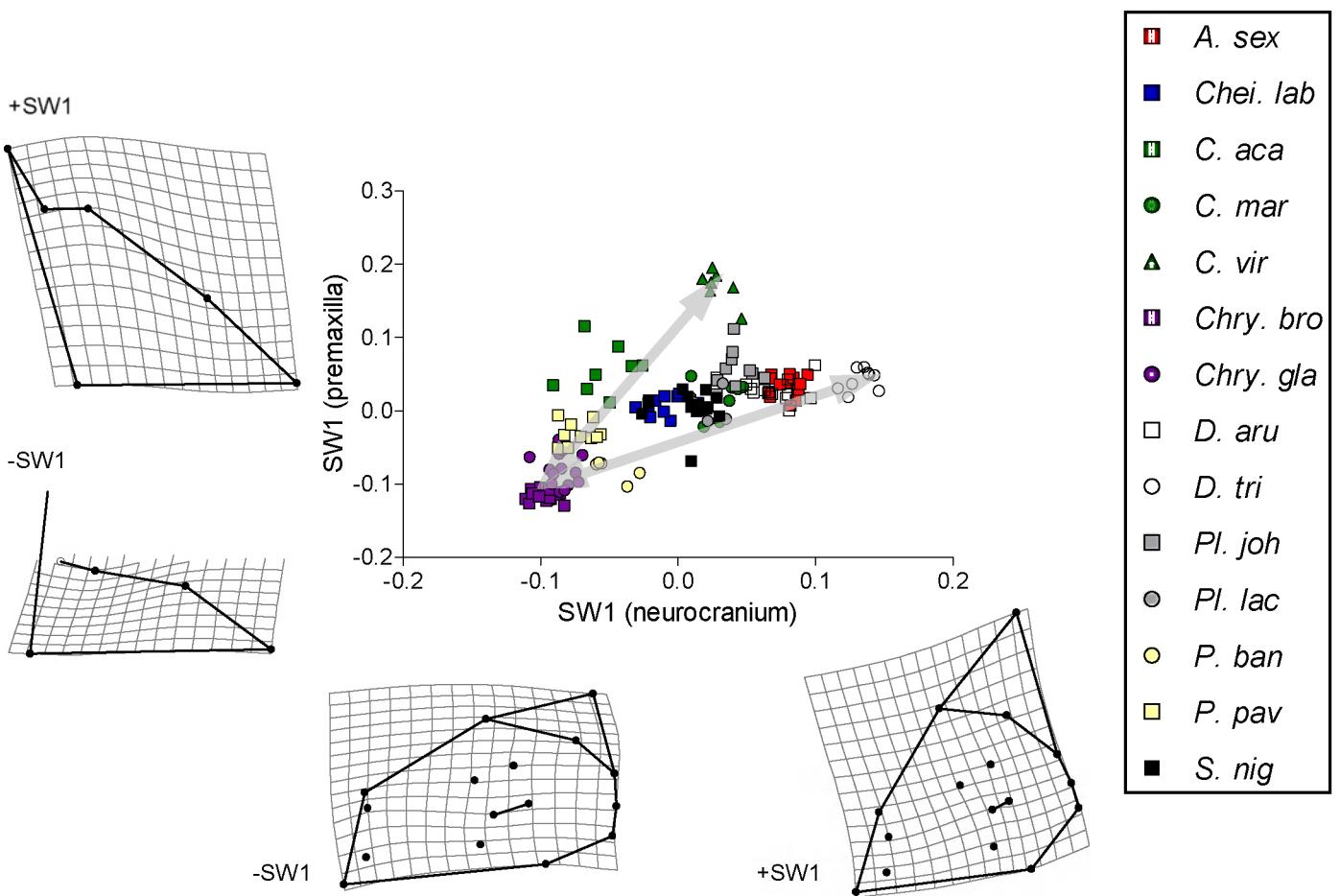
**Fig. 5.11.** Phénogrammes basés sur la matrice des distances Procrustes entre les moyennes des espèces pour le neurocrâne, l'unité «suspensorium et opercule», la mandibule et le prémaxillaire. Les lettres réfèrent au régime alimentaire de chaque espèce : Z, zooplanctonophage; H, Herbivore; O1, Omnivore se nourrissant principalement de proies animales; O2, Omnivore se nourrissant principalement d'algues filamenteuses; C, Corallivore.

**Tableau 5.4.** Analyses PLS. Coefficient de corrélation, pourcentage de variance expliquée et significativité de la corrélation entre la première paire de Singular Warps.

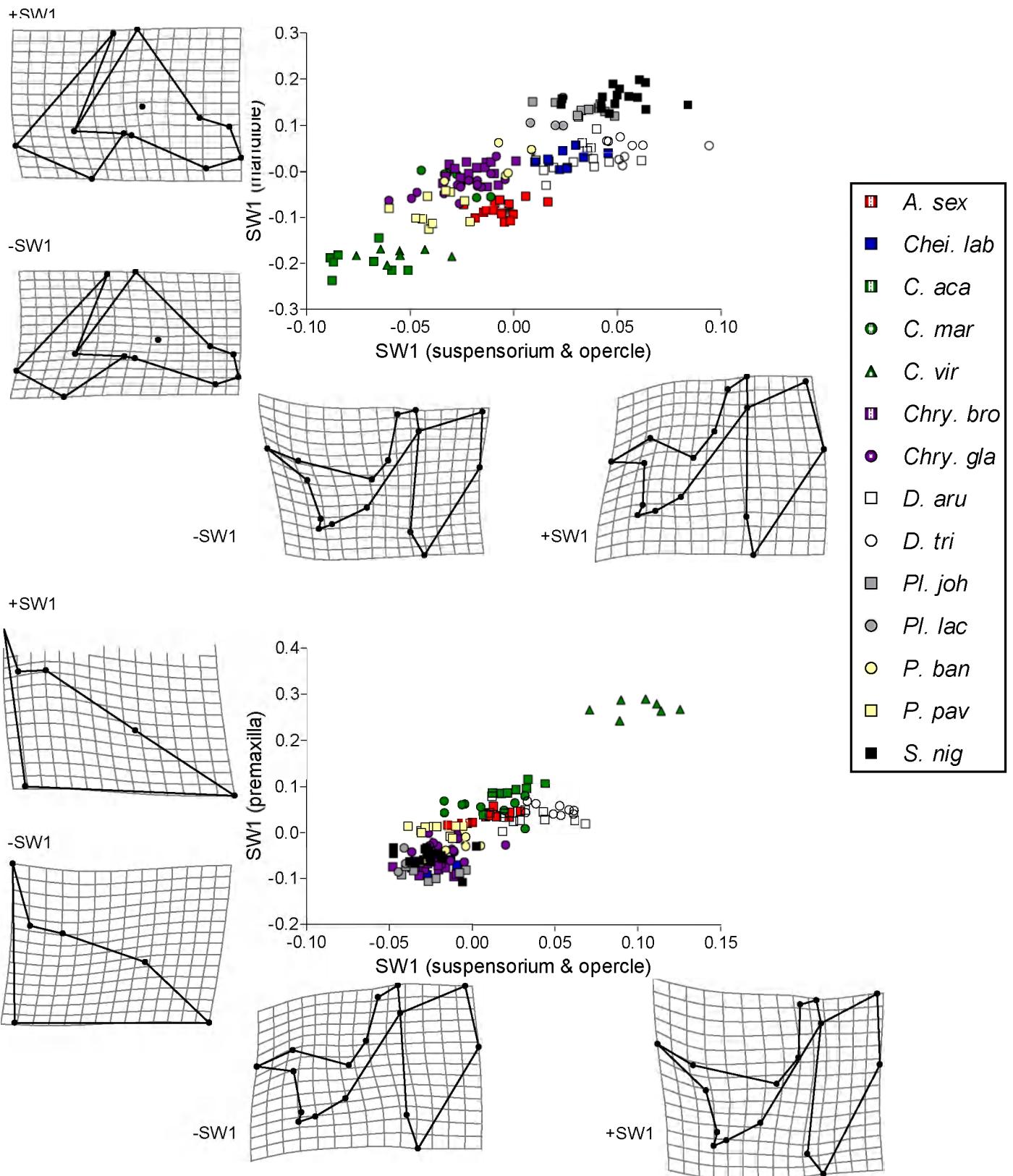
Element	<i>Correlation coefficient</i>	<i>Significance</i>	<i>% explained variance</i>
Neuro/susp & op	0.85	0.01	84.9
Neuro/mand	0.71	0.01	64.4
Neuro/premax	0.67	0.01	71.4
Susp & op/mand	0.82	0.01	67.7
Susp & op/premax	0.84	0.01	62.8
Mandible/premax	0.84	0.01	77.5



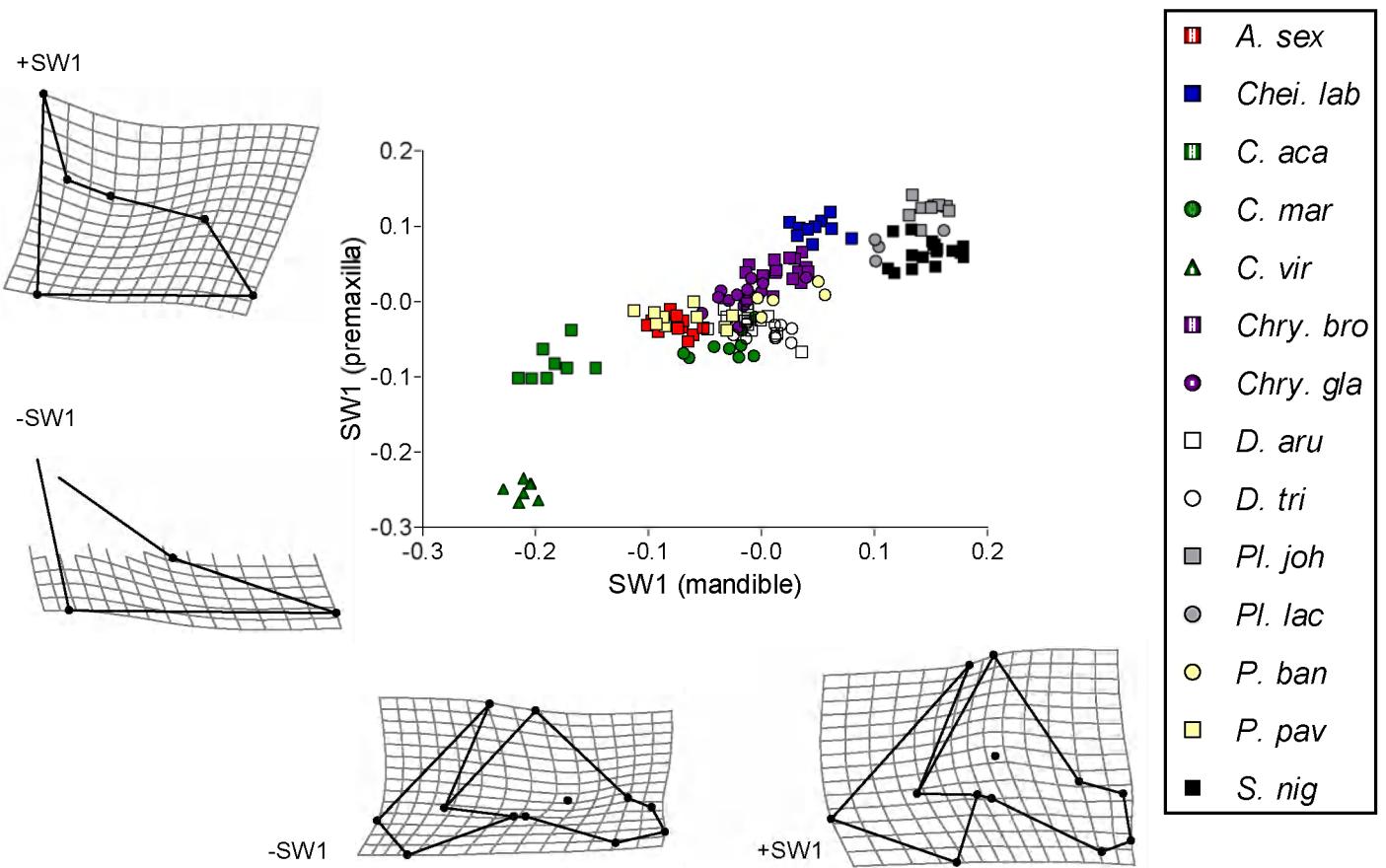
**Fig. 5.12.** Représentations des relations entre les formes (1) du neurocrâne et de l'unité «suspensorium et opercule» (au-dessus); (2) du neurocrâne et de la mandibule (en dessous) trouvées par les analyses PLS (Partial least squares analyses). Les grilles de transformation montrent les changements de forme du consensus associés à SW1.



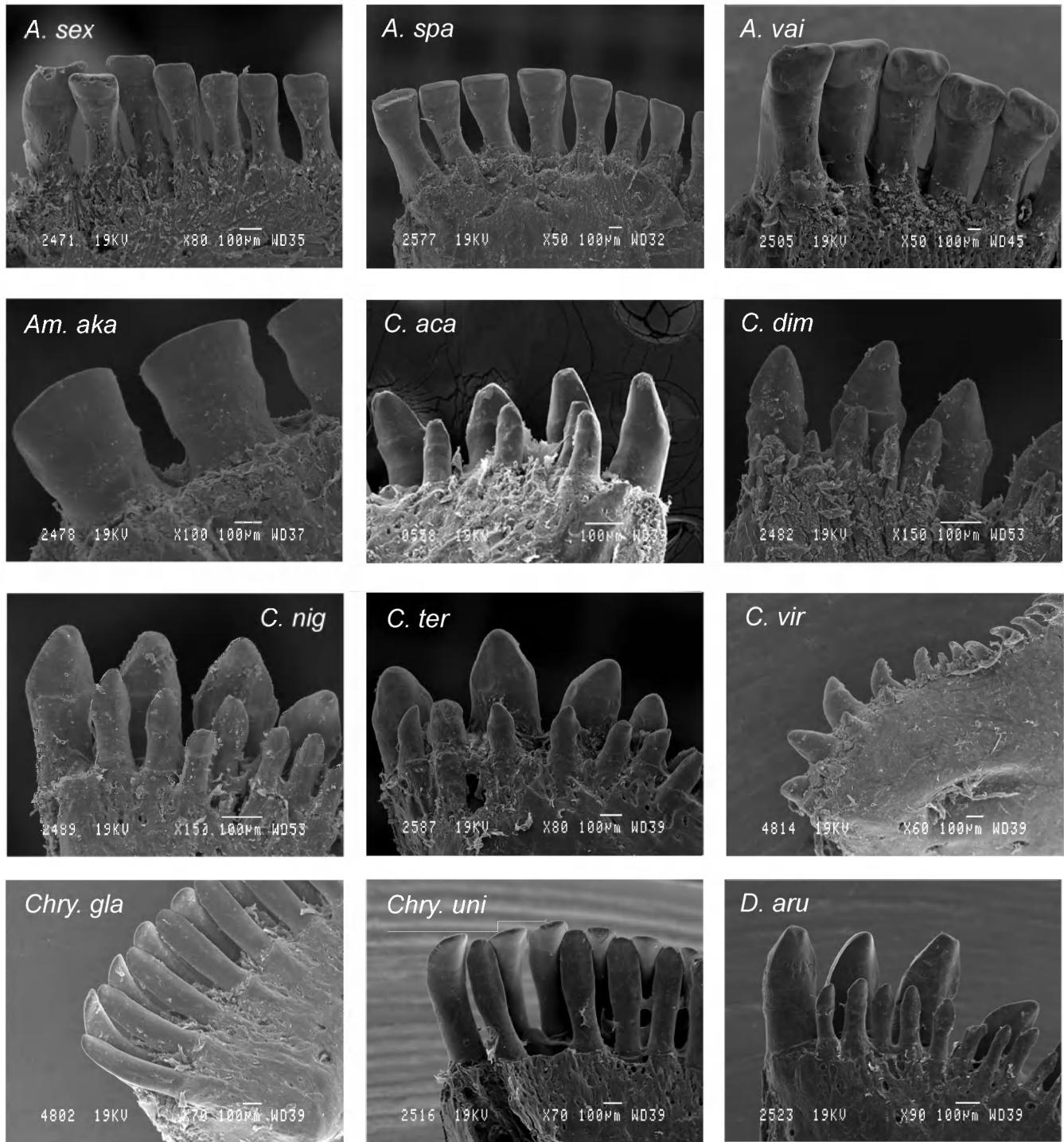
**Fig. 5.13.** Représentation de la relation entre les formes du neurocrâne et du prémaxillaire trouvée par l'analyse PLS (Partial least squares analysis). Les grilles de transformation montrent les changements de forme du consensus associés à SW1.



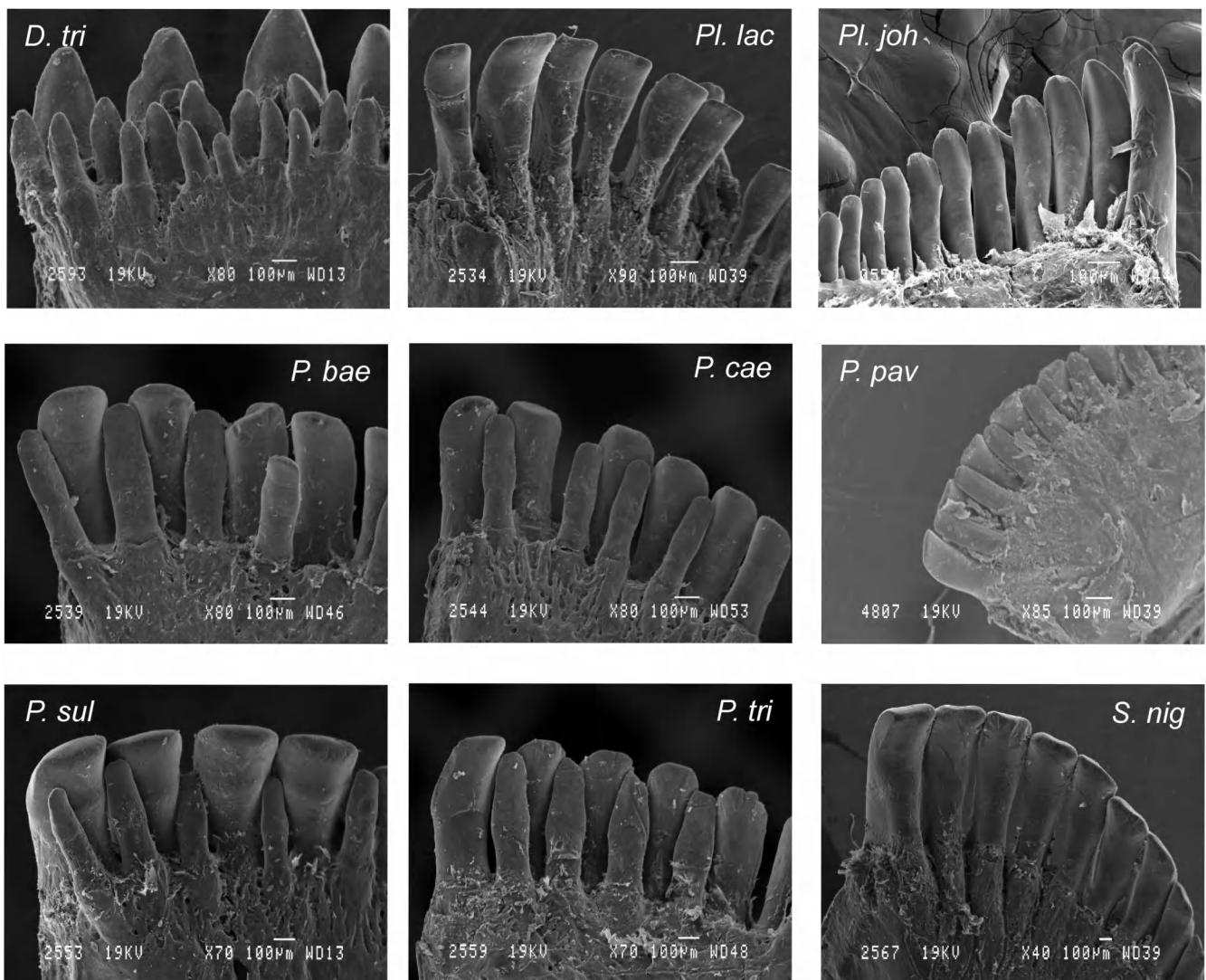
**Fig. 5.14.** Représentations des relations entre les formes (1) de l'unité «suspensorium et opercule» et de la mandibule (au-dessus); (2) de l'unité «suspensorium et opercule» et du prémaxillaire (en dessous) trouvées par les analyses PLS (Partial least squares analyses). Les grilles de transformation montrent les changements de forme du consensus associés à SW1.



**Fig. 5.15.** Représentation de la relation entre les formes de la mandibule et du prémaxillaire trouvée par l’analyse PLS (Partial least squares analysis). Les grilles de transformation montrent les changements de forme du consensus associés à SW1.

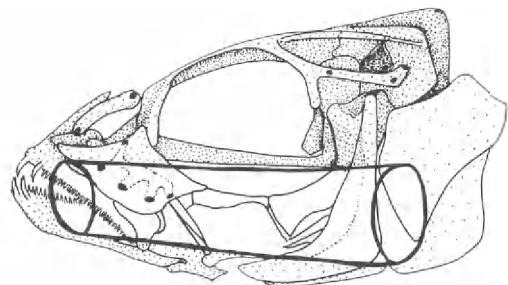


**Fig. 5.16. (partim 1).** Comparaison de la dentition chez les espèces adultes. Photographies réalisées au microscope électronique à balayage. Voir tableau 5.1 pour les abréviations.

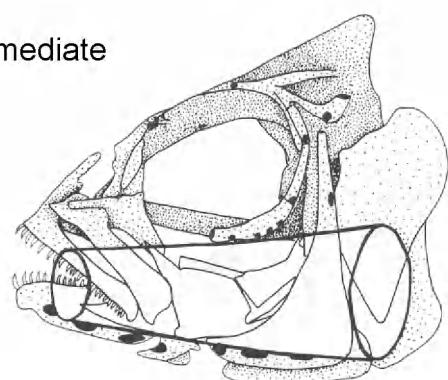


**Fig. 5.16. (partim 2).** Comparaison de la dentition chez les espèces adultes. Photographies réalisées au microscope électronique à balayage. Voir tableau 5.1 pour les abréviations.

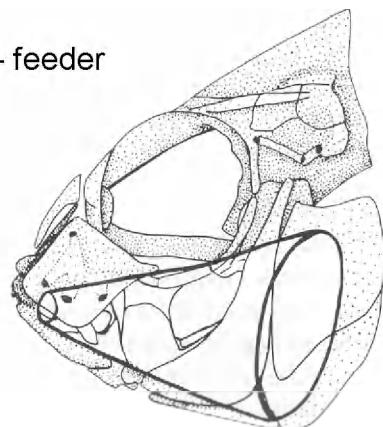
Ram – feeder



Intermediate



Suction – feeder



**Fig. 5.17.** Représentations des cônes d'aspiration chez trois modèles de poissons : un ram feeder, un suction feeder et un intermédiaire (d'après Liem 1993).

---

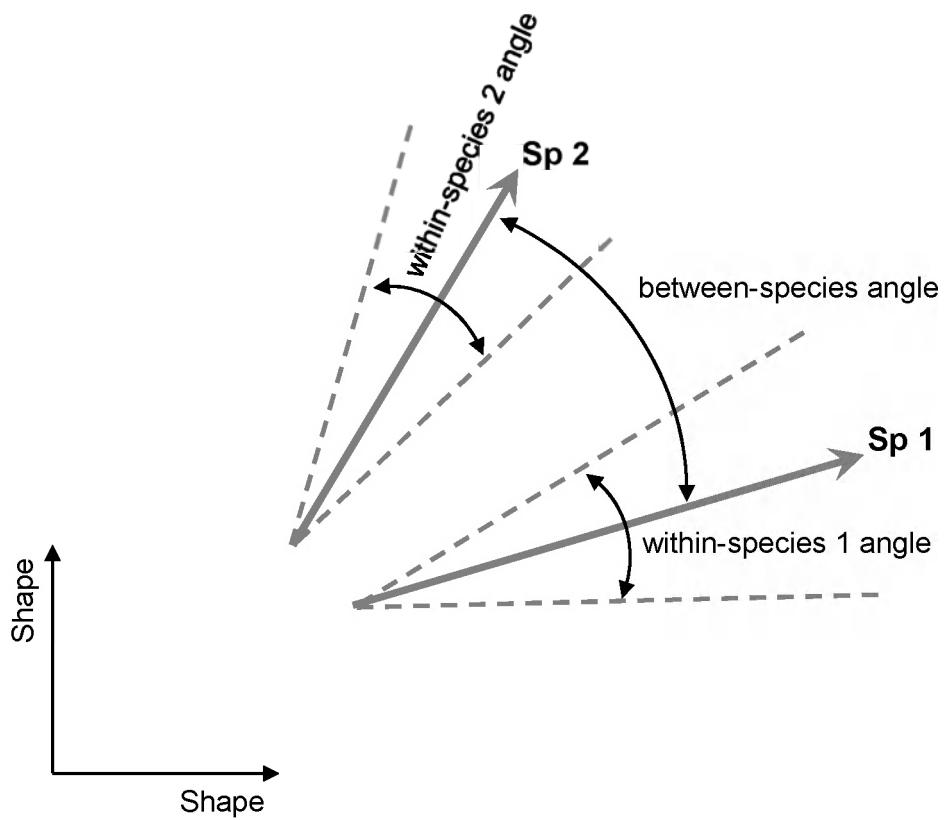
## CHAPITRE 6

DYNAMIQUE ONTOGÉNÉTIQUE DE LA DISPARITÉ DU  
SQUELETTE CÉPHALIQUE CHEZ LES POMACENTRIDAE

---

**Tableau 6.1.** Liste des espèces étudiées. PLD, amplitude de la durée de vie larvaire (selon Kavanagh & Alford 2003) SL, longueur standard;  $SL^{\text{settlement}}$ , longueur standard à la colonisation (selon Lo-Yat 2002);  $SL^{\text{max}}$ , longueur standard maximale (selon Allen 1991) en millimètre.

Species	Abbreviations	PLD (days)	$SL^{\text{settlement}}$	$SL^{\text{max}}$	Size range (SL, mm)	$n_{\text{neuro}}$	$n_{\text{susp}}$	$n_{\text{mand}}$	$n_{\text{premax}}$
<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	A. sex	16-18	10-11	140	10-102	41	38	43	41
<i>Chromis sp</i>	Chromis	18-29	6-8	70	7-77	33	36	35	34
<i>Chrysiptera brownriggii</i>	Chry. bro	18-29	14-15	60	14-55	50	52	55	55
<i>Chrysiptera glauca</i>	Chry. gla	15-24	14-16	80	13-68	37	39	36	37
<i>Dascyllus aruanus</i>	D. aru	16-26	7	65	7-60	55	55	58	59
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	D. tri	21-30	10-11	110	10-100	65	67	69	62
<i>Pomacentrus pavo</i>	P. pav	20-27	15-16	85	13-63	66	74	68	74
<i>Stegastes nigricans</i>	S. nig	24-34	15	115	14-127	37	37	37	36



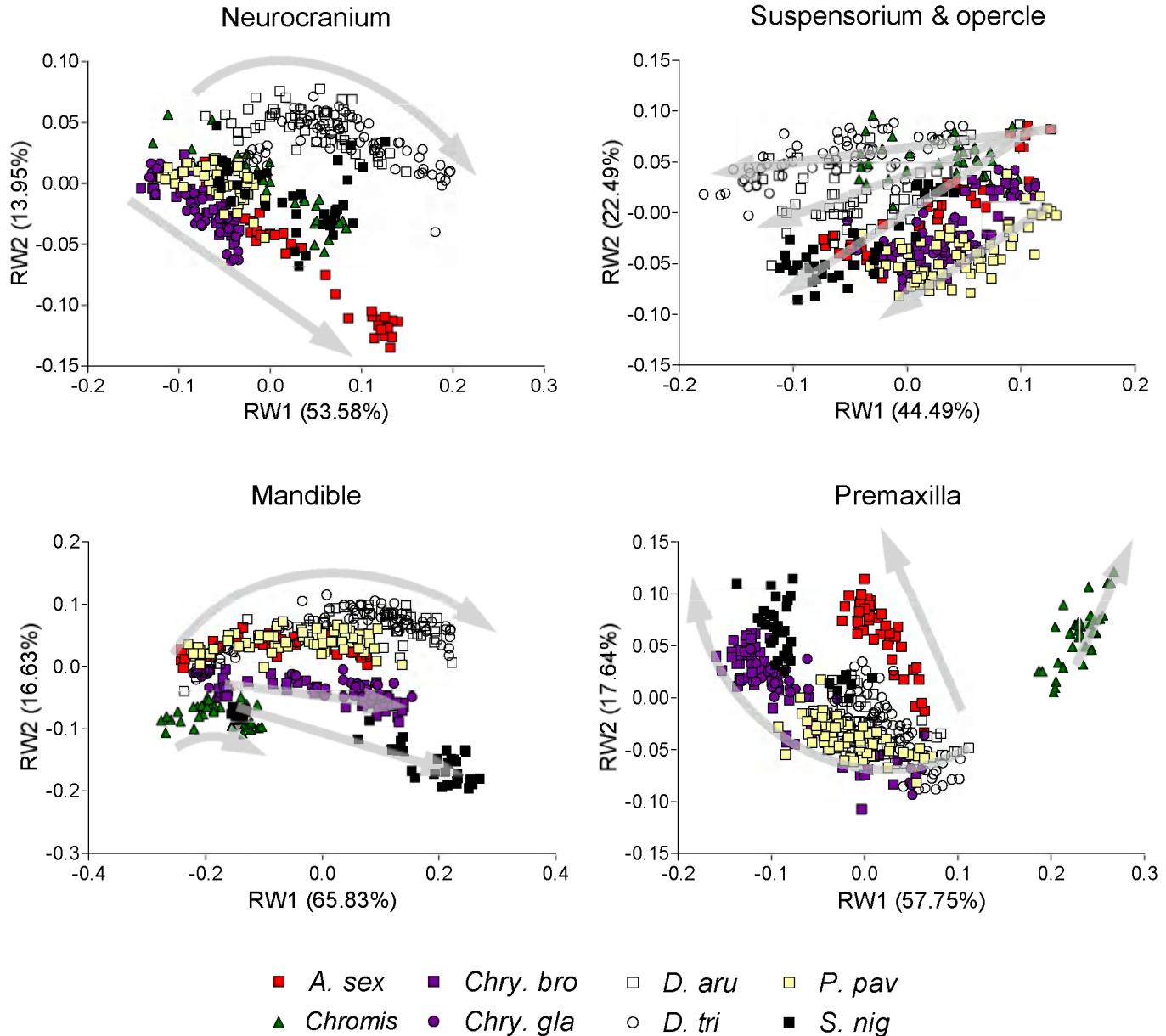
**Fig. 6.1.** Illustration des comparaisons intra- et inter-spécifiques des patrons de changement de forme durant le développement. Le vecteur de changements de forme ontogénétique chez les deux espèces (Sp 1 et Sp 2) est illustré par une flèche grise. L'angle exprimant la variabilité intra-spécifique (within-species angles) est calculé par bootstrapping (400) et les limites de confiance à 95% obtenues sont illustrées par les lignes pointillées. L'angle inter-spécifique (between-species angle) est considéré comme statistiquement significatif si l'angle entre les ontogénies de l'espèce 1 (Sp 1) et de l'espèce 2 (Sp 2) est supérieur au 95% d'intervalle des angles intra-spécifiques.

**Tableau 6.2.** Régressions linéaires des variables de forme en fonction du logarithme de la taille centroïde (CS) de chaque unité squelettique. Voir le Tableau 6.1 pour les abréviations des espèces.

Species	Element	% Explained variance	Goodall's F-test	
			F-value	p
<i>A. sex</i>	<i>Neurocranium</i>	83.5	197.22	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	74.1	103.23	< 0.001
	<i>Mandible</i>	87.6	291.46	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	63.6	68.27	< 0.001
<i>Chromis</i>	<i>Neurocranium</i>	69.7	71.41	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	43.5	26.18	< 0.001
	<i>Mandible</i>	56.2	44.06	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	40.8	22.05	< 0.001
<i>Chry. bro</i>	<i>Neurocranium</i>	59.8	71.57	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	55.1	61.32	< 0.001
	<i>Mandible</i>	82.7	253.78	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	62.7	89.42	< 0.001
<i>Chry. gla</i>	<i>Neurocranium</i>	59.4	51.17	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	61.2	58.41	< 0.001
	<i>Mandible</i>	83.1	167.12	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	71.4	87.51	< 0.001
<i>D. aru</i>	<i>Neurocranium</i>	47.7	48.35	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	43.1	40.29	< 0.001
	<i>Mandible</i>	75.7	179.48	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	52.9	64.36	< 0.001
<i>D. tri</i>	<i>Neurocranium</i>	67.1	128.8	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	66.2	127.6	< 0.001
	<i>Mandible</i>	80.3	275.36	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	56.2	77.1	< 0.001
<i>P. pav</i>	<i>Neurocranium</i>	46.7	56.17	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	41.2	50.62	< 0.001
	<i>Mandible</i>	80.1	266.94	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	41.5	51.21	< 0.001
<i>S. nig</i>	<i>Neurocranium</i>	51.7	37.58	< 0.001
	<i>Suspensorium and opercle</i>	49.8	34.78	< 0.001
	<i>Mandible</i>	70.4	83.99	< 0.001
	<i>Premaxilla</i>	39.8	22.58	< 0.001

**Tableau 6.3.** Tests de modèles allométriques communs pour la relation forme-taille chez les huit espèces.

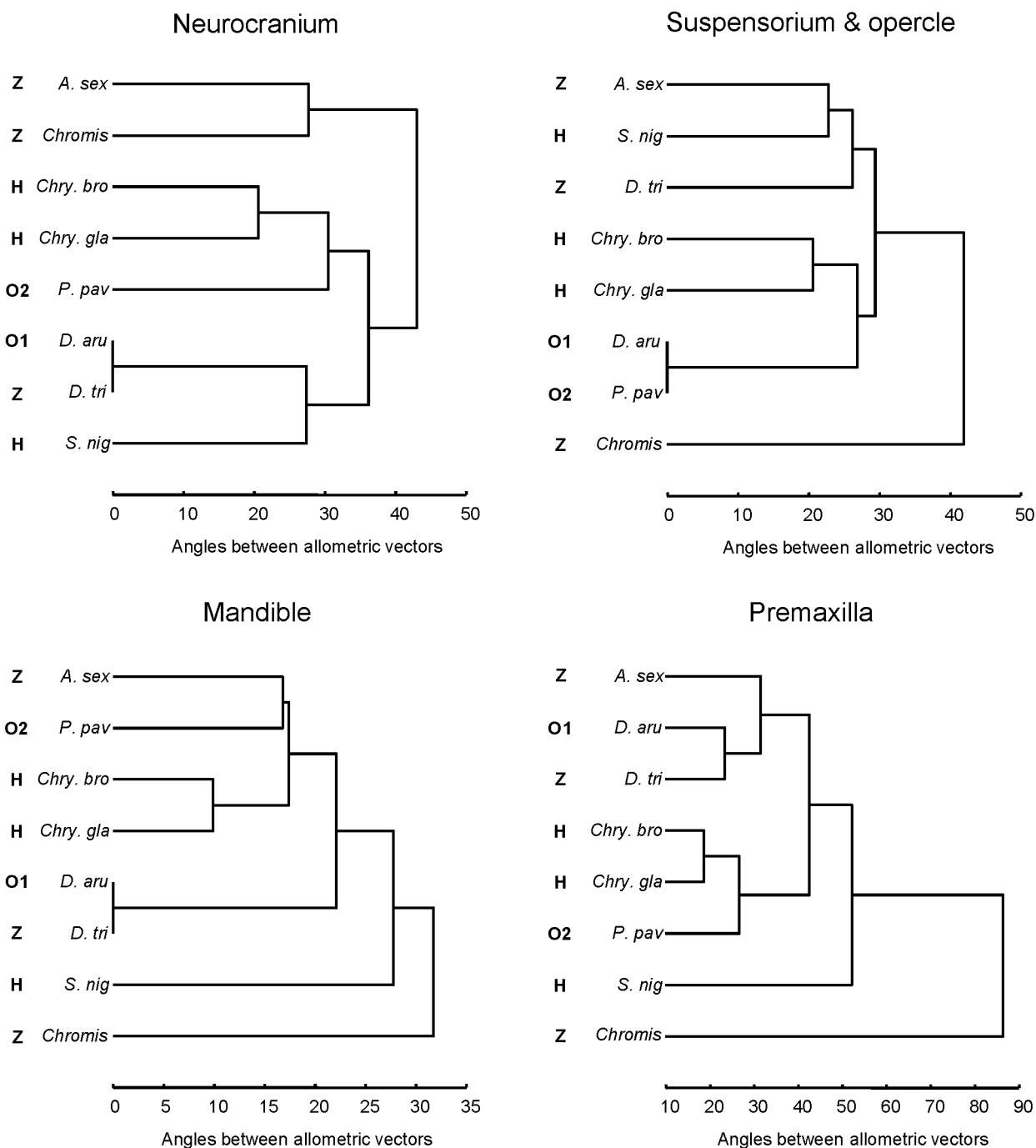
Element	Test of common slopes			Test for homogeneity of intercepts		
	$\lambda_{WILKS}$	F	p	$\lambda_{WILKS}$	F	p
<i>Neurocranium</i>	0.005	10.12	< 0.001	$4.7 \times 10^{-5}$	25.98	< 0.001
<i>Suspensorium and opercle</i>	0.063	6.59	< 0.001	$1.5 \times 10^{-4}$	32.25	< 0.001
<i>Mandible</i>	0.012	11.79	< 0.001	$4.5 \times 10^{-5}$	40.36	< 0.001
<i>Premaxilla</i>	0.114	13.50	< 0.001	$8.0 \times 10^{-5}$	71.74	< 0.001



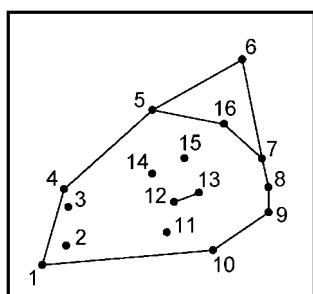
**Fig. 6.2.** Représentations graphiques des relative warps 1 et 2 pour le neurocrâne, l'unité «suspensorium et opercule», la mandibule et le prémaxillaire. Les pourcentages de variance de forme résumés par RW1 et RW2 sont donnés entre parenthèses. Les flèches grises ont été ajoutées de manière arbitraire afin d'illustrer certaines directions de trajectoires de croissance.

**Tableau 6.4.** Angles (en degrés) entre les vecteurs ontogénétiques de toutes les espèces. Les résultats sont obtenus par une procédure de bootstrap (N = 400). Les angles significativement différents de 0.0° sont en gras. Voir Tableau 6.1 pour les abréviations des espèces.

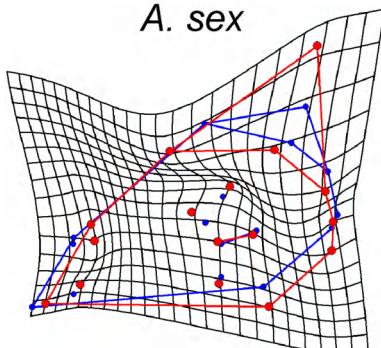
	A. sex	Chromis	Chry. bro	Chry. gla	D. aru	D. tri	P. pav	S. nig
<i>Neurocranium</i>	A. sex	-						
	<i>Chromis</i>	<b>27.7</b>	-					
	<i>Chry. bro</i>	<b>45.4</b>	<b>53.4</b>	-				
	<i>Chry. gla</i>	<b>36.1</b>	<b>43.1</b>	<b>20.6</b>	-			
	<i>D. aru</i>	<b>33.5</b>	<b>38.5</b>	<b>38</b>	<b>37.4</b>	-		
	<i>D. tri</i>	<b>33.8</b>	<b>36.2</b>	<b>40.3</b>	<b>39.3</b>	12.6	-	
	<i>P. pav</i>	<b>47.1</b>	<b>53.6</b>	<b>28.5</b>	<b>32.5</b>	<b>37.3</b>	<b>40.3</b>	-
	<i>S. nig</i>	<b>43.4</b>	<b>51.8</b>	<b>30.3</b>	<b>32.9</b>	<b>26</b>	<b>28.8</b>	<b>30.1</b>
<i>Suspensorium</i>	A. sex	-						
& opercle	<i>Chromis</i>	<b>45.5</b>	-					
	<i>Chry. bro</i>	<b>34.5</b>	<b>52.6</b>	-				
	<i>Chry. gla</i>	<b>25.6</b>	<b>41.4</b>	<b>20.6</b>	-			
	<i>D. aru</i>	<b>27.8</b>	<b>32.5</b>	<b>34.4</b>	<b>28.2</b>	-		
	<i>D. tri</i>	<b>26.3</b>	<b>31.9</b>	<b>42.1</b>	<b>29</b>	<b>24.9</b>	-	
	<i>P. pav</i>	<b>22.1</b>	<b>39.3</b>	<b>24.8</b>	<b>19.9</b>	17.2	<b>28</b>	-
	<i>S. nig</i>	<b>22.8</b>	<b>50.2</b>	<b>32.5</b>	<b>26.6</b>	<b>30.5</b>	<b>26</b>	<b>28.9</b>
<i>Mandible</i>	A. sex	-						
	<i>Chromis</i>	<b>33.3</b>	-					
	<i>Chry. bro</i>	<b>18</b>	<b>40.5</b>	-				
	<i>Chry. gla</i>	<b>15.9</b>	<b>36.9</b>	<b>9.9</b>	-			
	<i>D. aru</i>	<b>21.8</b>	<b>20.1</b>	<b>28.9</b>	<b>24.2</b>	-		
	<i>D. tri</i>	<b>17.5</b>	<b>24.3</b>	<b>23.5</b>	<b>19.1</b>	8	-	
	<i>P. pav</i>	<b>16.8</b>	<b>33</b>	<b>17.9</b>	<b>17.8</b>	<b>21.9</b>	<b>20.3</b>	-
	<i>S. nig</i>	<b>31.9</b>	<b>34.2</b>	<b>29.1</b>	<b>23.8</b>	<b>25.8</b>	<b>26</b>	<b>30.1</b>
<i>Premaxilla</i>	A. sex	-						
	<i>Chromis</i>	<b>72.9</b>	-					
	<i>Chry. bro</i>	<b>50.8</b>	<b>78.5</b>	-				
	<i>Chry. gla</i>	<b>40.8</b>	<b>89.6</b>	<b>18.7</b>	-			
	<i>D. aru</i>	<b>35.8</b>	<b>88.5</b>	<b>52.8</b>	<b>42.1</b>	-		
	<i>D. tri</i>	<b>27.1</b>	<b>75.2</b>	<b>39.1</b>	<b>31.8</b>	<b>23.4</b>	-	
	<i>P. pav</i>	<b>46.9</b>	<b>97.6</b>	<b>31.3</b>	<b>21.9</b>	<b>40.4</b>	<b>37.6</b>	-
	<i>S. nig</i>	<b>58.2</b>	<b>101.3</b>	<b>50.6</b>	<b>46.4</b>	<b>59.1</b>	<b>55</b>	<b>43.4</b>



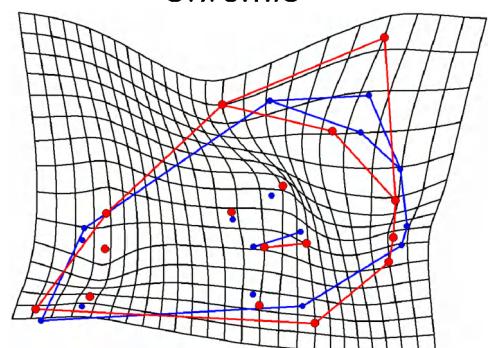
**Fig. 6.3.** Comparaison des angles entre les trajectoires allométriques pour le neurocrâne, l'unité «suspensorium et opercule», la mandibule et le prémaxillaire (Analyse de cluster de type UPGMA sur la matrice de comparaison 2 à 2 des angles). Les lettres réfèrent au régime alimentaire de chaque espèce : Z, zooplanctonophage; H, Herbivore; O1, Omnivore se nourrissant principalement de proies animales; O2, Omnivore se nourrissant principalement d'algues filamenteuses.



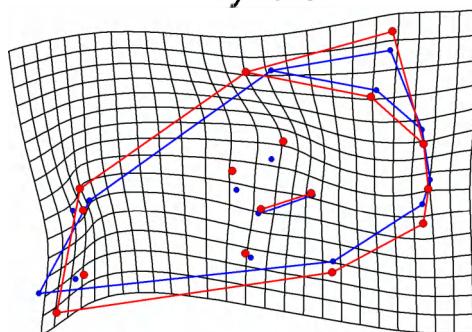
*A. sex*



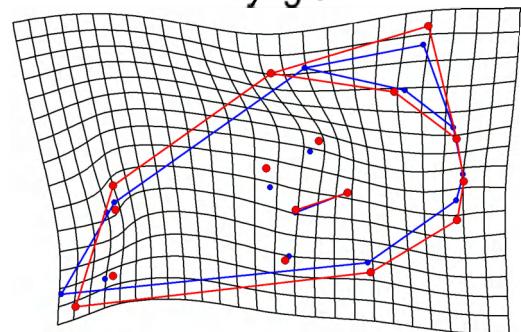
*Chromis*



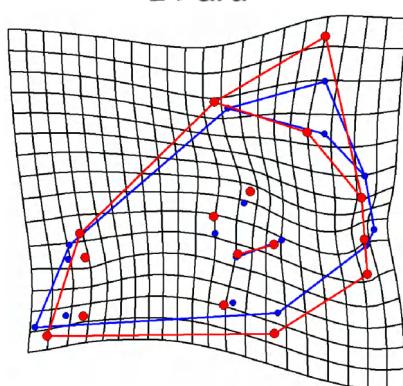
*Chry. bro*



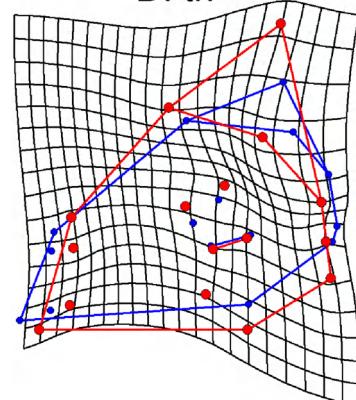
*Chry. gla*



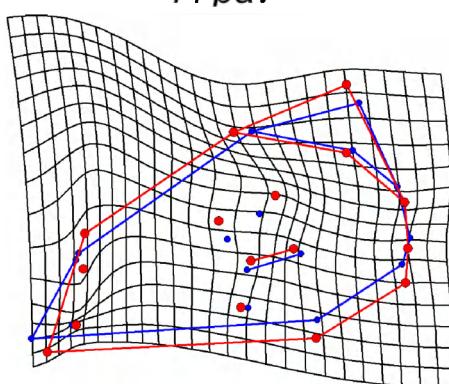
*D. aru*



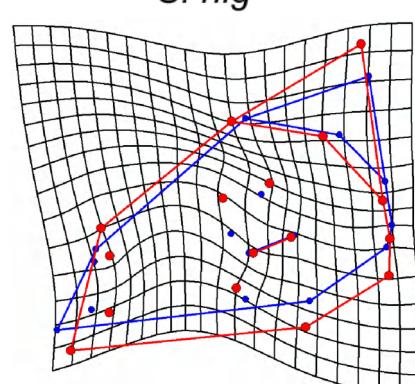
*D. tri*



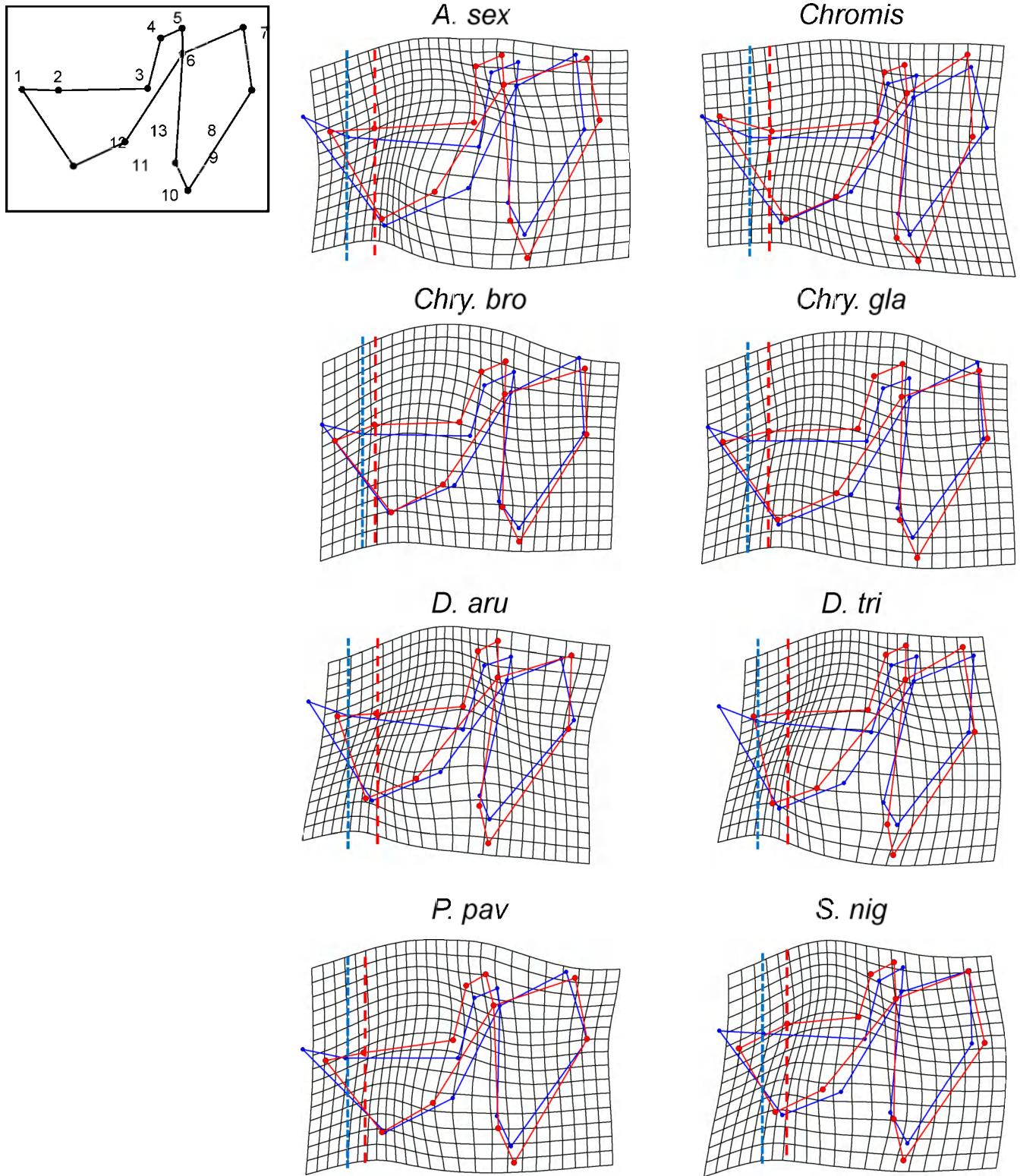
*P. pav*



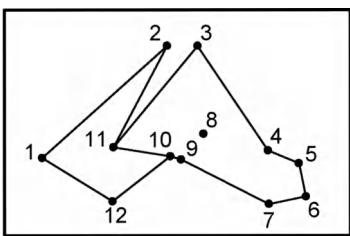
*S. nig*



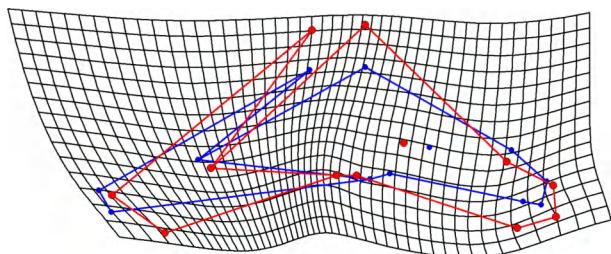
**Fig. 6.4.** Variation de la forme du neurocrâne au cours de l'ontogénie de chaque espèce. Ces transformations, calculées par régression multivariée de la forme sur le logarithme de la taille centroïde, sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Pour une visualisation optimale, les transformations ont été multipliées par un facteur 0.8. Les formes larvaires et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge.



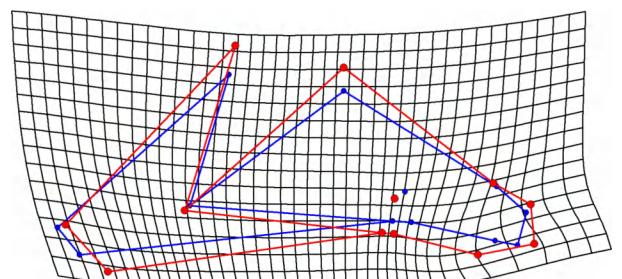
**Fig. 6.5.** Variation de la forme du suspensorium et de l'opercule au cours de l'ontogénie de chaque espèce. Ces transformations, calculées par régression multivariée de la forme sur le logarithme de la taille centroïde, sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Les formes larvaires et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge. Les lignes verticales pointillées passent par le point repère 2 qui est la zone d'articulation du palatin sur le neurocrâne.



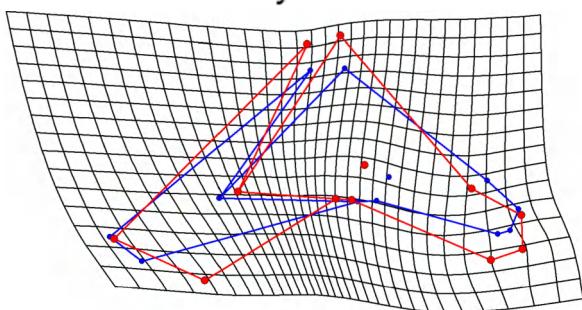
*A. sex*



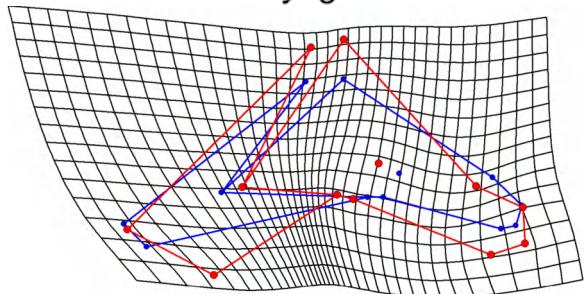
*Chromis*



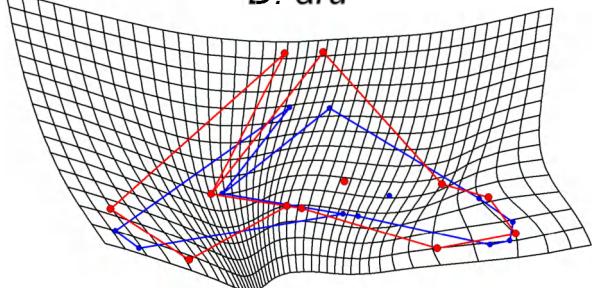
*Chry. bro*



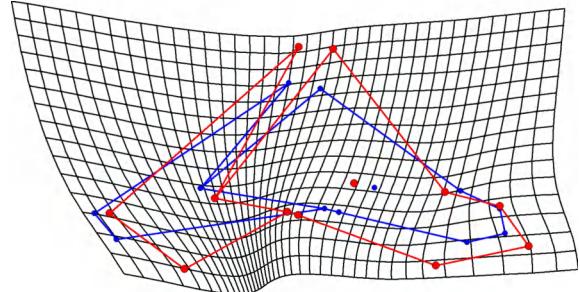
*Chry. gla*



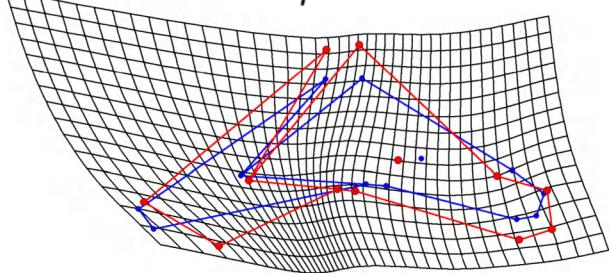
*D. aru*



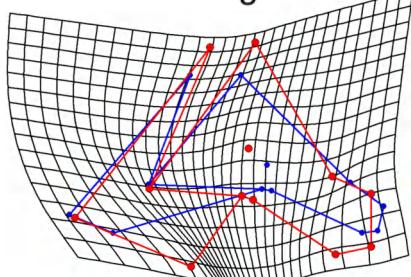
*D. tri*



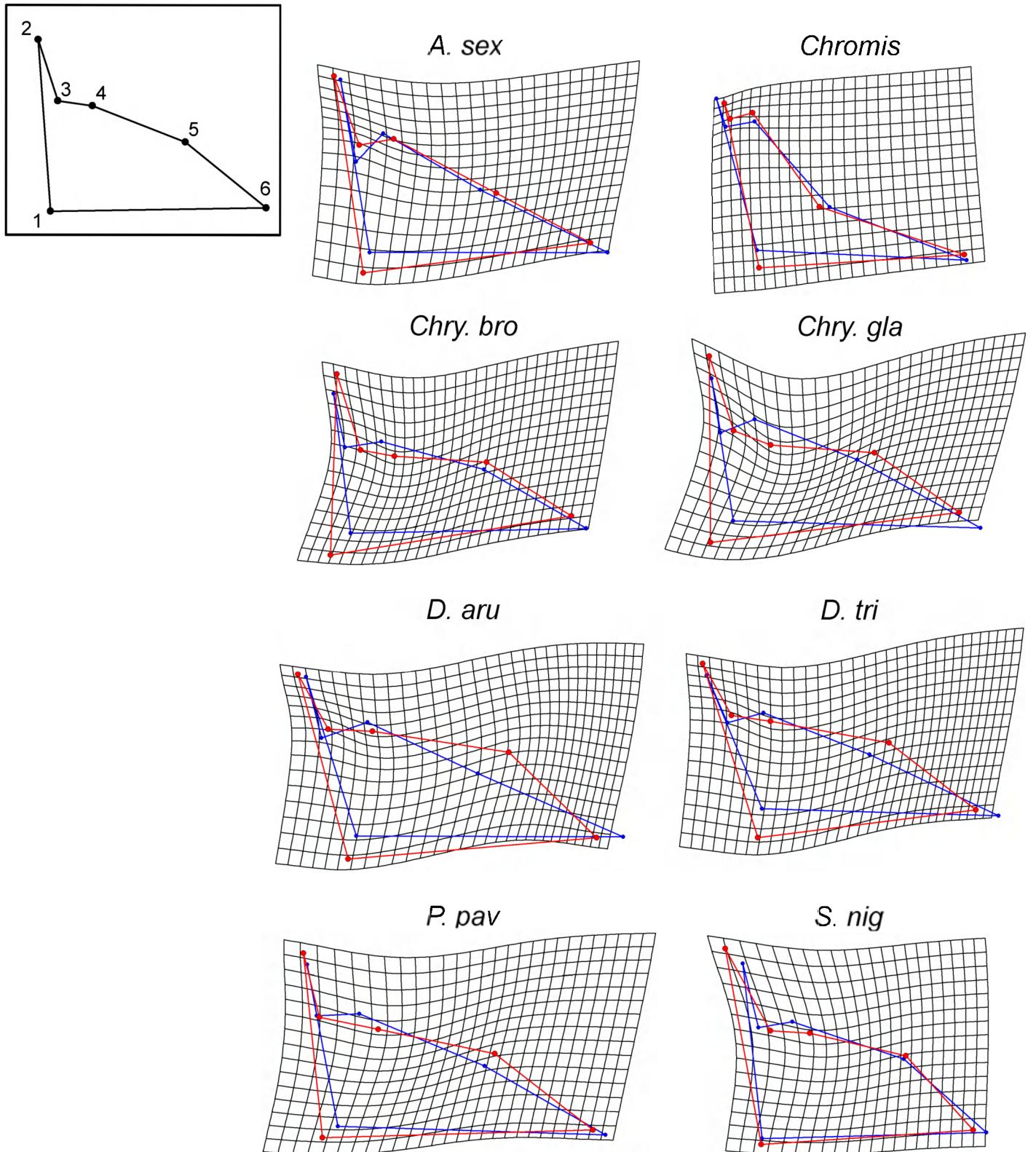
*P. pav*



*S. nig*



**Fig. 6.6.** Variation de la forme de la mandibule au cours de l'ontogénie de chaque espèce. Ces transformations, calculées par régression multivariée de la forme sur le logarithme de la taille centroïde, sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Pour une visualisation optimale, les transformations ont été multipliées par un facteur 0.6. Les formes larvaires et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge.



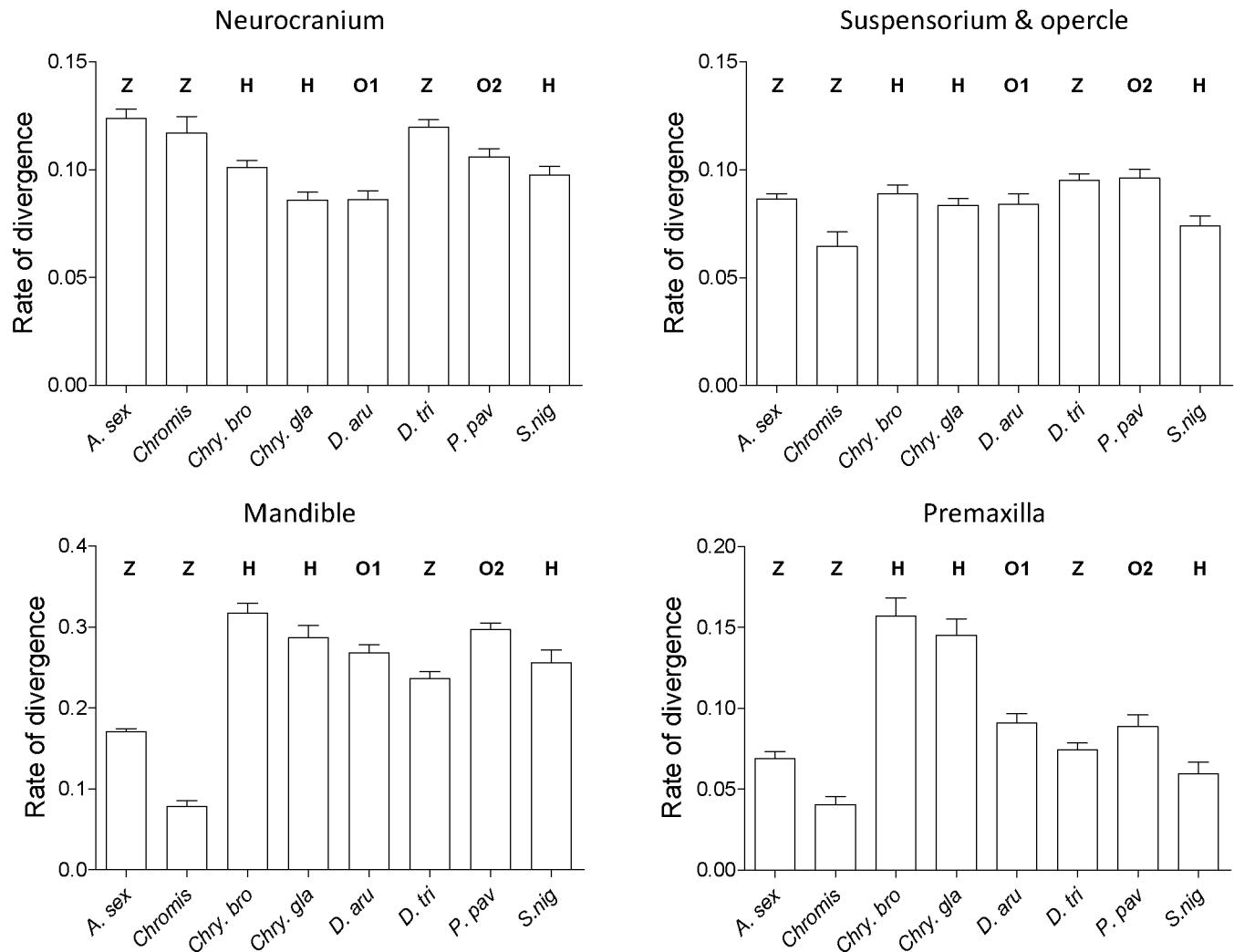
**Fig. 6.7.** Variation de la forme du prémaxillaire au cours de l'ontogénie de chaque espèce. Ces transformations, calculées par régression multivariée de la forme sur le logarithme de la taille centroïde, sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Les formes larvaires et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge.

**Tableau 6.5.** ANCOVA testant les différences de vitesse de changements de forme entre les huit espèces pour chaque unité squelettique.

Element	F	df	p
<i>Neurocranium</i>	13.50	7, 368	< 0.001
<i>Suspensorium and opercle</i>	6.66	7, 382	< 0.001
<i>Mandible</i>	57.34	7, 385	< 0.001
<i>Premaxilla</i>	26.96	7, 382	< 0.001

**Tableau 6.6.** Longueurs des trajectoires ontogénétiques en unité de distance Procrustes pour chaque unité squelettique; Moyenne (95% d'intervalle de confiance).

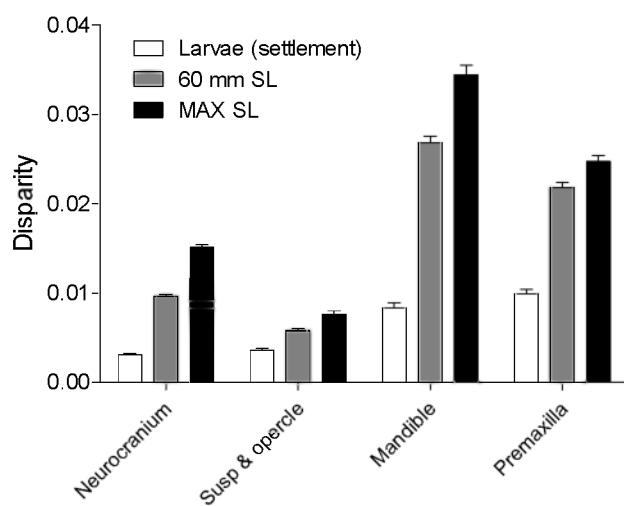
Species	Neurocranium	Susp. & opercle	Mandible	Premaxilla
<i>A. sex</i>	0.212 (0.200-0.224)	0.170 (0.164-0.177)	0.254 (0.246-0.261)	0.117 (0.106-0.128)
<i>Chromis sp</i>	0.150 (0.139-0.163)	0.111 (0.101-0.125)	0.122 (0.108-0.136)	0.074 (0.062-0.088)
<i>Chry. bro</i>	0.101 (0.096-0.105)	0.099 (0.095-0.104)	0.236 (0.217-0.250)	0.133 (0.115-0.147)
<i>Chry. gla</i>	0.105 (0.100-0.113)	0.118 (0.112-0.126)	0.273 (0.250-0.293)	0.162 (0.145-0.178)
<i>D. aru</i>	0.136 (0.128-0.144)	0.148 (0.140-0.157)	0.309 (0.289-0.324)	0.128 (0.117-0.139)
<i>D. tri</i>	0.176 (0.170-0.182)	0.166 (0.158-0.174)	0.312 (0.291-0.326)	0.131 (0.121-0.142)
<i>P. pav</i>	0.123 (0.117-0.129)	0.136 (0.131-0.144)	0.285 (0.271-0.296)	0.107 (0.096-0.120)
<i>S. nig</i>	0.134 (0.125-0.145)	0.112 (0.102-0.121)	0.292 (0.255-0.319)	0.091 (0.077-0.106)



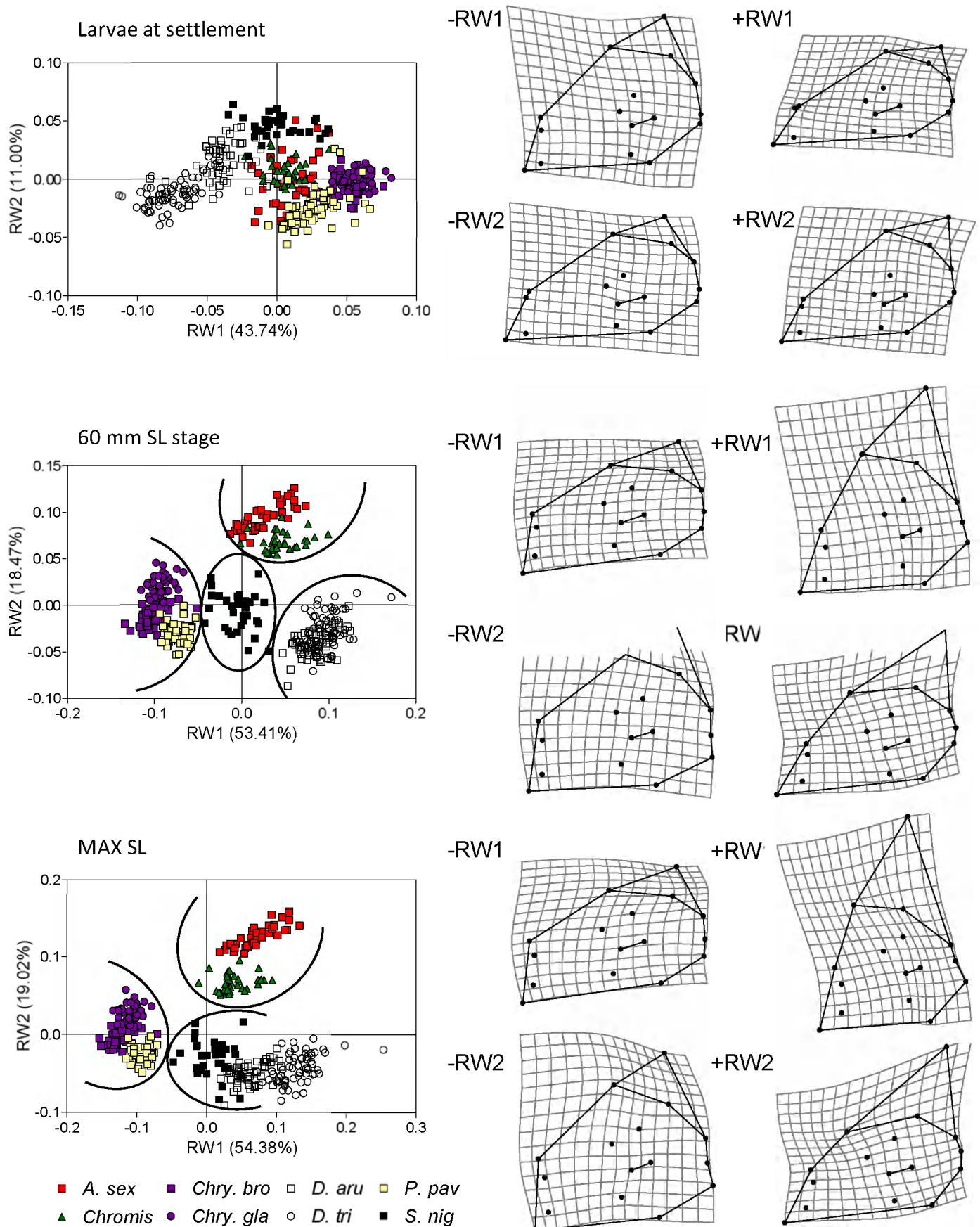
**Fig. 6.8.** Vitesses de divergence par rapport à la forme larvaire (moyenne  $\pm$  erreur standard), estimées par la régression des distances Procrustes entre chaque spécimen et la forme larvaire moyenne de son espèce en fonction du logarithme de la taille centroïde. Les lettres réfèrent au régime alimentaire de chaque espèce: Z, zooplanctonophage; H, Herbivore; O1, Omnivore se nourrissant principalement de proies animales; O2, Omnivore se nourrissant principalement d'algues filamenteuses.

**Tableau 6.7.** Disparité de la forme de chaque unité squelettique au stade de la colonisation, à 60 mm SL et à la longueur standard maximale (MAX SL). Les intervalles de confiance (95% CI) sont obtenus par rééchantillonnage.

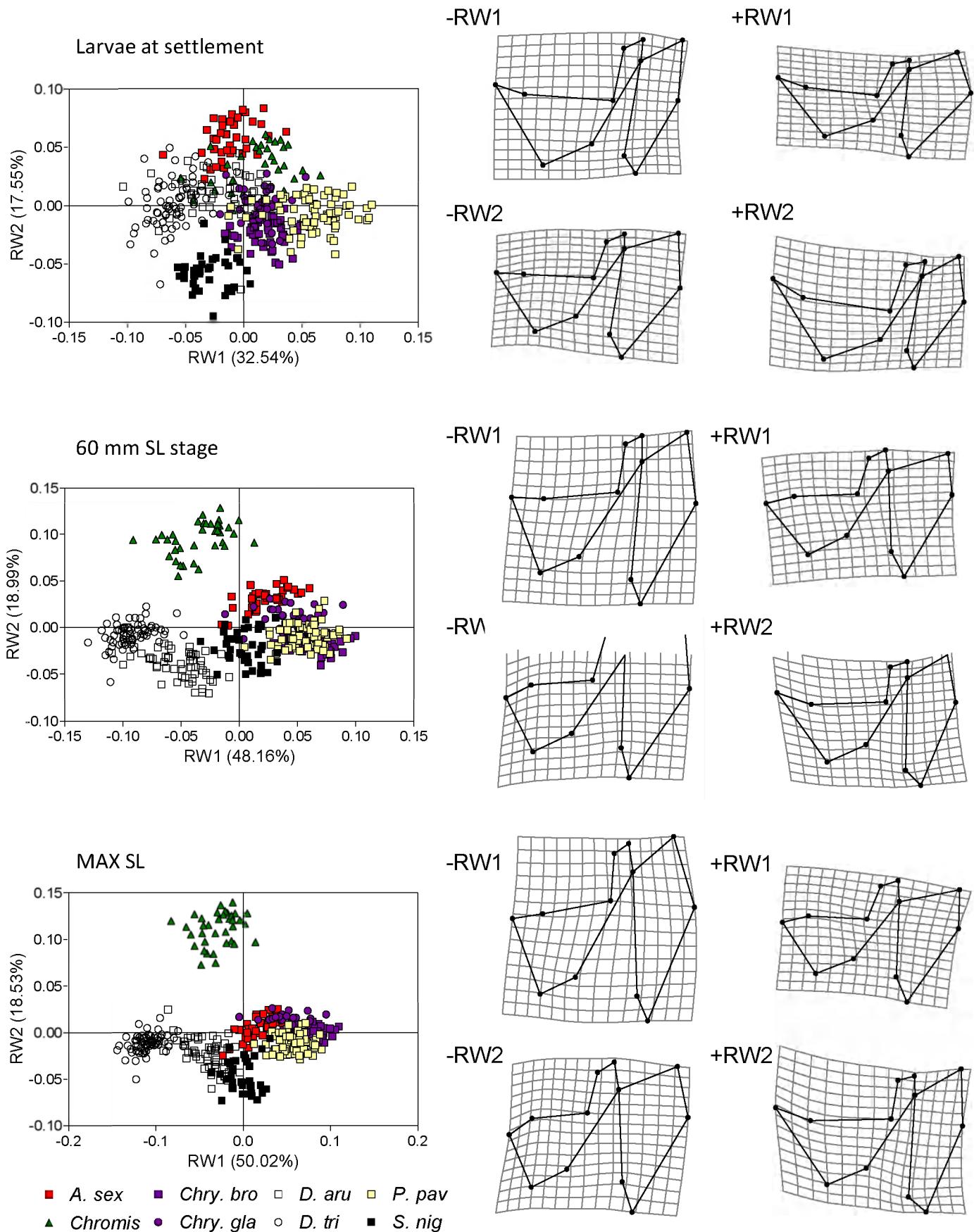
Element	Settling larvae		60mm SL		MAX SL	
	Disparity	95% CI	Disparity	95% CI	Disparity	95% CI
<i>Neurocranium</i>	0.0031	0.0030-0.0035	0.0096	0.0094-0.0100	0.0151	0.0146-0.0157
<i>Susp. &amp; opercle</i>	0.0036	0.0034-0.0042	0.0058	0.0055-0.0064	0.0076	0.0070-0.0085
<i>Mandible</i>	0.0083	0.0074-0.1000	0.0268	0.0255-0.0278	0.0344	0.0321-0.0362
<i>Premaxilla</i>	0.0099	0.0090-0.0109	0.0218	0.0206-0.0227	0.0247	0.0231-0.0257



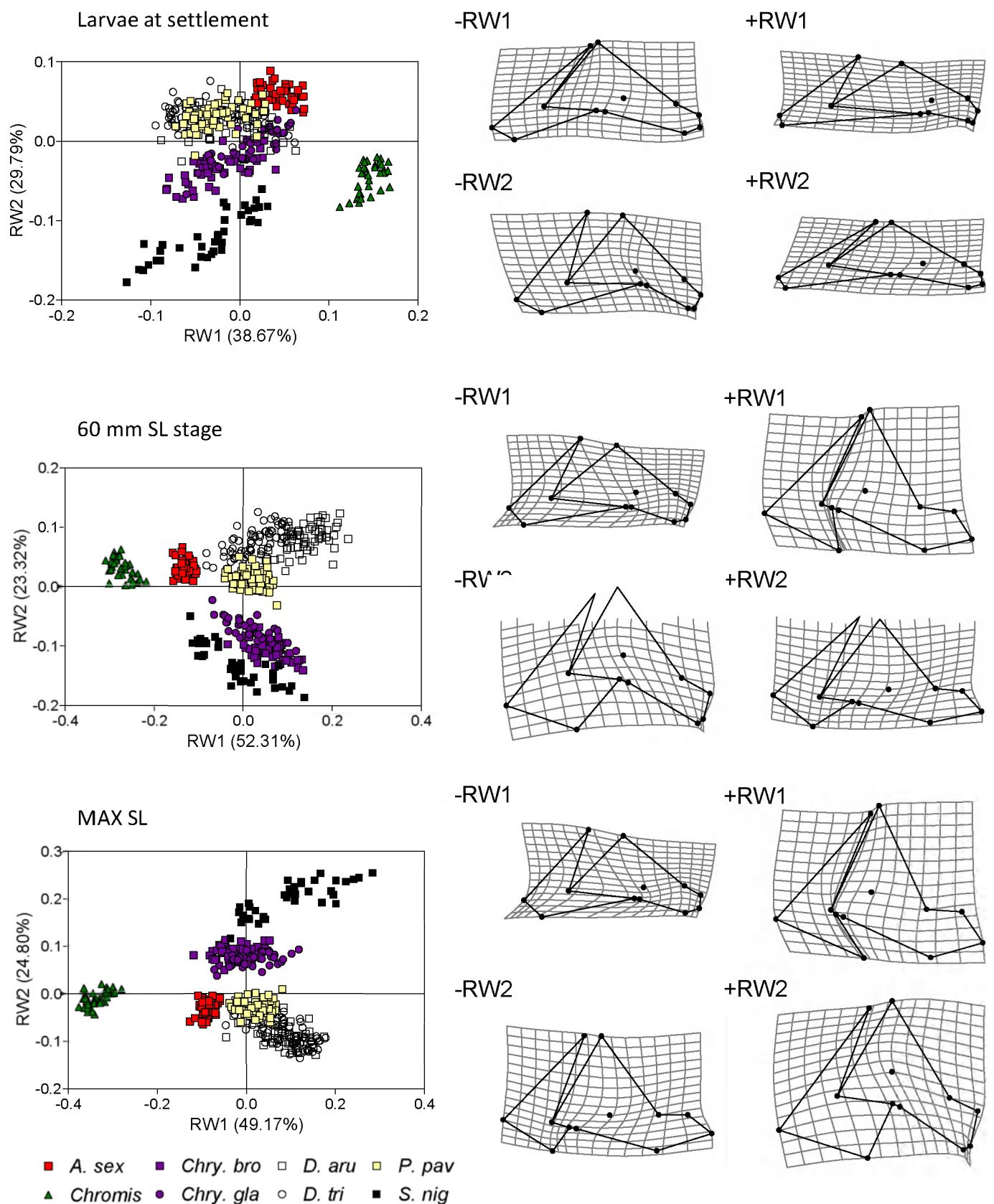
**Fig. 6.9.** Histogrammes illustrant la disparité de forme de chaque unité squelettique (moyenne ± erreur standard) à trois stades ontogénétiques : larve à la colonisation, taille de 60 mm SL et taille adulte maximale.



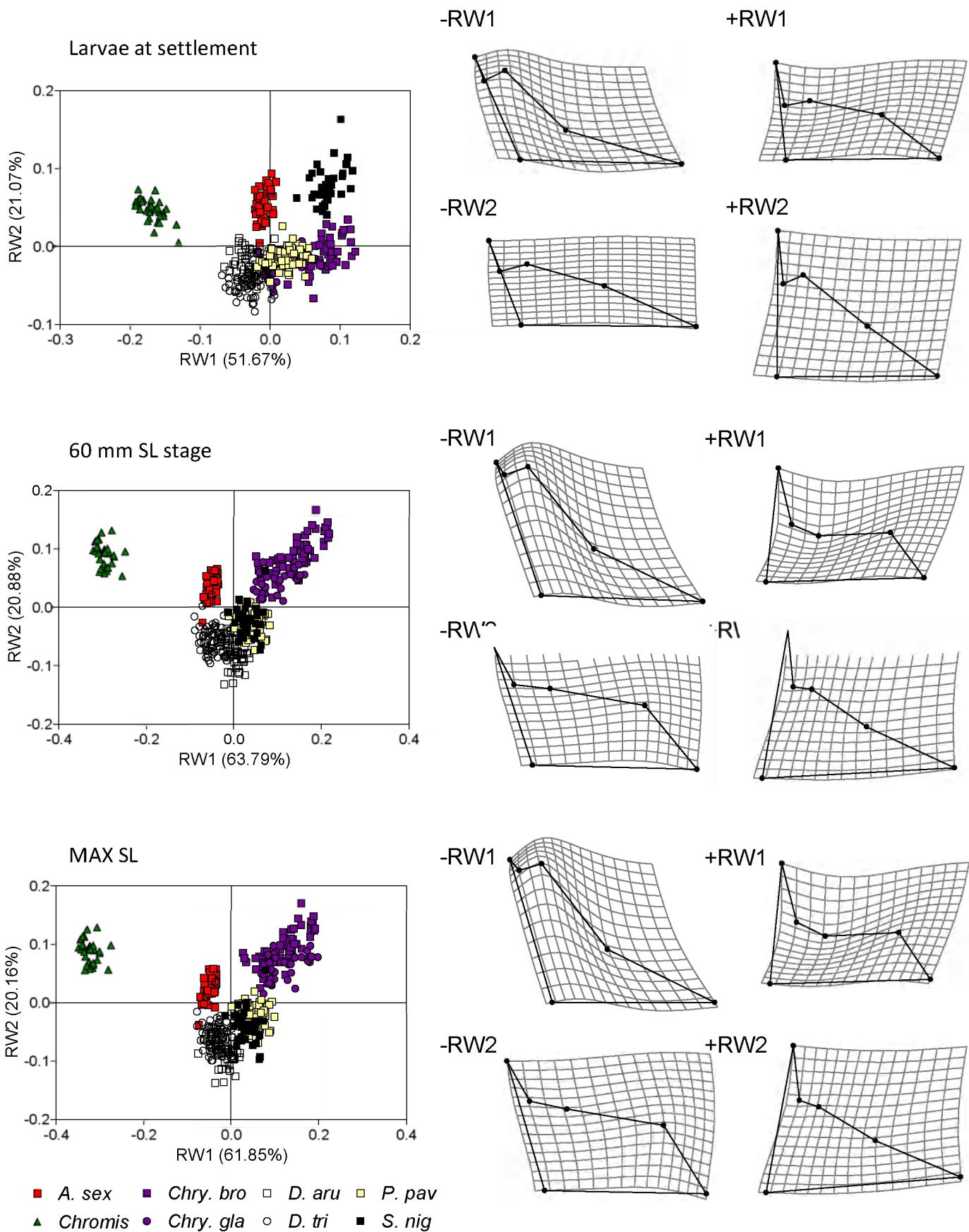
**Fig. 6.10.** Analyse des relatives warps du neurocrâne à la colonisation (au-dessus), à 60 mm SL (milieu) et à la taille maximum adulte (en-dessous). Les grilles de déformation illustrent les variations de forme le long des axes RW1 et RW2 (valeurs minimale (-RW) et maximale (+RW)).



**Fig. 6.11.** Analyse des relatives warps de l'unité «suspensorium et opercule» à la colonisation (au-dessus), à 60 mm SL (milieu) et à la taille maximum adulte (en-dessous). Les grilles de déformation illustrent les variations de forme le long des axes RW1 et RW2 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



**Fig. 6.12.** Analyse des relatives warps de la mandibule à la colonisation (au-dessus), à 60 mm SL (milieu) et à la taille maximum adulte (en-dessous). Les grilles de déformation illustrent les variations de forme le long des axes RW1 et RW2 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).



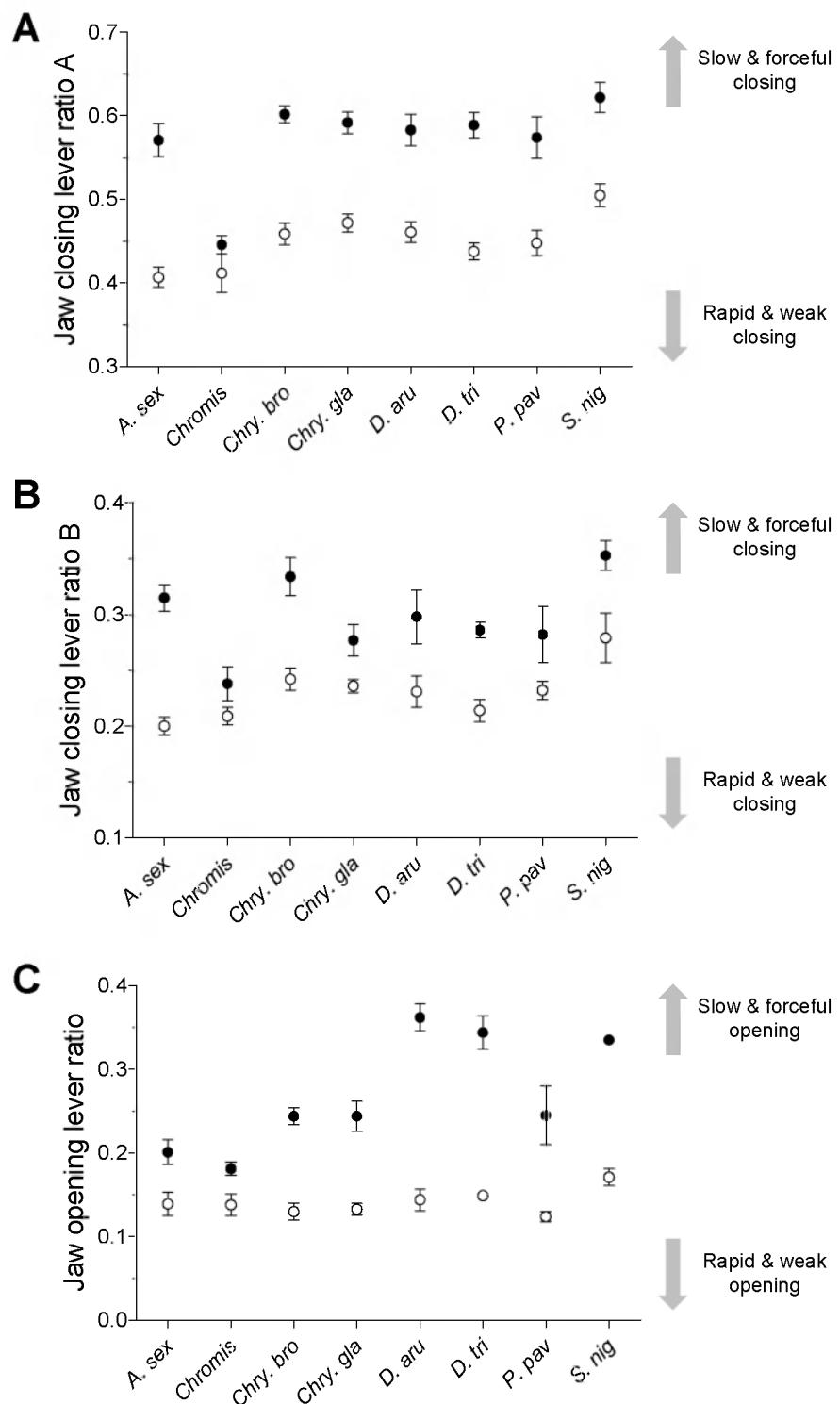
**Fig. 6.13.** Analyse des relatives warps du prémaxillaire à la colonisation (au-dessus), à 60 mm SL (milieu) et à la taille maximum adulte (en-dessous). Les grilles de déformation illustrent les variations de forme le long des axes RW1 et RW2 (valeur minimale (-RW) et maximale (+RW)).

**Tableau 6.8.** Comparaisons des hyperplans (définis par les deux premières composantes principales, PCs) de variation de forme des unités squelettiques entre les trois stades ontogénétiques : larves à la colonisation, 60 mm SL et taille adulte maximale. L'amplitude de la variabilité au sein d'un même plan (within-stage ranges) et l'angle entre deux plans (between-stages) sont calculés par une procédure de bootstrap (N = 400). Les angles sont exprimés en degrés.

Element	Stages 1-2	Within-stage 1	Within-stage 2	Between-stages	Significance
Neurocranium	Larvae-60 mm	70.06	10.75	79.83	S
	Larvae-MAX	64.28	14.01	86.39	S
	60 mm-MAX	10.38	14.08	15.52	S
Susp. & opercle	Larvae-60 mm	36.23	12.9	55.6	S
	Larvae-MAX	35.93	13.46	56.54	S
	60 mm-MAX	13.29	13.03	16.68	S
Mandible	Larvae-60 mm	10.77	12.72	44.54	S
	Larvae-MAX	12.47	20.89	44.32	S
	60 mm-MAX	12.41	18.6	16.04	NS
Premaxilla	Larvae-60 mm	21.03	6.67	61.75	S
	Larvae-MAX	20.24	8.6	70.38	S
	60 mm-MAX	6.62	9.19	9.04	NS

**Tableau 6.9.** Disparité des bras de levier de la mandibule au stade larvaire (colonisation) et à la taille adulte maximale (MAX SL).

Lever	Larvae		MAX SL	
	Variance	Range (MIN-MAX)	Variance	Range (MIN-MAX)
Jaw opening lever ratio	0.000577	0.14 (0.10-0.25)	0.006793	0.36 (0.17-0.53)
Jaw closing lever ratio A	0.001438	0.20 (0.38-0.58)	0.004846	0.37 (0.44-0.81)
Jaw closing lever ratio B	0.000814	0.15 (0.18-0.33)	0.001374	0.20 (0.24-0.43)



**Fig. 6.14.** Représentations graphiques (moyenne et écart-type) des rapports de bras de levier pour (A), (B) la fermeture de la bouche et (C) l'ouverture de la bouche. Les ratios des leviers de fermeture de la bouche ont été calculés avec l'insertion du faisceau A2 (A) et A3 $\beta$  (B) de l'adducteur de la mandibule. Les cercles blancs et noirs sont respectivement les larves et les adultes.

**Tableau 6.10.** Résumé de la diversité des paramètres développementaux observée chez les huit espèces étudiées.

<i>Element</i>	<i>Larval shapes</i>	<i>Allometric Pattern</i>	<i>Length of ontogenetic trajectories</i>	<i>Rate of development</i>
<i>Neurocranium</i>	8	7	4	2
<i>Susp. &amp; opercle</i>	8	7	3	3
<i>Mandible</i>	8	7	2	3
<i>Premaxilla</i>	8	8	2	4

## ANNEXE 6.1

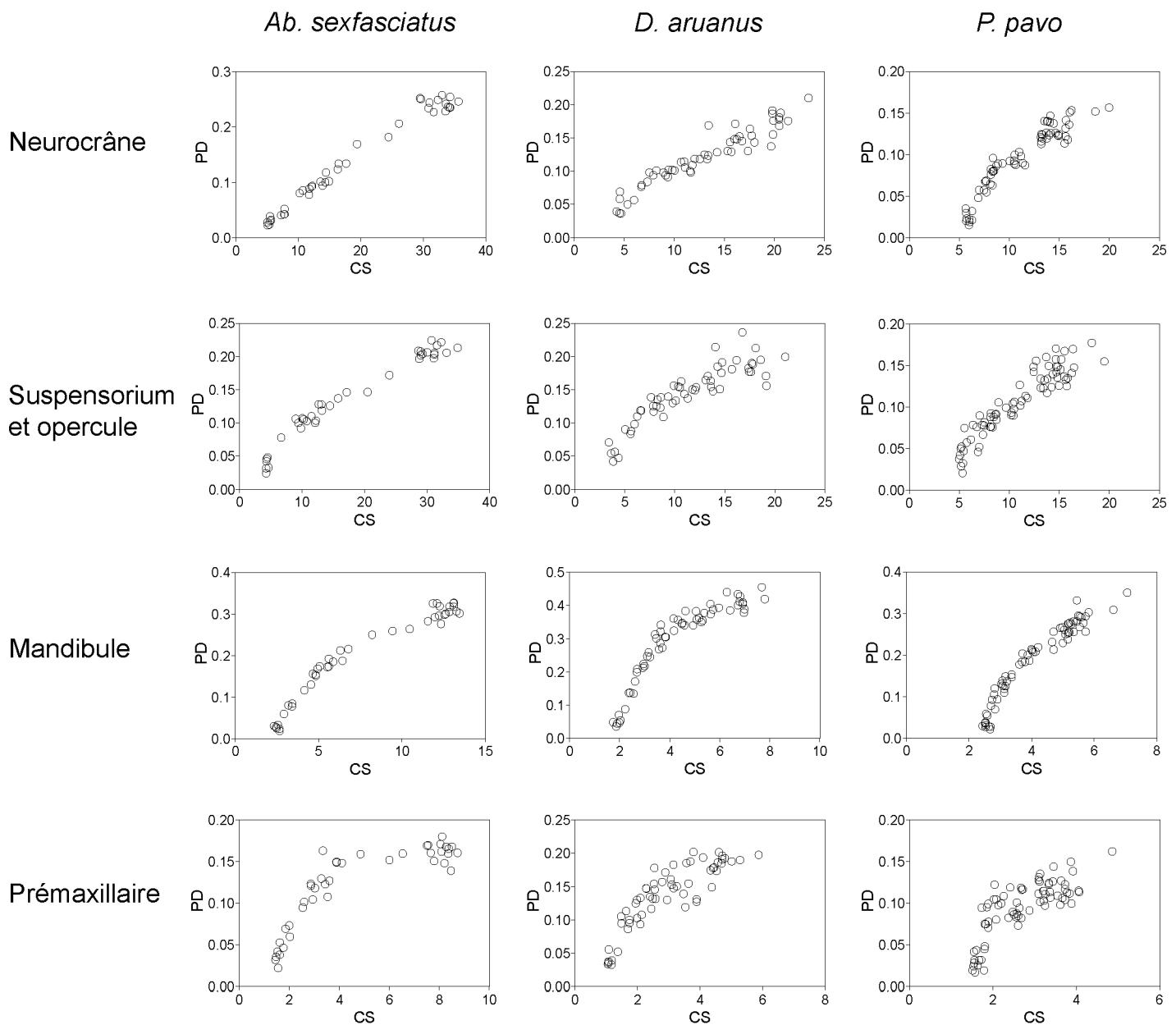


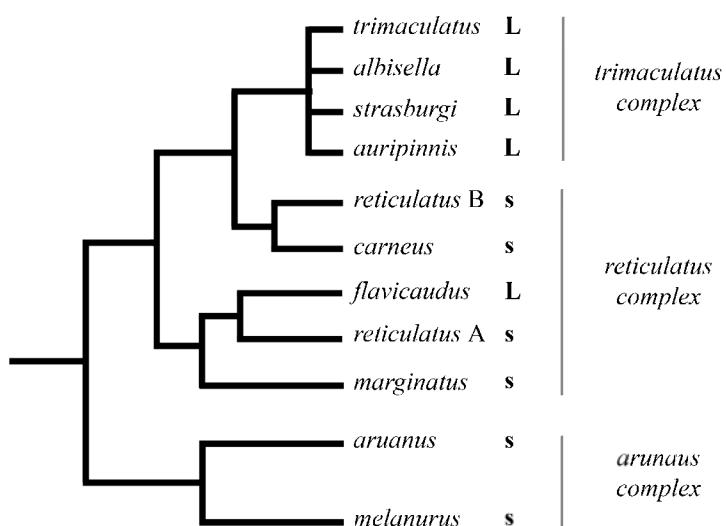
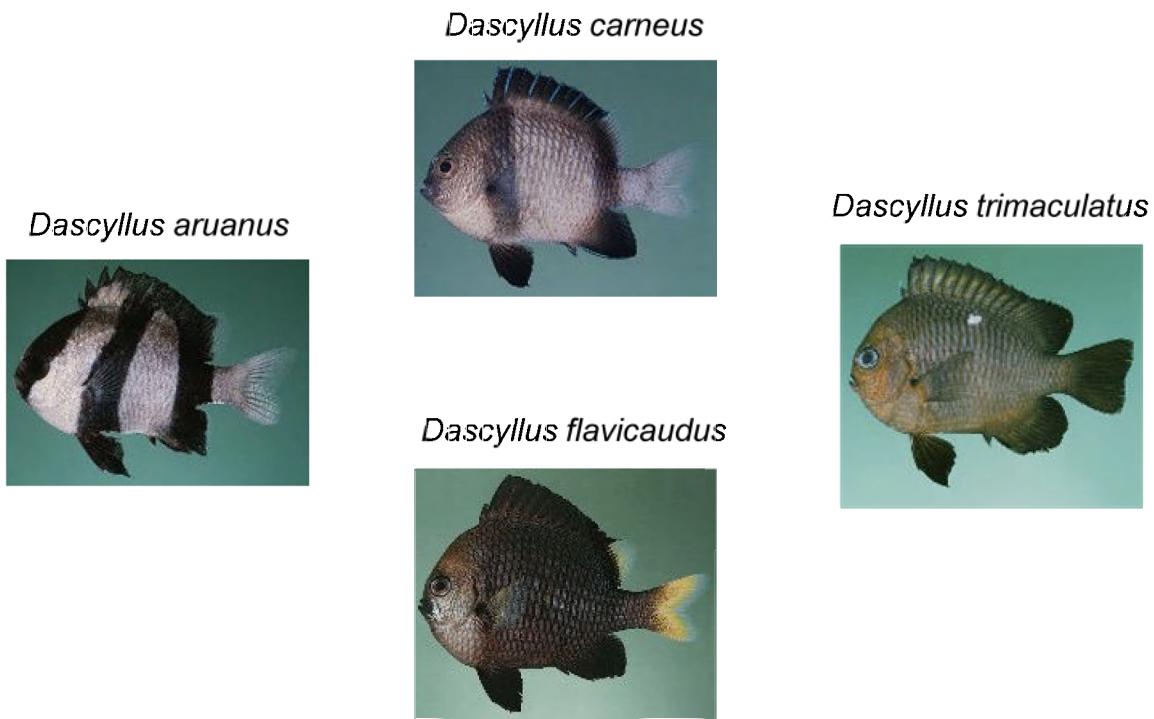
Illustration des dynamiques de changements de forme chez trois espèces de Pomacentridae. Dans la grande majorité des cas, les courbes sont de type asymptotique où une diminution de la vitesse des changements de forme est observée au cours de la croissance. Ces dynamiques sont rarement de type linéaire, où la vitesse de changement de forme est constante au cours de la croissance (ex: neurocrâne chez *Ab. sexfasciatus*).

---

## CHAPITRE 7

# VARIATIONS DES ALLOMÉTRIES ONTOGÉNÉTIQUES CHEZ LE GENRE *DASCYLLUS*

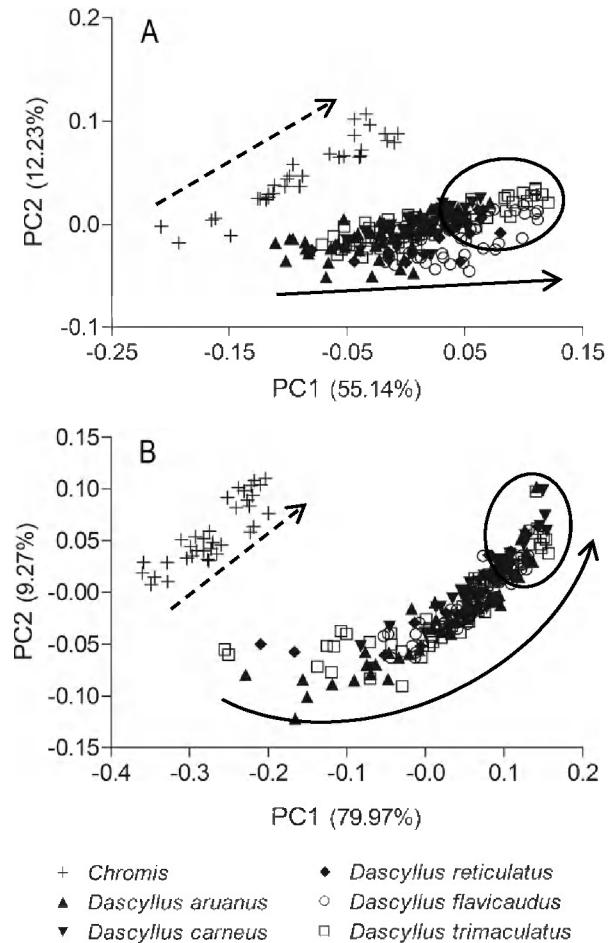
---



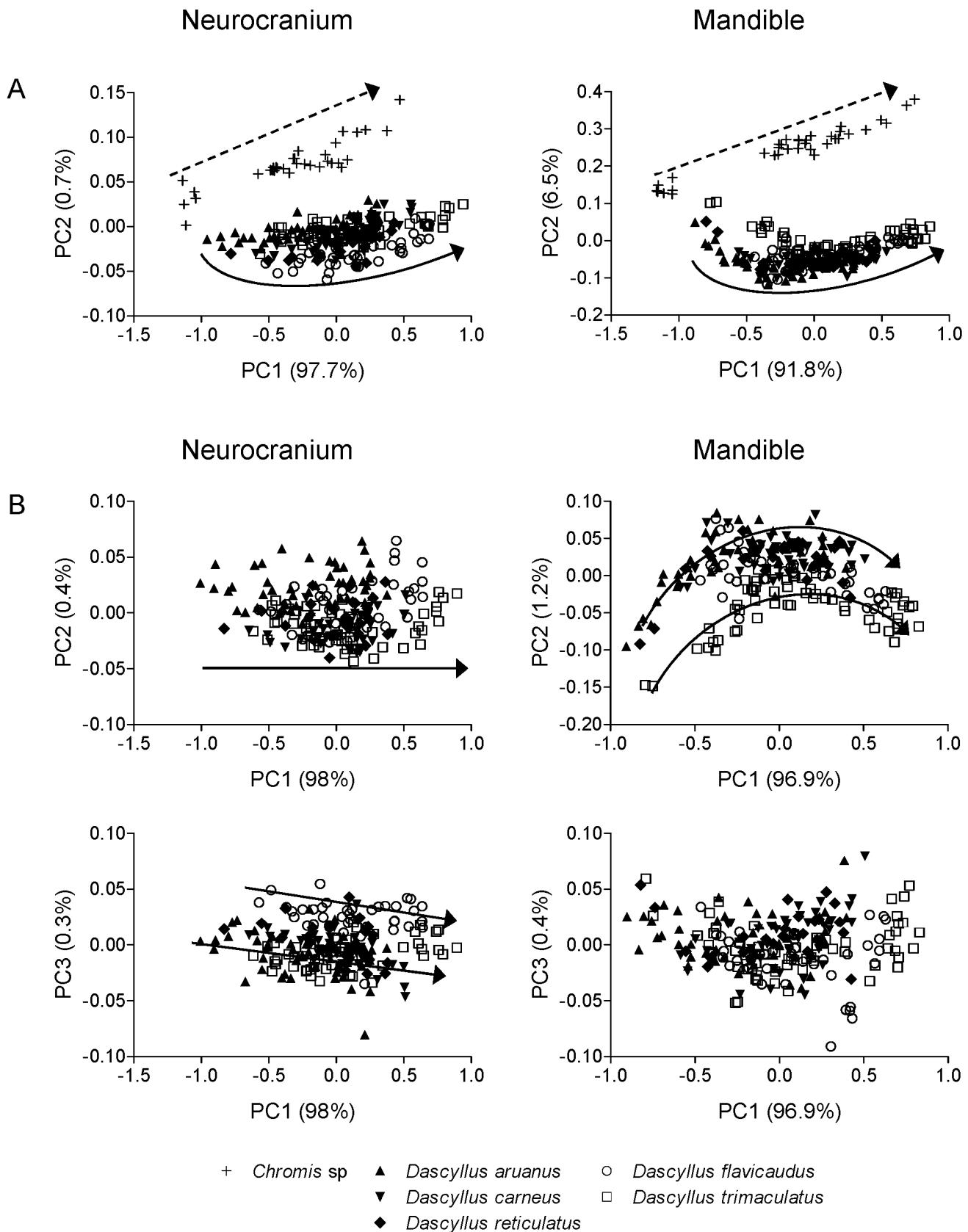
**Fig. 7.1.** Hypothèses phylogénétiques entre les dix espèces de *Dascyllus*. La topologie est basée sur les données présentées par McCafferty *et al.* (2002). L et s sont respectivement assignés au grandes et aux petites espèces. *Dascyllus reticulatus A* et *B* réfèrent à deux populations distinctes vivant respectivement dans le Pacifique Nord-Ouest et le Pacifique Sud-Ouest.

**Tableau 7.1.** Liste des espèces étudiées. SL, longueur standard; SL<sup>max</sup>, longueur standard maximale (selon Allen 1991) en millimètre.

Species	Abbreviations	SL <sup>max</sup>	Size range (SL, mm)	n <sub>neuro</sub>	n <sub>mand</sub>
<i>Chromis sp</i>	<i>Chromis</i>	70	7-77	33	35
<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>D. aru</i>	50-65	10-60	49	49
<i>Dascyllus carneus</i>	<i>D. car</i>	50-65	17-67	45	46
<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>D. ret</i>	50-65	11-59	21	23
<i>Dascyllus flavicaudus</i>	<i>D. fla</i>	90	17-74	40	42
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>D. tri</i>	90-110	10-100	54	59



**Fig. 7.2.** Analyses en composantes principales (ACP) de la forme du (A) neurocrâne et (B) de la mandibule pour *Chromis* sp et les 5 espèces de *Dascyllus*. Illustrations graphiques des deux premières composantes; les pourcentages de variance de forme résumés par chaque composante sont donnés entre parenthèses. Des flèches ont été ajoutées afin d'illustrer les directions des trajectoires de croissance; les lignes pleines et pointillées sont respectivement utilisées pour *Dascyllus* et *Chromis*. Les cercles regroupent les plus grands spécimens des espèces du genre *Dascyllus*.



**Fig. 7.3.** Trajectoires ontogénétiques dans l'espace «taille-forme» pour le neurocrâne (gauche) et la mandibule (droite). (A) *Chromis* sp et tous les *Dascyllus* sont inclus dans l'analyse en composantes principales (ACP), (B) seuls les *Dascyllus* sont inclus dans l'ACP. Les flèches illustrent les directions des trajectoires ontogénétiques; les lignes pleines et pointillées sont respectivement utilisées pour *Dascyllus* et *Chromis*.

**Tableau 7.2.** Régressions linéaires des variables de forme en fonction du logarithme de la taille centroïde (CS) du neurocrâne et de la mandibule. Voir Tableau 7.1 pour les abréviations des espèces.

	Neurocranium			Mandible		
	% Explained variance	Goodall's F-test		% Explained variance	Goodall's F-test	
		F-value	p		F-value	p
<i>Chromis sp</i>	69.4	70.2620	0.0000	57.2	44.1881	0.0000
<i>D. aru</i>	41.6	33.4631	0.0000	70.6	113.581	0.0000
<i>D. car</i>	35.1	23.2310	0.0000	60.2	66.7467	0.0000
<i>D. fla</i>	42.5	28.0689	0.0000	49.5	39.3018	0.0000
<i>D. tri</i>	68.7	114.170	0.0000	72.1	148.6576	0.0000

**Tableau 7.3.** Angles (en degrés) entre les vecteurs ontogénétiques de *Chromis sp* et des quatre *Dascyllus*. Les résultats sont obtenus pour une procédure de bootstrap (N=400); s = significatif et ns = non significatif. Voir Tableau 7.1 pour les abréviations des espèces.

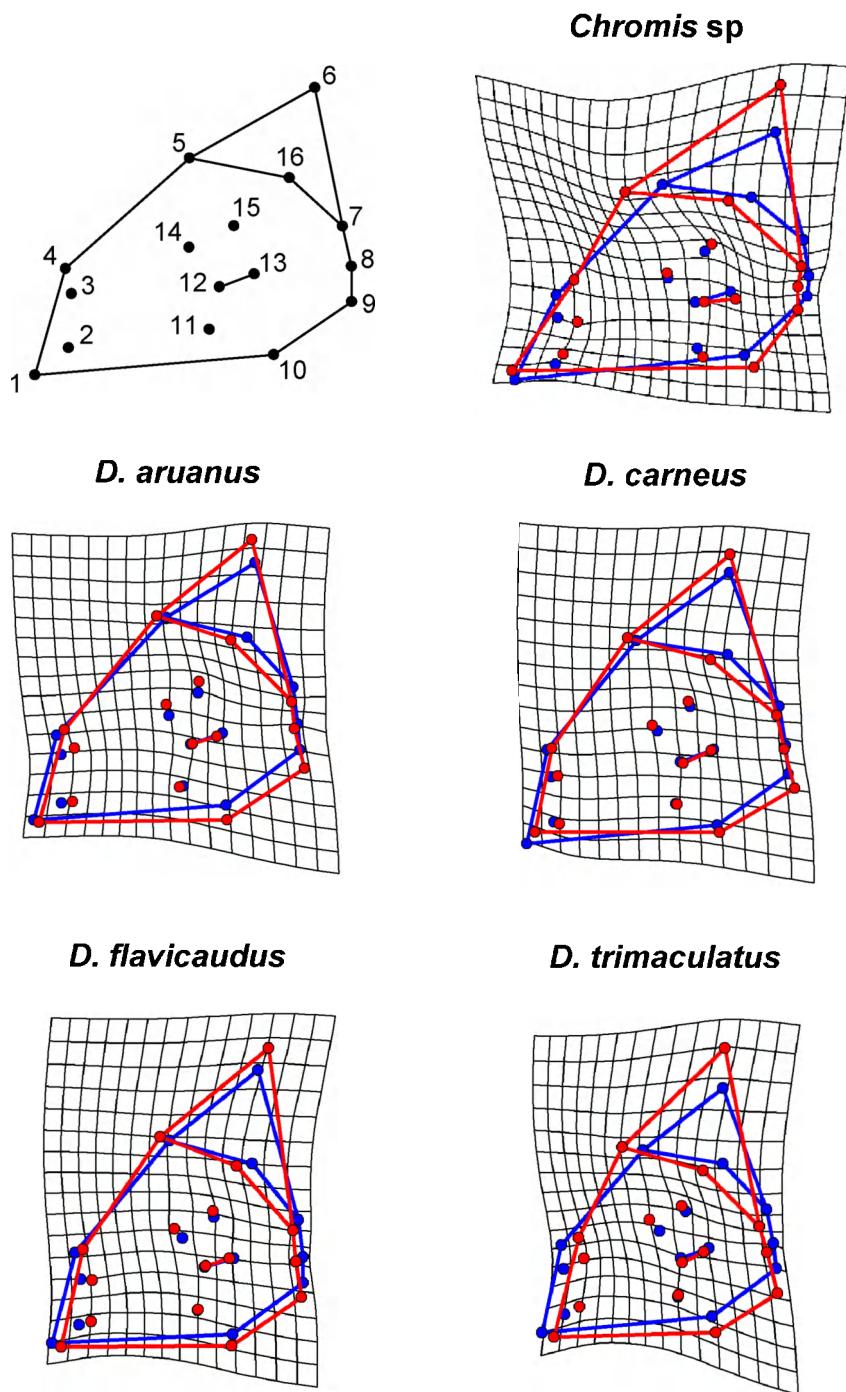
Sp1	Sp2	Neurocranium				Mandible			
		Between	Sp1	Sp2	Difference	Between	Sp1	Sp2	Difference
<i>Chromis</i>	<i>D. aru</i>	40.0	12.6	21.5	s	20.6	15.9	10.7	s
	<i>D. car</i>	43.5	12.6	25.5	s	30.9	15.9	13.5	s
	<i>D. fla</i>	40.3	12.6	22.0	s	26.5	15.9	18.9	s
	<i>D. tri</i>	33.9	12.6	12.2	s	25.5	15.9	9.8	s
<i>D. aru</i>	<i>D. car</i>	20.2	19.9	22.4	ns	18.5	9.8	12.9	s
	<i>D. fla</i>	26.4	21.6	21.3	s	13.8	9.8	18.2	ns
	<i>D. tri</i>	20.7	19.9	10.7	s	9.5	9.1	9.6	ns
<i>D. car</i>	<i>D. fla</i>	23.2	22.9	20.7	s	18.1	12.6	17.2	s
	<i>D. tri</i>	23.0	22.6	10.5	s	14.1	12.8	9.1	s
<i>D. fla</i>	<i>D. tri</i>	20.4	22.6	11.4	ns	13.9	17.8	9.4	ns

**Tableau 7.4.** Tests pour la différence des angles de deux paires de vecteurs ontogénétiques. Toutes les comparaisons ne sont pas montrées. Seuls les paires de vecteurs de *Dascyllus*, pour lesquels des trajectoires divergentes sont suggérées dans le tableau 7.3 (Angle 1), sont comparés avec une paire non-divergente (Angle 2) et sont illustrés. Les amplitudes des angles sont exprimés en degrés et les résultats sont obtenus par une procédure de bootstrap ( $N = 400$ ); ns = non significatif. Voir Tableau 7.1 pour les abréviations des espèces.

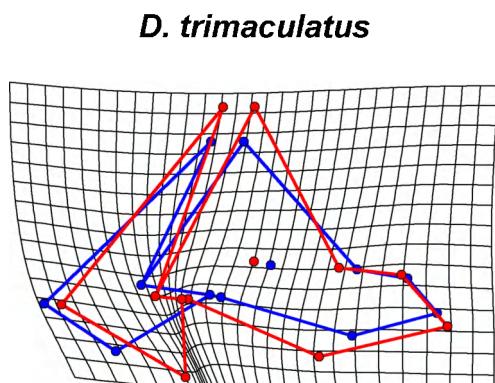
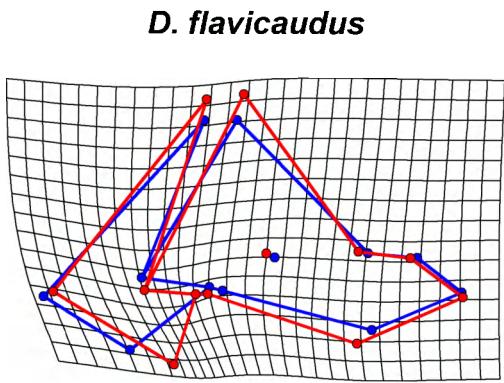
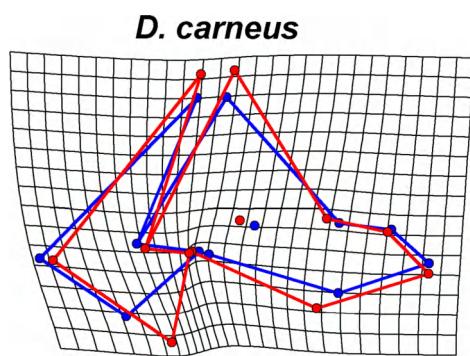
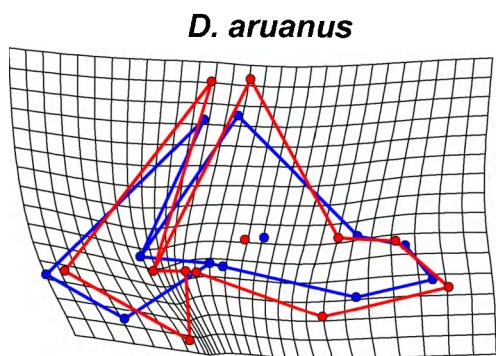
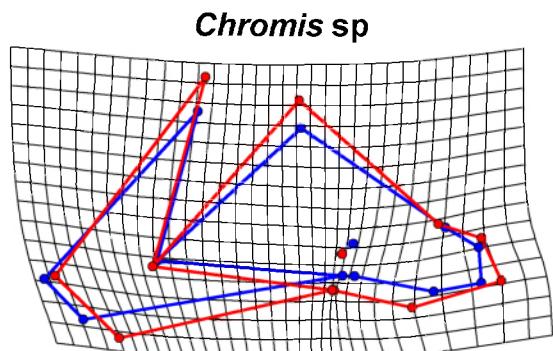
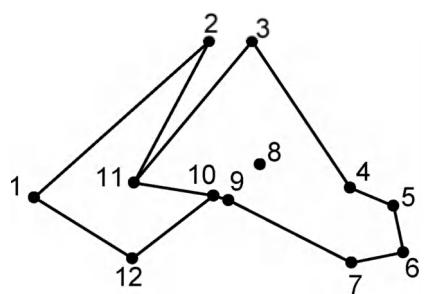
<i>Neurocranium</i>					
Angle 1	95p range	Angle 2	95p range	95p range of differences in angles 1 and 2	Difference
<i>D. aru Vs D. fla</i>	22.97 to 35.97	<i>D. aru Vs D. car</i>	18.17 to 33.87	-7.25 to 15.03	ns
<i>D. aru Vs D. tri</i>	16.55 to 30.31	<i>D. aru Vs D. car</i>	18.47 to 34.10	-13.20 to 8.52	ns
<i>D. car Vs D. fla</i>	21.31 to 36.92	<i>D. aru Vs D. car</i>	18.05 to 33.27	-8.24 to 14.80	ns
<i>D. car Vs D. tri</i>	19.70 to 33.02	<i>D. aru Vs D. car</i>	17.78 to 32.78	-8.64 to 11.07	ns

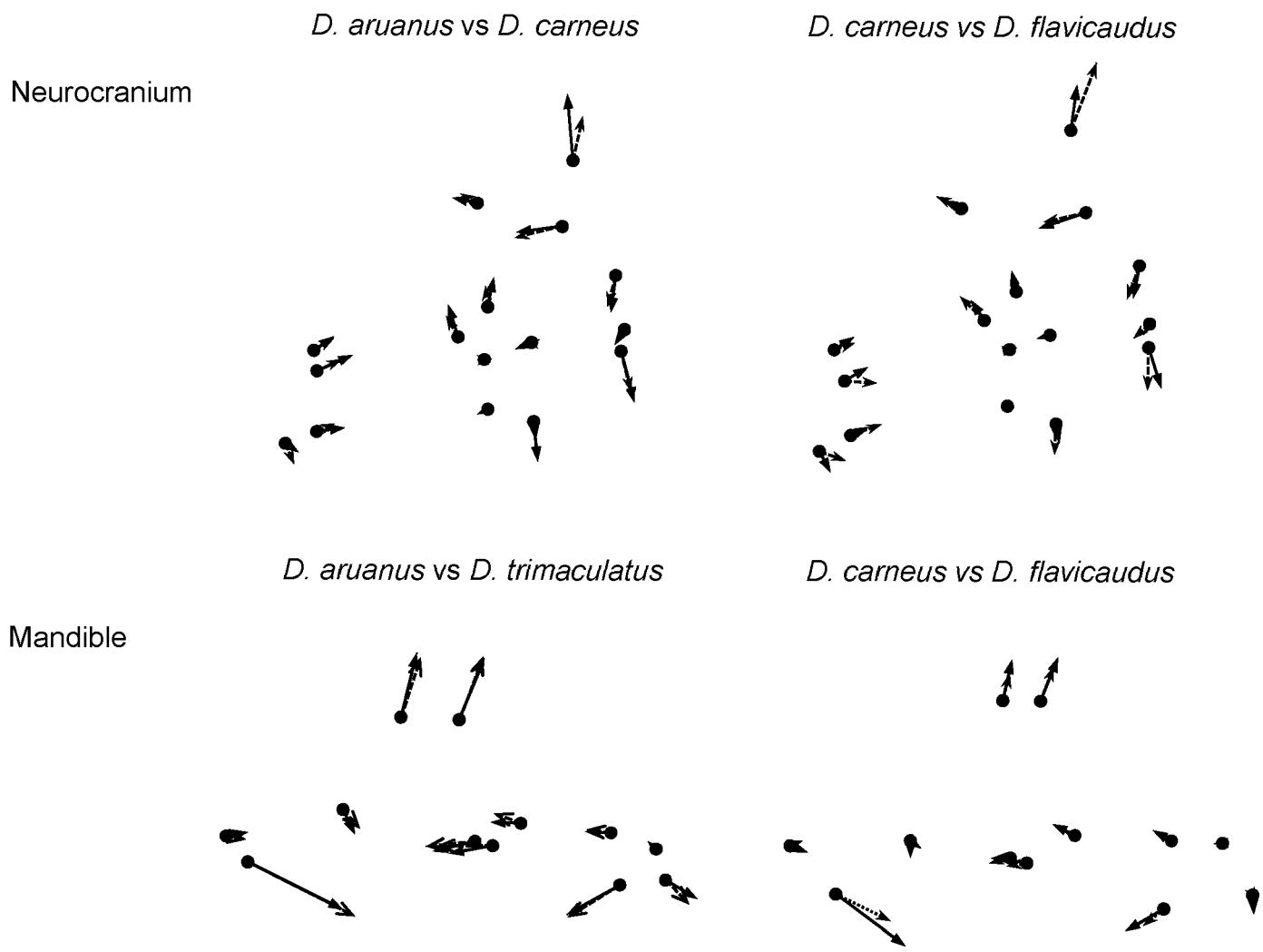
<i>Mandible</i>					
Angle 1	95p range	Angle 2	95p range	95p range of differences in angles 1 and 2	Difference
<i>D. aru Vs D. car</i>	14.51 to 26.92	<i>D. aru Vs D. fla</i>	11.98 to 23.63	-4.89 to 11.82	ns
<i>D. car Vs D. fla</i>	12.74 to 32.28	<i>D. aru Vs D. fla</i>	12.19 to 23.50	-6.13 to 17.13	ns
<i>D. car Vs D. tri</i>	9.80 to 23.71	<i>D. aru Vs D. fla</i>	12.01 to 22.17	-9.42 to 8.80	ns



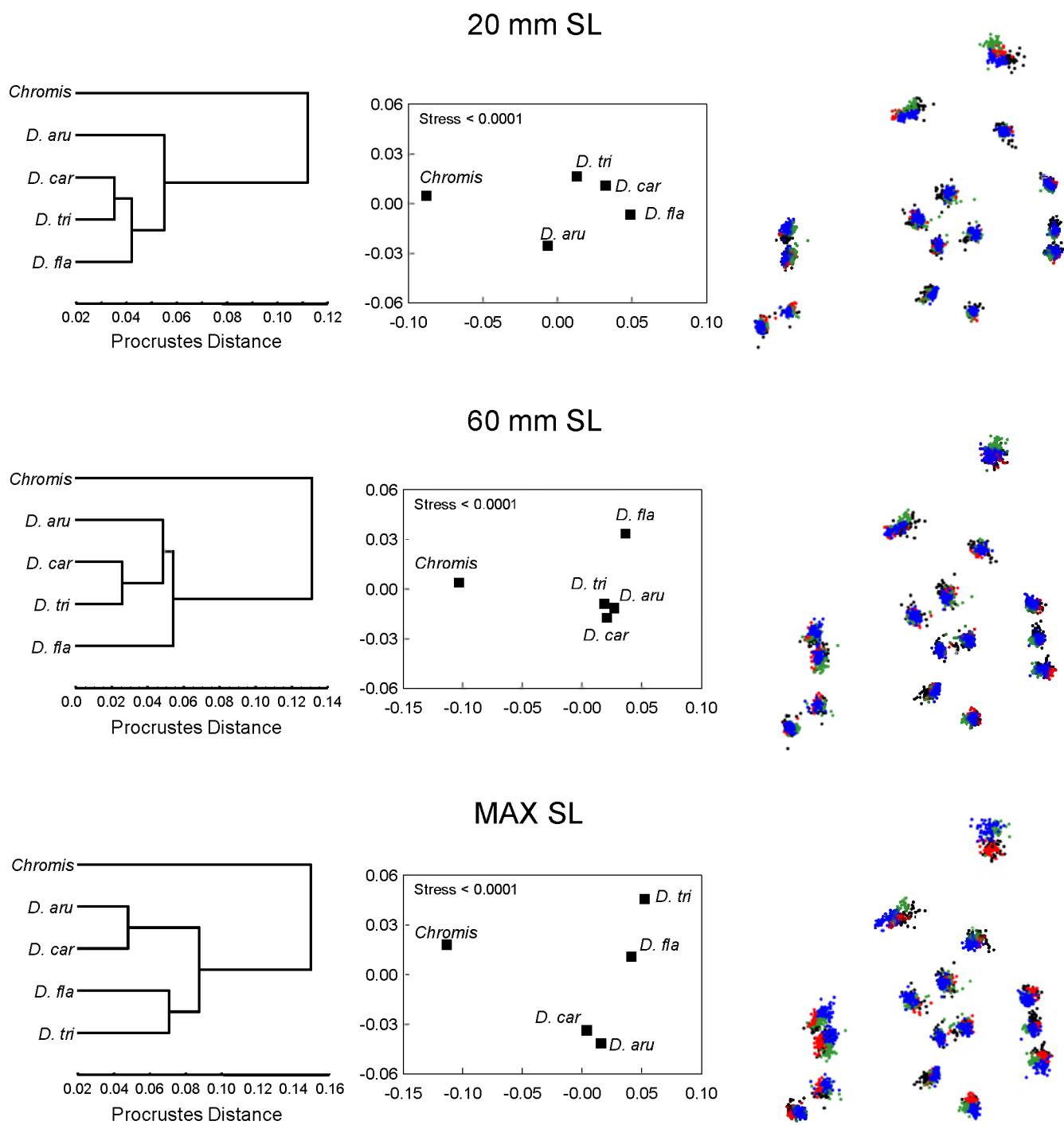
**Fig. 7.4.** Variation de la forme du neurocrâne au cours de l'ontogénie de chaque espèce prédicté par régression multivariées. Les transformations sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Pour une meilleure visualisation, les transformations ont été multipliées par un facteur 1.6. Les formes moyennes et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge.



**Fig. 7.5.** Variation de la forme du neurocrâne au cours de l'ontogénie de chaque espèce prédicté par régression multivariées. Les transformations sont illustrées par des grilles de déformation générées par la fonction thin-plate spline (TPS). Pour une meilleure visualisation, les transformations ont été multipliées par un facteur 1.6. Les formes moyennes et adultes sont respectivement représentées en bleu et en rouge.

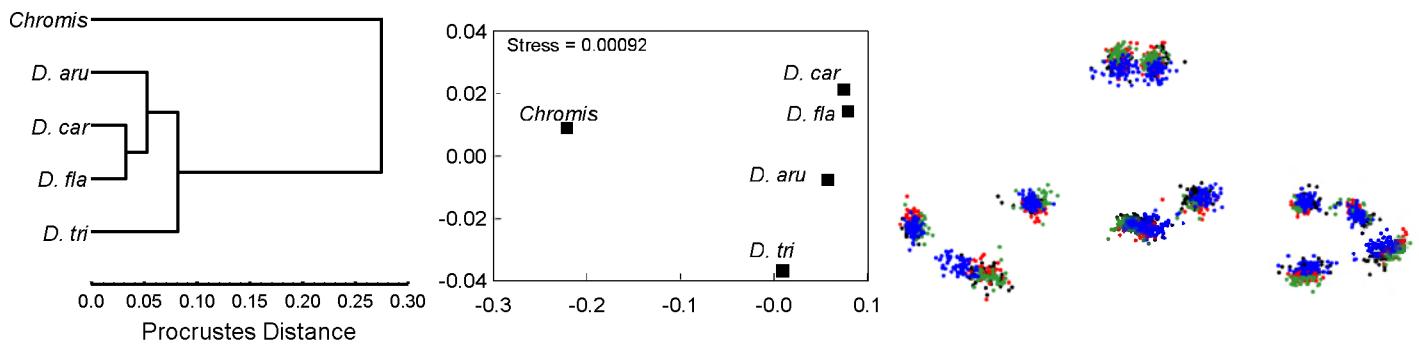


**Fig. 7.6.** Comparaisons des transformations ontogénétiques du neurocrâne (haut) et de la mandibule (bas) entre quelques paires de *Dascyllus*. Les transformations sont illustrées par des déplacements vectoriels des points repères. Pour chaque comparaison (Sp1 vs Sp2), la trajectoire de Sp1 est représentée par un vecteur en trait plein, celle de Sp2 par un vecteur en ligne pointillée.

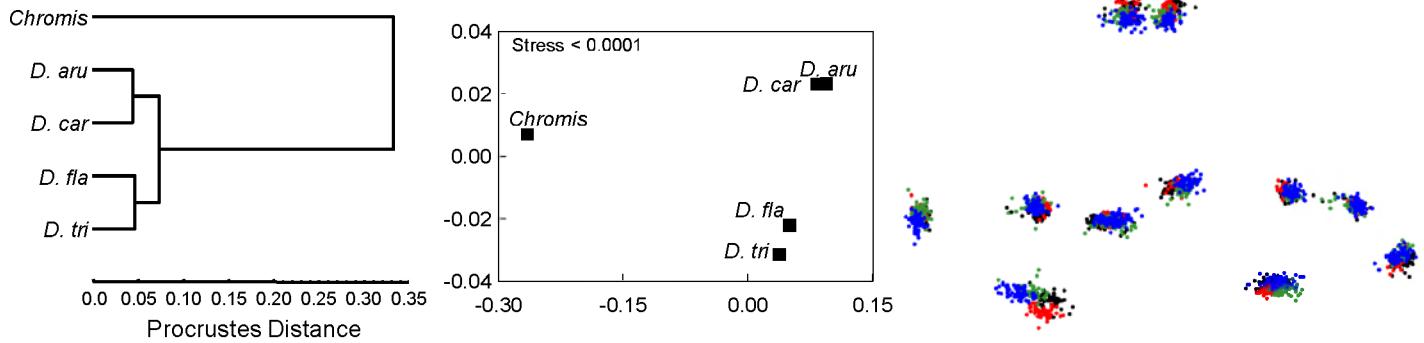


**Fig. 7.7.** Comparaisons des formes moyennes du neurocrâne entre *Dascyllus aruanus*, *D. carneus*, *D. flavicaudus* and *D. trimaculatus* à trois stades différents de leur ontogénie: 20 mm SL, 60 mm SL et taille adulte maximum. A gauche, phénogrammes calculés par UPGMA de la matrice des distances Procrustes entre les moyennes des espèces. Au centre, graphiques NMMD basé sur la matrice des distances Procrustes entre les moyennes des espèces. A droite, Superposition de type «generalized least squares» de tous les spécimens standardisés. Noir, *D. aruanus*; rouge, *D. carneus*; vert, *D. flavicaudus*; bleu, *D. trimaculatus*.

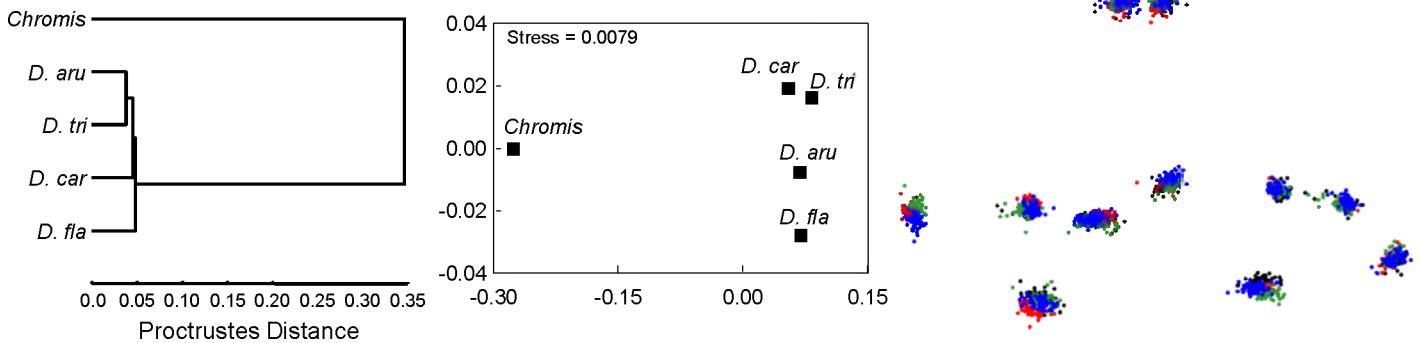
### 20 mm SL



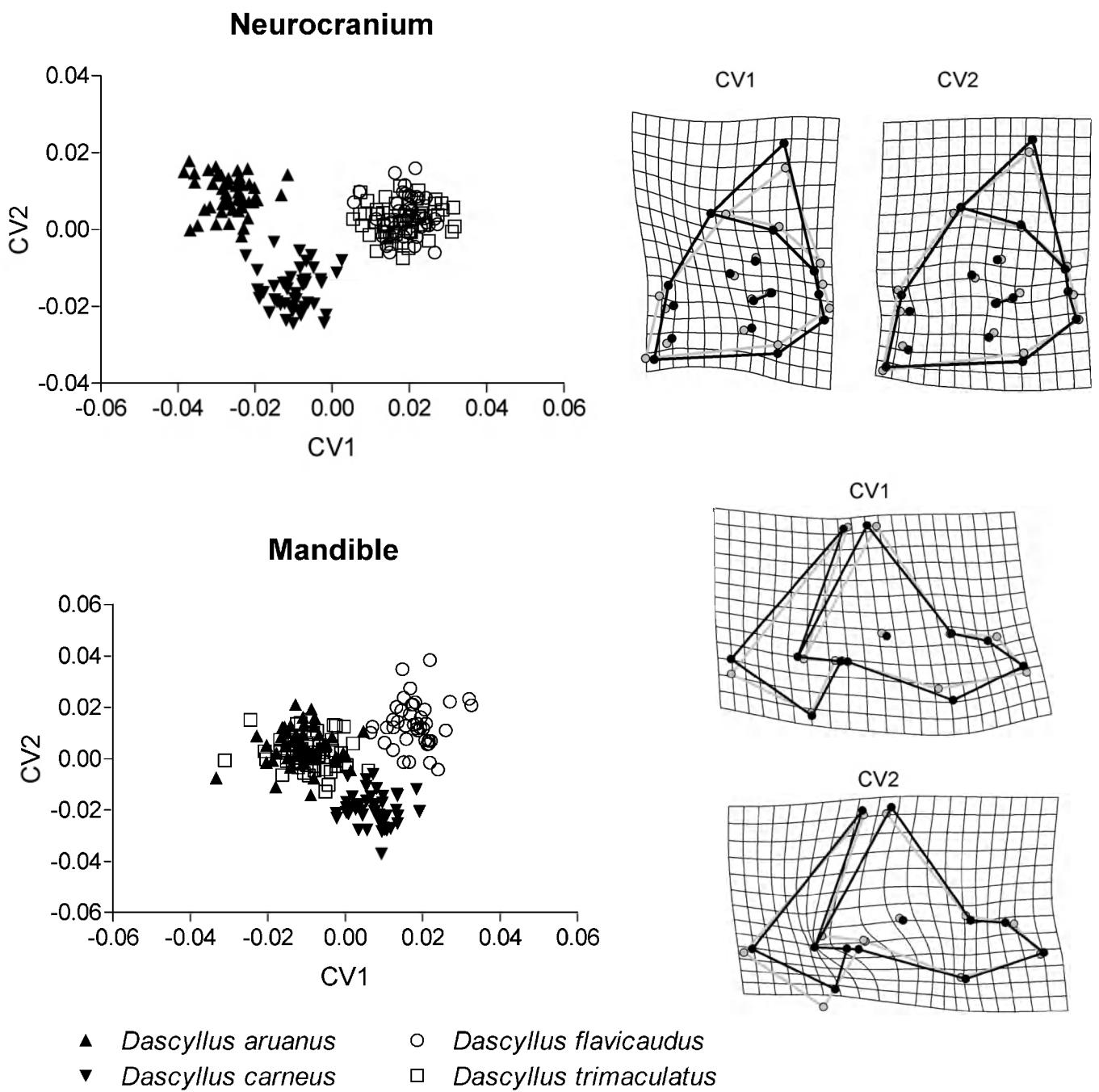
### 60 mm SL



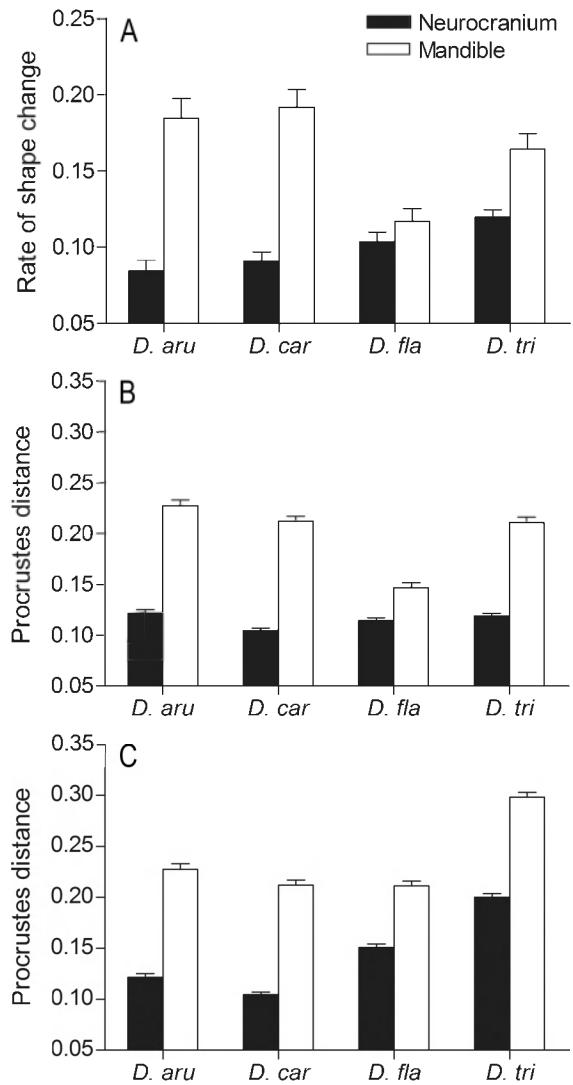
### MAX SL



**Fig. 7.8.** Comparaisons des formes moyennes de la mandibule entre *Dascyllus aruanus*, *D. carneus*, *D. flavicaudus* and *D. trimaculatus* à trois stades différents de leur ontogénie: 20 mm SL, 60 mm SL et taille adulte maximum. A gauche, phénogrammes calculés par UPGMA de la matrice des distances Procrustes entre les moyennes des espèces. Au centre, graphiques NMMD basé sur la matrice des distances Procrustes entre les moyennes des espèces. A droite, Superposition de type «generalized least squares» de tous les spécimens standardisés. Noir, *D. aruanus*; rouge, *D. carneus*; vert, *D. flavicaudus*; bleu, *D. trimaculatus*.



**Fig. 7.9.** Analyses canoniques (CVA) de la variation de forme du neurocrâne et de la mandibule entre *Dascyllus aruanus*, *D. carneus*, *D. flavicaudus* and *D. trimaculatus*. Les données ont été obtenues par standardisation; Les comparaisons sont réalisées à leur taille maximum adulte respective. Les grilles de transformations montrent les variations de formes associées aux axes canoniques (CV1 et CV2); la configuration grise représente les valeurs les plus négatives (-CV) et la configuration noir les plus positives (+ CV).



**Fig. 7.10.** (A) Vitesses de développement (moyenne  $\pm$  erreur standard), estimées par la pente de régression des distances Procrustes entre chaque spécimen et la forme moyenne de 20 mm SL de son espèce en fonction du logarithme de la taille centroïde; Longueurs des trajectoires ontogénétiques estimées en unité de distance Procrustes (B) entre les formes moyennes de 20 mm et de 60 mm SL et (C) entre les formes moyennes de 20 mm SL et à leur taille maximale adulte. Les histogrammes noirs et blancs concernent respectivement le neurocrâne et la mandibule.

---

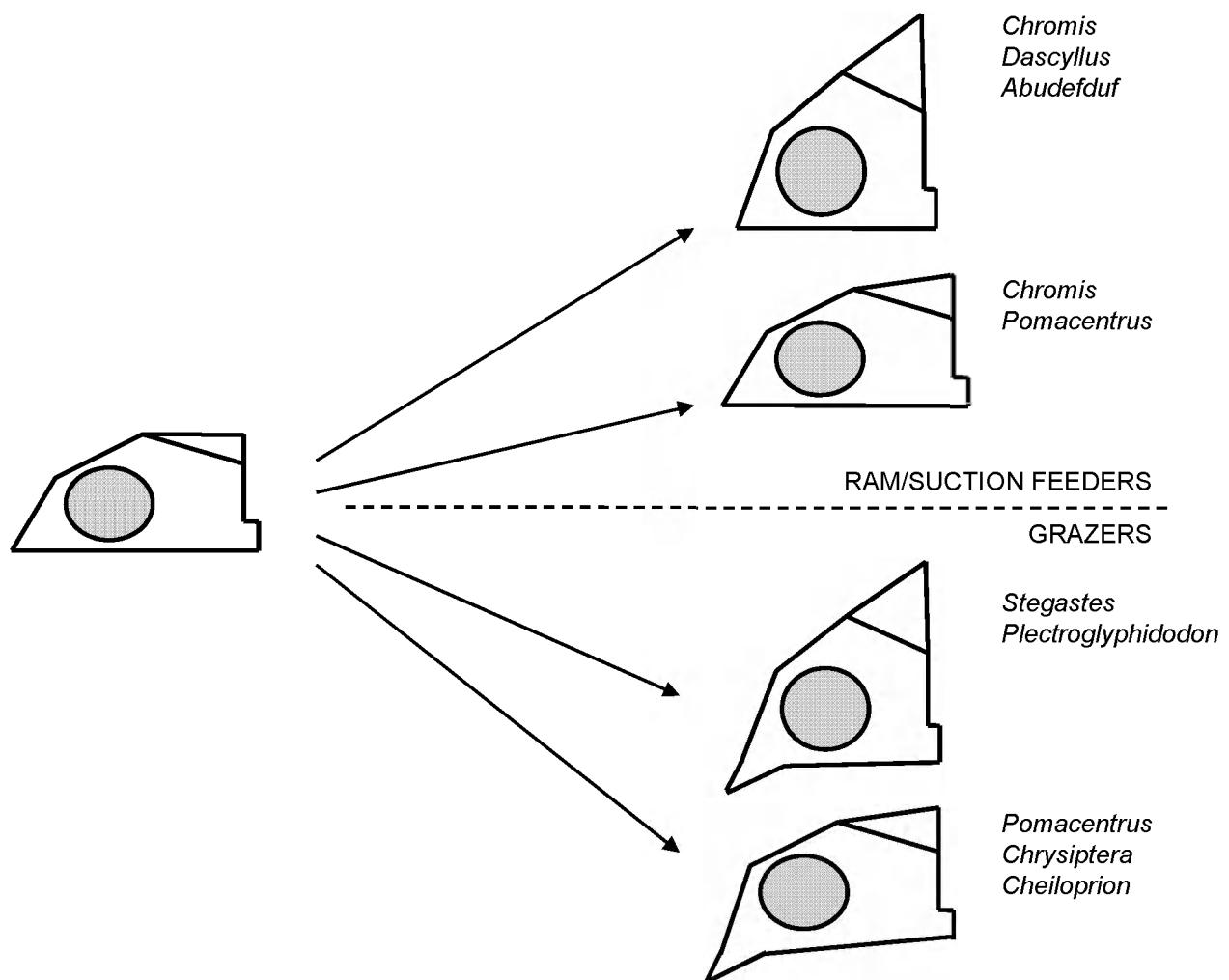
## CHAPITRE 8

### SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

## Forme larvaire

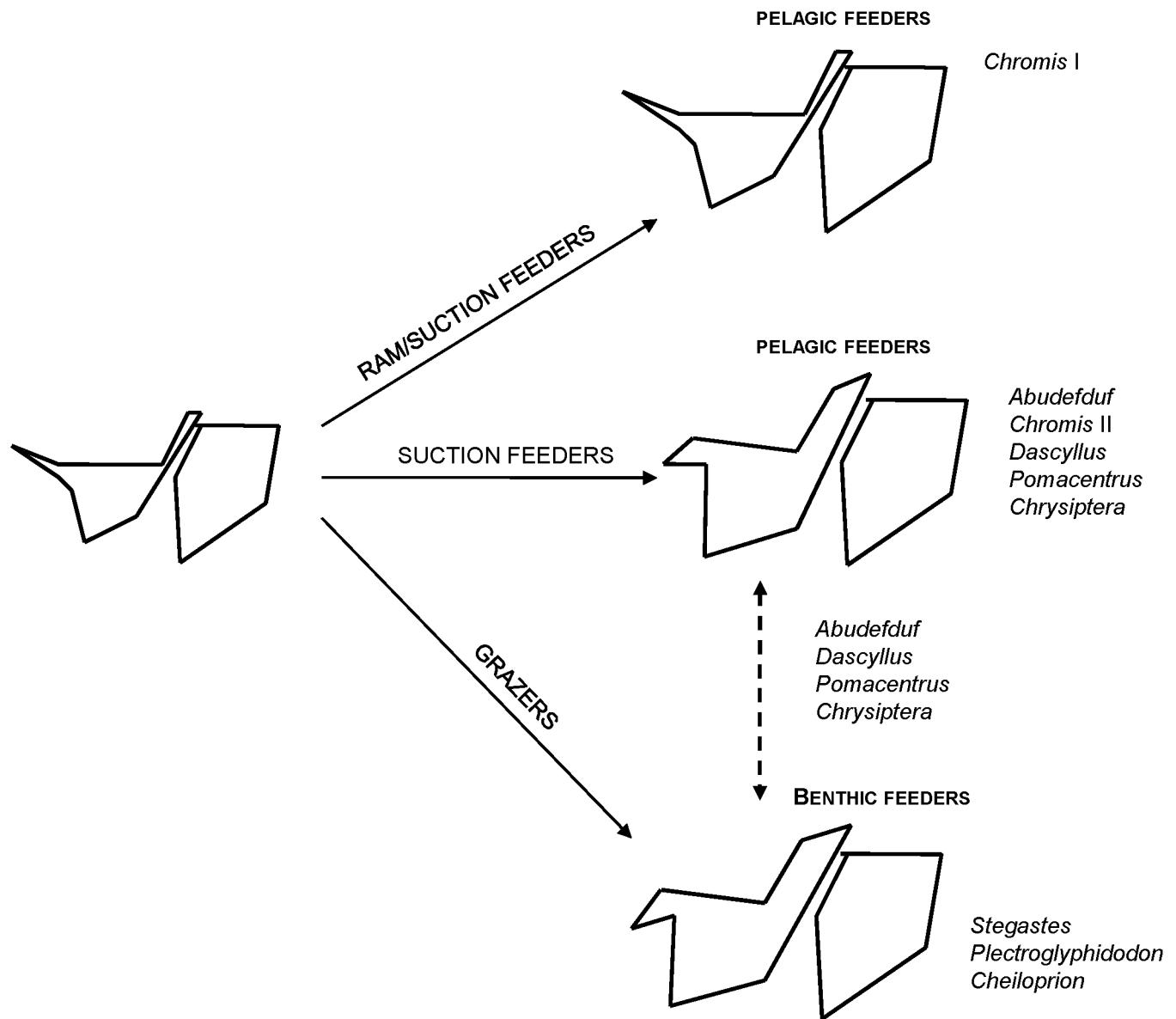
## Formes adultes



**Fig. 8.1A** Représentation schématique de la variabilité ontogénétique et inter-spécifique de la forme du neurocrâne chez les genres de Pomacentridae étudiés.

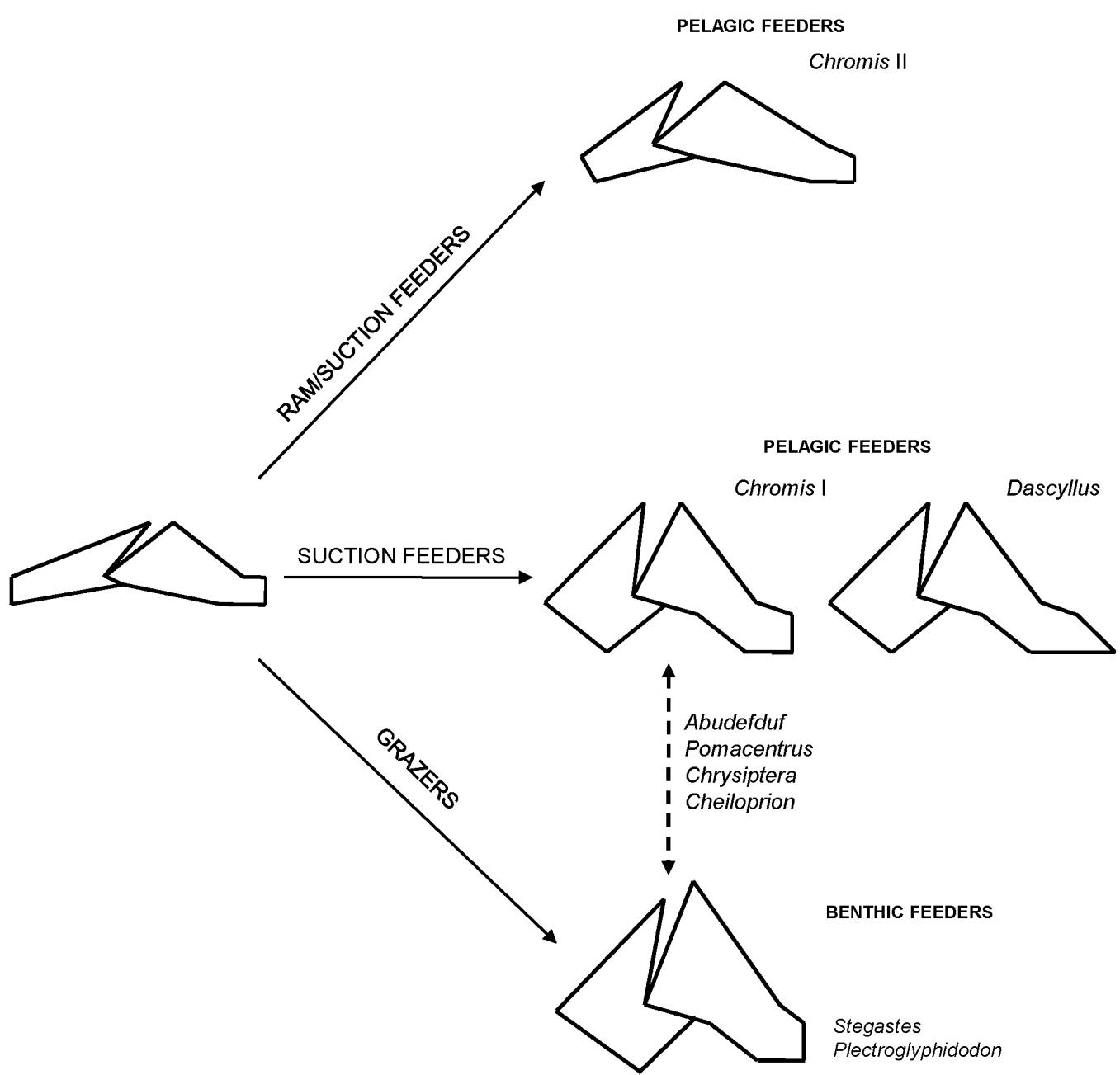
## Forme larvaire

## Formes adultes



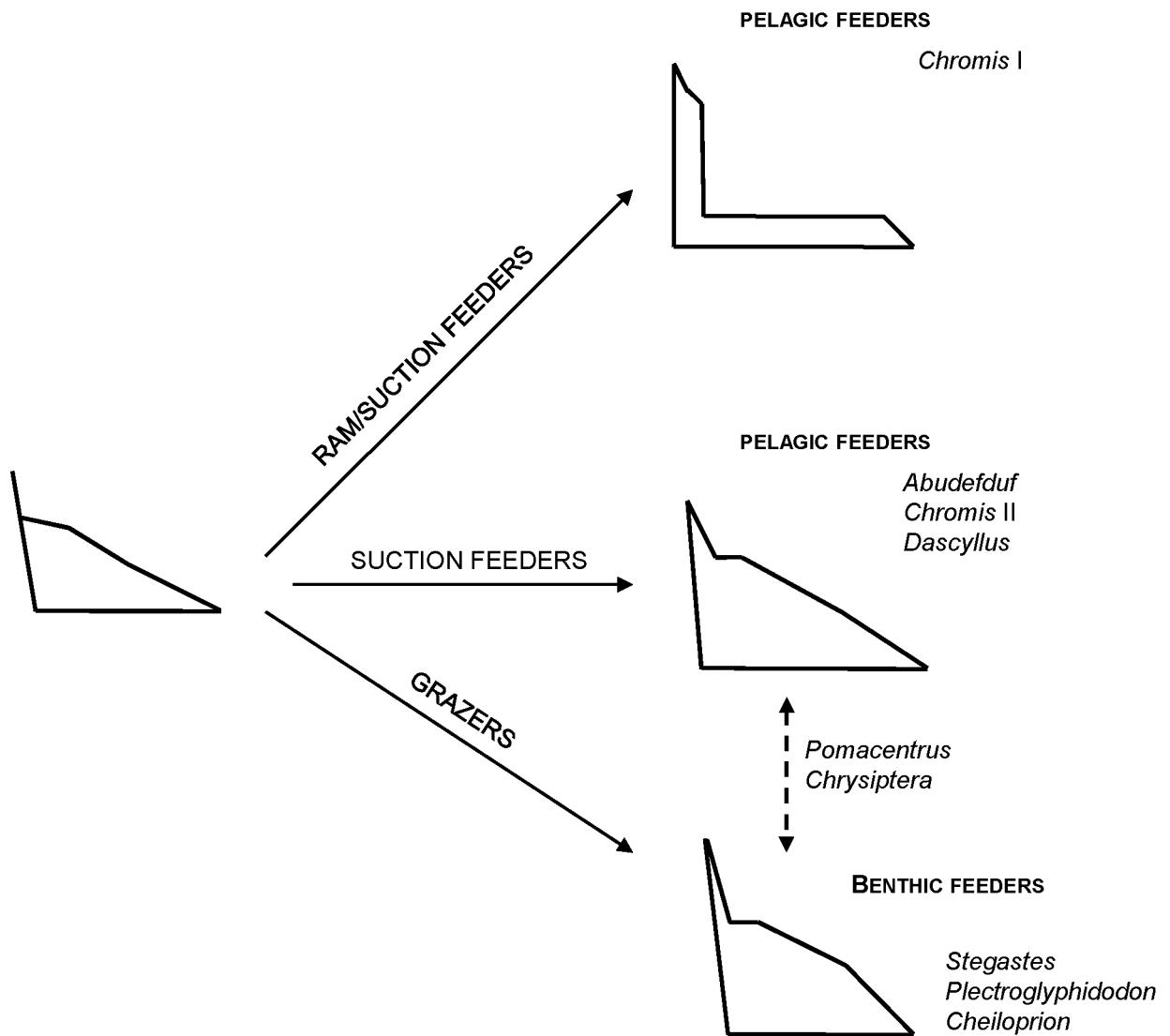
**Fig. 8.1B** Représentation schématique de la variabilité ontogénétique et inter-spécifique de la forme du suspensorium et de l'opercule chez les genres de Pomacentridae étudiés.

## Forme larvaire



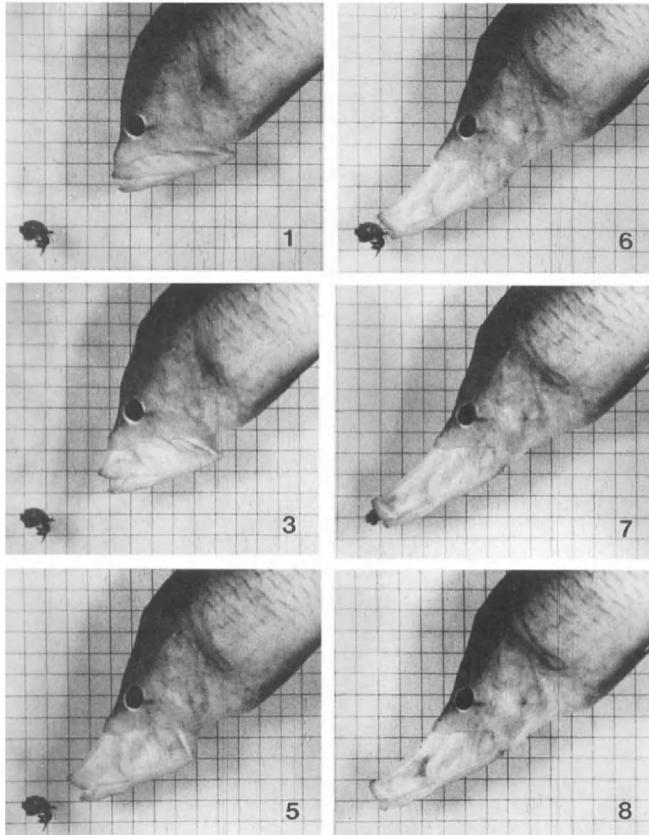
**Fig. 8.1C** Représentation schématique de la variabilité ontogénétique et inter-spécifique de la forme de la mandibule chez les genres de Pomacentridae étudiés.

## Forme larvaire

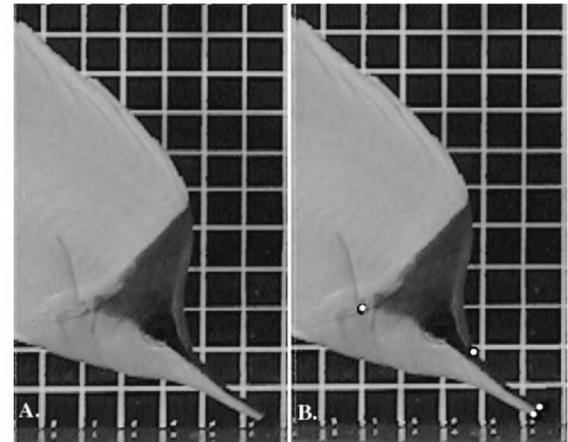


**Fig. 8.1D** Représentation schématique de la variabilité ontogénétique et inter-spécifique de la forme du prémaxillaire chez les genres de Pomacentridae étudiés.

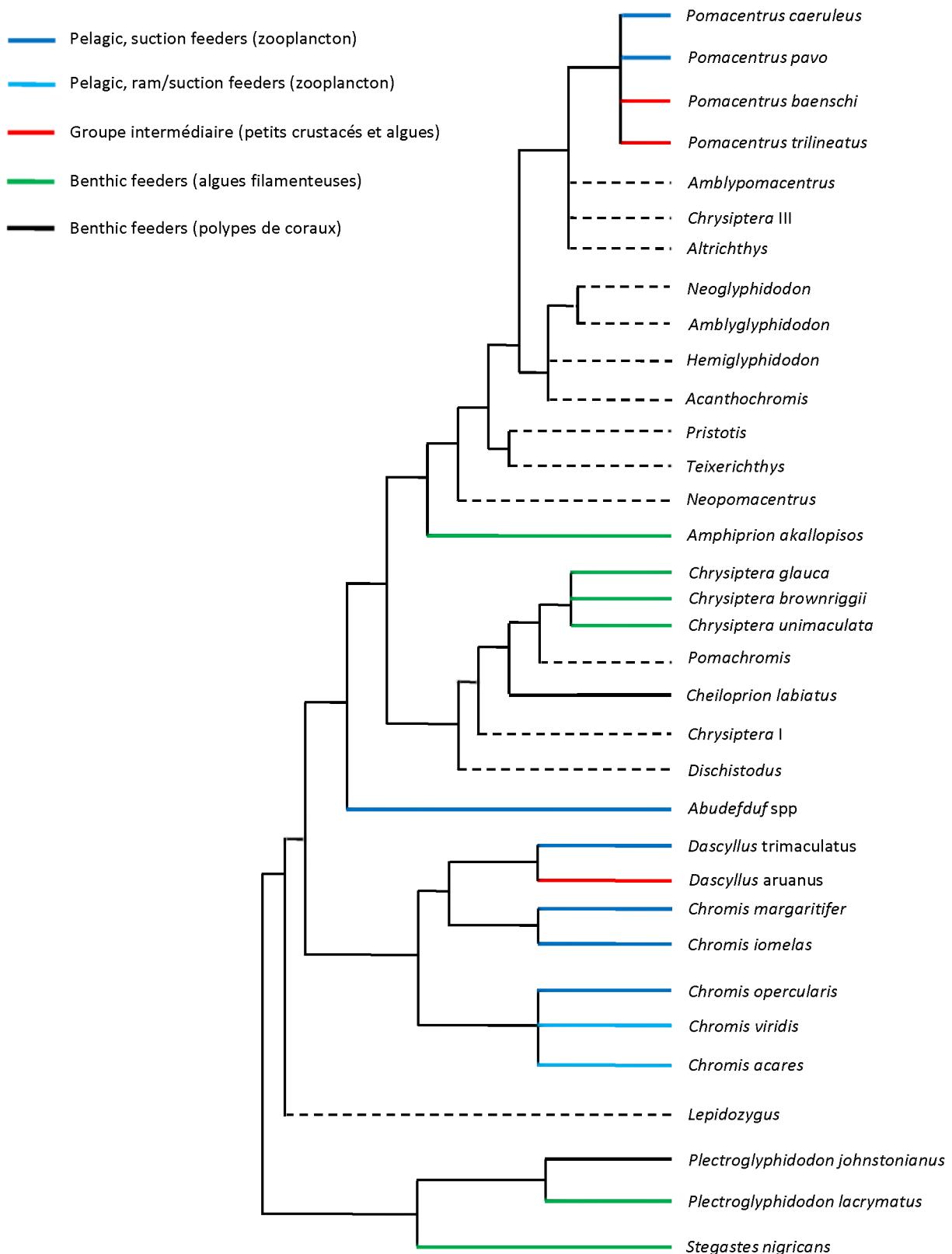
*Epibulus insidiator*



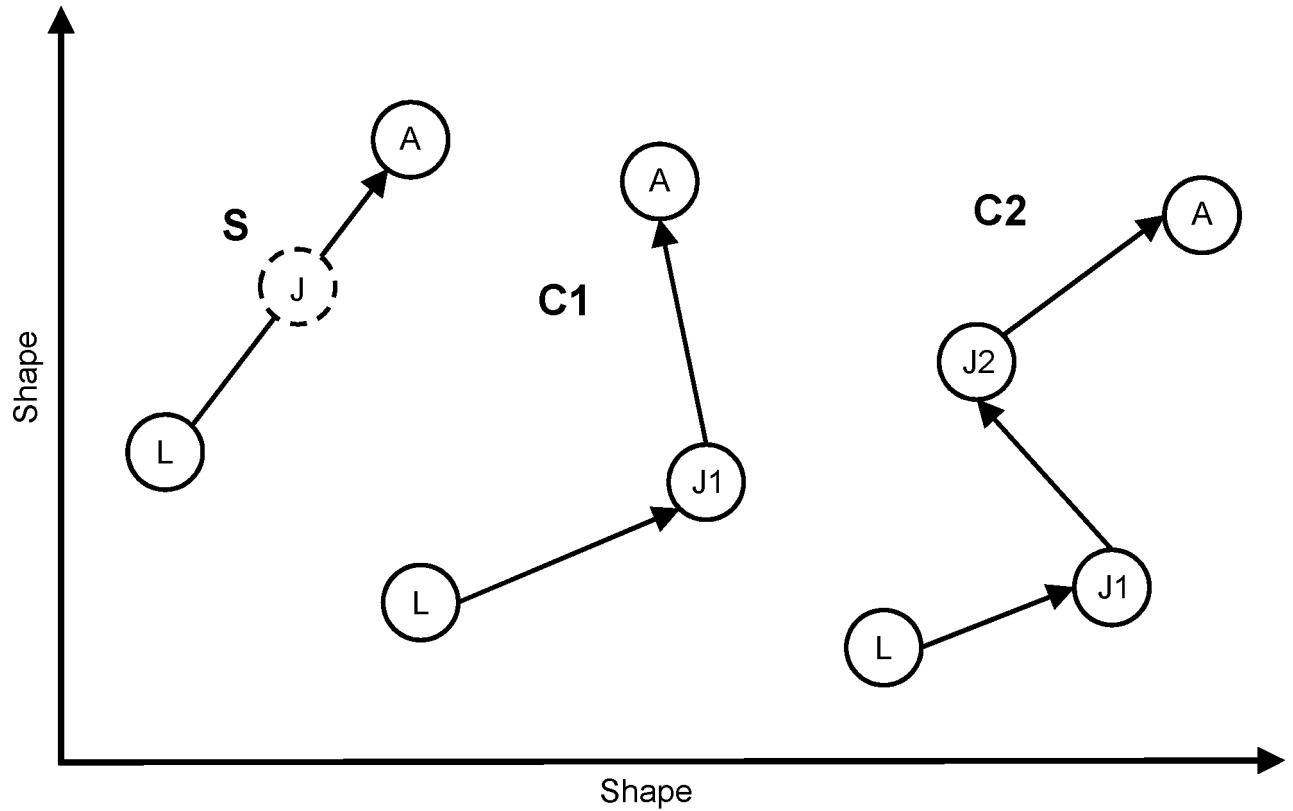
*Forcipiger longirostris*



**Fig. 8.2.** Illustration de l'étonnante morphologie céphalique d'*Epibulus insidiator* et de *Forcipiger longirostris*. À gauche, les photos montrent une séquence de prise de nourriture avec le déploiement exceptionnel des mâchoires buccales chez *Epibulus insidiator* (photos de Westneat & Wainwright 1989). À droite, les photos et le dessin illustrent les mâchoires très allongées de *Forcipiger longirostris* (photos de Ferry-Graham *et al.* 2001a).



**Fig. 8.3.** Apposition des caractères trophiques chez les espèces étudiées déterminés sur base des analyses des contenus stomacaux, isotopiques et morphologiques. Les groupes sont définis par des codes couleurs. Les genres qui n'ont pas été étudiés sont représentés par des lignes pointillées.



**Fig. 8.4.** Trajectoires ontogénétiques hypothétiques entre le stade de la colonisation et le stade adulte : type simple (ex: Pomacentridae) (S) ou complexes associées à une (C1) ou deux (C2) niches écologiques transitoires durant l'ontogénése. Les différents stades ontogénétiques sont définis par les lettres : L, larve à la colonisation; J, juvénile; A, adulte.