ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2007- Thèse n°111

Etude des relations trophiques d'un poisson (Protomyctophum bolini) à travers son profil d'acides gras.

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 21 décembre 2007
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

AVE Aymeric
Né le 1 mars 1982
à TRAPPES

Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, membre de UNIVERSITÉ DE LYON

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2007- Thèse n° 111

Etude des relations trophiques d'un poisson (Protomyctophum bolini) à travers son profil d'acides gras.

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 21 décembre 2007
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

AVE Aymeric
Né le 1 mars 1982
à TRAPPES

DEPARTEMENT ET CORPS ENSEIGNANT DE L'ENVL

Directeur : Stéphane MARTINOT

Mise à jour : 02/01/2007

	PR EX	PR 1	PR 2	MC	Contractuel, Associé, IPAC et ISPV	AERC	Chargés de consultations et d'enseignement
DEPARTEMENT SANTE PUBLIQUE VETERINAIRE							
Microbiologie, Immunologie, Pathologie Générale	Y. RICHARD		A. KODJO	V. GUERIN-FAUBLEE D. GREZEL			
Pathologie infectieuse			A. LACHERETZ M. ARTOIS	J. VIALARD			
Parasitologie et Maladies Parasitaires	MC. CHAUVE	G. BOURDOISEAU		MP. CALLAIT CARDINAL L. ZENNER			
Qualité et Sécurité des Aliments			P. DEMONT C. VERNOZY	A. GONTHIER S. COLARDELLE			
Législation et Jurisprudence			A. LACHERETZ				
Bio-informatique - Bio-statistique				P. SABATIER ML. DELIGNETTE K. CHALVET-MONFRAY			
DEPARTEMENT ANIMAUX DE COMPAGNIE							
Anatomie			T. ROGER	S. SAWAYA	C. BOULOCHER ME DUCLOS		
Chirurgie et Anesthésiologie		JP. GENEVOIS	D. FAU E.VIGUIER D. REMY		S. JUNOT (MCC) K. PORTIER (MCC) C. DECOSNE-JUNOT (MCC)	C.CAROZZO	
Anatomie-pathologique/Dermatologie-Cancérologie			C. FLEURY	T. MARCHAL	P. BELLI D. PIN		
Hématologie		C. FOURNEL			D. WATRELOT-VIRIEUX (MCC)		
Médecine interne		JL. CADORE		L. CHABANNE F. PONCE M. HUGONNARD C.ESCRIOU			I. BUBLOT
Imagerie Médicale					J. SONET (MCC)		
DEPARTEMENT PRODUCTIONS ANIMALES							
Zootechnie, Ethologie et Economie Rurale		M. FRANCK		L. MOUNIER			
Nutrition et Alimentation				D. GRANCHER L. ALVES DE OLIVEIRA G. EGRON			
Biologie et Pathologie de Reproduction		F. BADINAND	M. RACHAIL-BRETIN	S. BUFF P. GUERIN	A. C. LEFRANC		
Pathologie Animaux de Production		P. BEZILLE	T. ALOGNINOUWA	R. FRIKHA M.A. ARCANGIOLI D. LE GRAND			G. LESOBRE P. DEBARNOT D. LAURENT
DEPARTEMENT SCIENCES BIOLOGIQUES							
Physiologie/Thérapeutique				J.J. THIEBAULT J.M. BONNET-GARIN			
Biophysique/Biochimie		E. BENOIT F. GARNIER		T. BURONFOSSE			
Génétique et Biologie moléculaire			F. GRAIN	V. LAMBERT			
Pharmacie/Toxicologie Législation du Médicament		G. KECK	P. JAUSSAUD P. BERNY				
Langues					C. FARMER T. AVISON		
DEPARTEMENT HIPPIQUE							
Pathologie équine		JL. CADORE		A. BENAMOU-SMITH			
Clinique équine		O. LEPAGE		A. LEBLOND	M. GLANGL		

REMERCIEMENTS

A Madame le professeur TILIKETE

De la faculté de Médecine de Lyon,
Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,
Hommages respectueux.

A Madame le Docteur EGRON

De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,
Qui m'a fait l'honneur de diriger ce travail,
Pour sa disponibilité et son investissement.
En 5 années d'ENVL, cela a toujours été un plaisir de travailler avec vous.
Très sincères remerciements.

A Madame le Maître de Conférence DELIGNETTE MULLER

Qui a accepté de m'aider dans ce travail,
Pour ces conseils judicieux.
En témoignage de ma reconnaissance.

A toute l'Equipe de la veille Forge au Laboratoire de Villefranche sur Mer.

Pour leurs concessions de paillasse, leur aide et pour la sympathique ambiance qui régnait dans ce laboratoire.
Merci.

A Monsieur Pansieri et Madame Jeanjean,

Pour leurs compétences et leur engagement dans ces deux années de préparation au concours.
Sans vous, mon cursus vétérinaire ce serait arrêté aux portes des ENV.
En témoignage de mon profond respect, de mon immense reconnaissance mais aussi de ma réelle sympathie à votre égard.

REMERCIEMENTS

A ma mère et mon père :

A ceux qui m'ont conçu, élevé, conseillé et aimé. Ceux qui ont su associer la présence et la gentillesse d'une mère avec la force de vie et l'exigence d'un père.

J'espère faire de ma vie quelque chose dont vous êtes fiers. J'espère surtout vous rendre autant que vous m'avez donné.

Merci pour tout.

A mon frangin :

Difficile de dire à quel point je te remercie pour cette vingtaine d'années.

Tu as toujours été là. Tu es certainement la personne à qui je tiens le plus, pour qui ma solidarité est illimitée et tout simplement quelqu'un avec qui je passe toujours de bons moments.

Où que tu sois pour ton boulot, achète toi vite un chalet dans les Alpes qu'on se fasse des hiver ski-raclette... je m'occupe de la période estivale.

A Amélie :

A celle qui m'a le plus soutenu dans mes études, celle qui a supporté ce parcours difficile.

Merci pour ces 7 années passées avec toi, pour tout ce que tu m'as donné, pour tout ce que tu m'as fait découvrir et comprendre.

C'est avec toi que je me suis construit, tu fais parti intégrante de ma vie, j'espère que tu n'en sortiras jamais.

A Mélanie, colocataire récidiviste :

Merci pour ta présence ces dernières années, pour nos trips et nos discussions, pour être toujours motivée et surtout motivante.

J'espère que l'on ne se perdra jamais de vue car il nous reste encore plein de choses à faire loin de l'école : un tour du monde, un Paris-Dakar, des via ferrata, des apéros au soleil du Sud...

Tu sais où me trouver, comme d'habitude, je t'attends en bas de la piste !

A ce groupe de sudiste que je traîne depuis le lycée

A **Tristan**, **Simon**, **Elodie**, **Mélanie**, **Géraldine**, **Camille**, **Eric** et **Nico**.

Je vous connais depuis plus de 10 ans pour certains, ce qui fait beaucoup fiesta chez Nico et Simon, la totalité des pauses dans la pelouse de Zola, beaucoup de vacances ensemble, tous les 1er janvier ... pour ne citer que les plus symboliques.

Merci de votre amitié, merci de cet esprit de groupe, toujours là dans les grandes occasions, que l'on a su préserver.

Nos vies sont en train de changer, j'espère que l'on gardera intacts ce qui nous regroupe.

A vous toutes : Marion, Toufri, Aurore, Miko, Fan...

A vous tous : Nouye, Pi7, Jam, Bat, Mathieu, Piwi, ...

Pour la prépa puis l'école : le concours, les collocs, les boums, les apéros, le karting, les coinchs, le trophée Virbac, les vacances dans des baraques de luxe ...bref tous ces bons souvenirs qui vous sont associés.

Vous êtes tous des caractères que je suis heureux de connaître et que j'espère revoir souvent et longtemps.

SOMMAIRE

Listes des abréviations utilisées 5

Lexique d'océanographie 6

Liste des figures 7

Liste des tableaux 8

INTRODUCTION 9

CONTEXTE DE L'ETUDE 13

1. Cadre géographique et scientifique 13

1.1. Le site de l'étude 13

1.2. Le programme IOZ 16

1.3. Le laboratoire Océanologique de Villefranche sur Mer 17

2. Protomyctophum bolini 20

2.1. Données morphologiques et biologiques 20

2.2 Un poisson mésopélagique 21

3. Les relations proies-prédateurs 23

3.1. Les différentes méthodes d'exploration 23

3.1.1. Méthodes d'analyses des contenus stomacaux 23

3.1.2. Méthodes des traceurs alimentaires 25

3.2. Utilisation des acides gras en tant que marqueurs trophiques 26

3.3. Les acides gras chez les organismes marins 28

3.3.1. Rappels biochimiques sur les lipides 28

3.3.2. Eléments de métabolisme des acides gras 30

3.3.3. Physiologie des lipides chez les poissons 32

MATERIEL ET METHODES 35

1. **Matériel** **35**

2. **Analyse du contenu lipidique** **35**

2.1. Extraction des lipides 35

2.2. Composition en classe de lipides 36

2.3. Composition en acides gras de chacune des classes 36

2.3.1. Séparation des classes 36

2.3.2. Méthylation 38

2.3.3. Séparation des acides gras méthylés 38

2.3.4. Acétylation 38

2.3.5. Etude de la composition en acides et alcools par chromatographie en phase gazeuse 39

2.4 Composition en acides gras des lipides totaux 40

3. **Analyse des données** **41**

3.1. Régression par l'axe majeur réduit 41

3.2. Analyse factorielle des correspondances 41

3.3. Classification hiérarchique 43

3.4. Analyse discriminante et modèle descriptif 43

RESULTATS 45

1. **Teneur en lipides de *P. bolini*** **45**

2. **Composition lipidique des individus entiers et comparaison avec des individus sans estomac** **47**

2.1. Composition en classes 47

2.2. Composition en acides gras 48

3. Comparaison des différents organes **51**

3.1. Composition en classes 51

3.2. Composition en acides gras 52

3.3. Composition des cires des contenus stomacaux 57

4. Comparaison avec d'autres espèces de myctophidés **58**

5. Comparaison des profils d'acides gras entre *P. bolini* et ses proies potentielles **60**

5.1. Au niveau des acides des triglycérides 61

5.2. Au niveau des acides des cires de l'estomac 61

5.3. Au niveau des alcools des cires de l'estomac 63

6. Identification d'un contenu stomacal **63**

DISCUSSION 65

1. Caractérisation de *P. bolini* et de ses différents organes **65**

1.1. Composition lipidique de l'espèce 65

1.2. Comparaison avec et sans estomac 66

1.3. Comparaison entre organes 67

2. Utilisation des lipides dans l'analyse du régime alimentaire **68**

2.1. Utilisation des lipides tissulaires de réserves 69

2.2. Utilisation des cires des contenus stomacaux 70

LIMITES ET PERSPECTIVES 73

CONCLUSIONS 77

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 79

Annexes 87

Abréviations et correspondances utilisées dans cet ouvrage

Lipides :

Chol	= Cholestérol
CI	= Cires
DG	= Diglycérides
FFA	= Acides gras libres
HC	= Hydrocarbures
LP ou Plip	= Lipides polaires (Plip)
Tot	= lipides totaux
TG	= Triglycérides
FAME	= Méthylester d'acide gras

Acide	myristique	= 14 : 0
	palmitique	= 16 : 0
Acide	palmitoliéique	= 16 : 1 (n-7)
	oléique	= 18 : 1 (n-9)
Acide	écosapentaènoique	(EPA) = 20 : 5 (n-3)
	docosahexaènoique	(DHA) = 22 : 6 (n-3)

Composantes corporelles :

Estomac	= est. ou –stom
Viscères	= v
Filets musculaires	= m
Tête et squelette	= sq ou sn

Analyses de données :

AFC	= Analyse factorielle des correspondances
CAH	= Classification ascendante hiérarchique
ADL	= Analyse discriminante linéaire

Lexique d'Océanographie

Amphipode : Un des Ordre de la Classe des crustacés, se distinguant par un corps latéralement aplati

Benthos : ensemble des organismes qui vivent en relation étroite avec les fonds océaniques

Broutage : consommation du phytoplancton par le zooplancton

Copépode : Un des Ordre de la Classe des crustacés possédant pour la plupart des espèces une forme de corps ovoïde caractéristique et représentant rarement moins de 60% de la biomasse du zooplancton

Ecosysteme : Système d'interaction entre les ensembles d'espèces associées et leur milieu physique

Euphausiacée : Un des Ordre de la Classe des crustacés composant le krill dans l'Océan Austral

Mésopelagique : se dit d'espèces marines vivant dans la zone des 100 à 1000 mètres de profondeur

Mésoplancton : organisme planctonique de 200 µm à 20 mm de long

Necton : ensemble d'organismes qui possèdent un potentiel de déplacement qui leur permet de s'affranchir de l'entraînement par les courants

Néritique : se dit d'une zone située au dessus du plateau continental (cf annexe 1)

Pelagos : ensemble des êtres vivants évoluant librement dans la colonne d'eau

Plancton : organismes animaux ou végétaux caractérisés par leur passivité vis à vis des mouvements des masses d'eau

Production secondaire : production des hétérotrophes, c'est-à-dire production de matière organique à partir de matière organique

Liste des figures

Figure 1 :	Localisation du site de l'étude par rapport aux frontières hydrologiques	13
Figure 2 :	Représentation schématique de la circulation des principales masses d'eaux dans le secteur indien de l'Océan Austral pendant la période estivale	15
Figure 3 :	Programmes et zones d'études principaux de l'équipe 5 du LOV	18
Figure 4 :	Unique représentation de *P.bolini*	20
Figure 5 :	Groupement en deux dimensions des échantillonnages de jour et de nuit obtenu par la Curieuse en Mars 1995	21
Figure 6 :	Structure des classes de lipides intervenant dans le manuscrit	29
Figure 7 :	Nomenclature des principaux acides gras de cette étude	30
Figure 8 :	Position des désaturations effectuées par les enzymes communes de différents taxons	31
Figure 9 :	Principales voies de synthèse des acides gras chez les espèces marines	32
Figure 10 :	Schématisation du protocole suivi pour l'analyse des classes de lipides	37
Figure 11 :	Schématisation du protocole suivi pour l'analyse des lipides totaux	40
Figure 12 :	Relation taille-poids frais(a) et taille-poids de lipides secs totaux extraits (b) pour les individus récoltés lors des campagnes de 1999 (Conan et al., 2007) et 2005	46
Figure 13 :	Proportion de chaque classe de lipides des 3 individus avec estomac et des 4 individus privés d'estomac	47
Figure 14 :	Classification ascendante hiérarchique des individus avec et sans estomac	51
Figure 15 :	Proportion de chaque classe de lipides dans les différents organes	52
Figure 16 :	Classification ascendante hiérarchique des lipides totaux (totaux), des lipides polaires (Plip) et des triglycérides (TG) des différents organes	54
Figure 17 :	Résultat de l'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les profils d'acides gras composants les lipides polaires de chaque organe.	56
Figure 18 :	Résultat de l'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les profils d'acides gras totaux de différents myctophidés.	59
Figure 19 :	Résultat de l'analyse discriminante linéaire et de la prédiction réalisées sur les triglycérides	60
Figure 20 :	Résultat de l'analyse discriminante linéaire et de la prédiction réalisées sur les acides des cires.	62

Liste des tableaux

Tableau 1 :	Matrice type utilisée pour les analyses de données.	41
Tableau 2 :	Taille, poids, masse de lipides extraits et pourcentage de lipides extraits sur le poids frais (%) dans les individus et organes utilisés dans cette étude	45
Tableau 3 :	Composition en classes de lipides des individus ou organes de *Protomyctophum bolini*	48
Tableau 4 :	Composition en acides gras des lipides totaux pour les individus avec et sans estomac. En pourcentage des acides totaux	49
Tableau 5 :	Composition en acides gras des triglycérides (A) et des lipides polaires (B) pour les individus avec et sans estomac. En pourcentage des acides totaux.	50
Tableau 6 :	Composition des lipides totaux, des triglycérides et des lipides polaires contenus dans l'estomac, les viscères, les filets et la tête et les arêtes.	53
Tableau 7 :	Composition en acides gras des cires pour les estomacs (est.) et les viscères (V). En pourcentage des acides totaux	57
Tableau 8 :	Composition en alcools gras des cires pour les estomacs (est.) et les viscères (V). En pourcentage des alcools totaux	58

INTRODUCTION

« Unie à l'Océan, la goutte d'eau demeure », si l'objectif de l'océanographie est d'analyser les écosystèmes marins dans leur globalité, ce proverbe indien illustre bien qu'il est difficile de s'affranchir de l'étude des plus petites composantes de ces écosystèmes. L'étude présentée ici en est un exemple.

Les océans sont essentiels aux processus écologiques mondiaux. Leur importance écologique vient en grande partie de leur taille et de leur profondeur considérables. En effet, les océans couvrent près de 71 % de la surface de la Terre, atteignent une profondeur moyenne de 3 700 m et contiennent 1,4 milliard de kilomètres cubes d'eau. Ces immenses masses d'eau renferment une biomasse animale et végétale estimée à 30 milliards de tonnes. En raison d'un très court cycle de vie pour la majeure partie des espèces marines, la production annuelle en mer est estimée à 430 milliards de tonnes par an (Geistdoerfer, 2002). La taille, la profondeur ainsi que la présence même du milieu liquidien rendent les océans difficilement explorables, ceci explique que peu d'espèces sont recensées (274 000, en sachant que les invertébrés à eux seuls comprendraient plus de 10 millions d'espèces (Geistdoerfer, 2002)), et que les processus écologiques des océans sont méconnus.

Comprendre les écosystèmes marins signifie connaître les flux d'énergie et les transferts de matière qui les animent (Frontier et al., 2004) ; pour cela il est nécessaire d'identifier les structures qui les composent et de déterminer leurs interactions et leurs dynamiques. Les chaînes alimentaires sont des voies majeures dans les transferts de matière et d'énergie. Ces chaînes trophiques sont complexes, elles sont plus organisées en réseaux qu'en chaînes linéaires, de ce fait il faut connaître le régime alimentaire de chaque maillon pour être capable de reconstruire le réseau trophique.

Dans les écosystèmes pélagiques antarctiques, les myctophidés représentent la famille de poisson la plus importante en terme de diversité, d'abondance et de biomasse (70 à 130 millions de tonnes sur les 100 à 200 millions de tonnes de poissons, Sabourenkov, 1991). Cette famille assure le lien trophique entre le mésozooplancton et les prédateurs supérieurs (Sabourenkov, 1991). Sur la base des estimations faites par Naumov (1985) citées dans Pakhomov (1996), les myctophidés consomment 1085 millions de tonnes de plancton par an, soit 40% de la production secondaire annuelle. Aux îles Kerguelen, les oiseaux et les otaries

mangent 462000 tonnes de myctophidés par an soit 26 % de leur ration (Léa et al., 2002). Les myctophidés apparaissent donc comme des espèces clés de l'écosystème pour lesquelles il est important de connaître les relations trophiques. Dans plusieurs régions d'antarctique, *Protomyctophum bolini* (Nom donné par Fraser-Brunner en 1949) est une des espèces de myctophidés les plus communes (Pusch et al., 2004), pourtant peu d'études décrivent le régime alimentaire de cette espèce (Pakhomov et al., 1996 ; Gaskett et al., 2001 ; Pusch et al., 2004).

Il existe plusieurs méthodes pour analyser les relations proies-prédateurs. La technique la plus intéressante pour un poisson mésopélagique en Antarctique est la méthode des marqueurs trophiques lipidiques. Le principe est que les acides gras des lipides de réserves d'un prédateur reflètent la signature des proies ingérées (Lee et al., 1971). La signature lipidique changeant en fonction de la nourriture ingérée, St John et Lund (1996) puis Kirsch et ses collaborateurs (1998) ont put valider ce principe chez les poissons. Cette méthode est d'autant plus appropriée que les poissons utilisent les lipides plus que les glucides comme source d'énergie (Cowey et Sargent, 1977, cité dans Dalsgaard et al., 2003).

La plupart des études sont menées sur l'animal entier, en effet seul Reinhardt et Van Vleet (1986) ont analysé le contenu de différentes parties du corps de *P. bolini.* Pourtant, chaque organe donne une information spécifique à sa fonction (Lund et Sidell, 1992), ce qui permet de comprendre le métabolisme des lipides du prédateur. Alors que dans certaines études on enlève le contenu de l'estomac pour que l'alimentation récente ne perturbe pas le profil de l'espèce, dans d'autres on néglige l'influence du contenu stomacal. Seuls Saito et Murata (1996) ont comparé séparément la signature lipidique des individus et de leur estomac.

Cette étude consiste en l'analyse de la composition lipidique de *Protomyctophum bolini* entier et de différentes parties de son corps. L'étude s'est faite en utilisant chaque classe de lipides mais aussi en se servant plus généralement des lipides totaux. Par la suite, les profils en acides gras de *P.bolini* ont été comparés à ceux de ses proies potentielles afin de retrouver son régime alimentaire.

Les objectifs sont donc de :

- **définir la signature lipidique de *P. bolini***
- **déterminer si le contenu de l'estomac influence cette signature** et, de manière plus générale, **comparer les profils lipidiques des organes entre eux**
- **caractériser le régime alimentaire de *P. bolini* en utilisant les acides gras comme marqueurs trophiques**.

L'étude s'est faite dans le cadre d'un Master 2 recherche de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). L'équipe Réponses biologiques et physiologiques aux contraintes du milieu marin dirigée par Patrick Mayzaud du Laboratoire Océanologique de Villefranche sur Mer a été la structure dans laquelle les travaux ont été réalisés.

Après avoir remis l'étude dans son contexte géographique et scientifique, ce document présentera les méthodes utilisées pour déterminer les profils lipidiques. Puis, il développera les résultats obtenus et les interprétations conséquentes.

CONTEXTE DE L'ETUDE

La présente étude s'est faite dans le cadre d'un vaste programme dirigé par l'Institut Paul Emile Victor visant à étudier les interactions entre les oiseaux et le zooplancton dans un écosystème pélagique à l'Est des îles Kerguelen. L'analyse des acides gras a été confiée au Laboratoire Océanologique de Villefranche sur Mer.

1. Cadre géographique et scientifique

1.1. Le site de l'étude

Les îles Kerguelen appartiennent à l'océan Austral qui se définit comme un anneau large de 1000 à 4000 km encerclant le continent Antarctique et correspondant au prolongement vers le sud des océans Indien, Pacifique et Atlantique (Park, 1989) (figure 1, annexe 1).

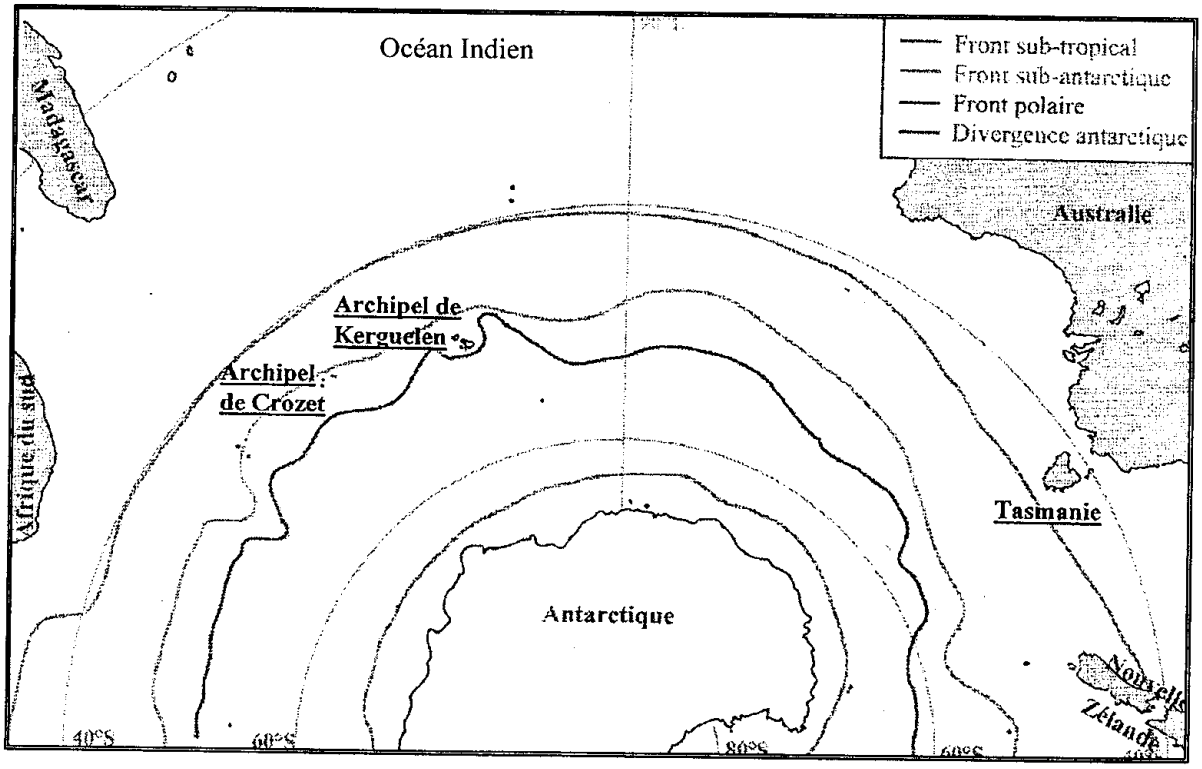


Figure 1 : Localisation du site de l'étude par rapport aux frontières hydrologiques.

Cet océan est ainsi limité au sud par les terres de l'Antarctique et au nord par le front sud-tropical situé entre 38° et 42° de latitude sud. Les fronts sont des frontières hydrologiques qui délimitent latitudinalement des masses d'eaux individualisées (Lutjerharms et al., 1985 ; figure 2).

- Le front subtropical (ou convergence sub-tropicale) est une frontière qui sépare les eaux de surface sub-tropicale (entraînées vers le sud-est par les vents tropicaux) des eaux superficielles sub-antarctiques (dérivant vers l'est nord-est sous l'action des vents d'ouest). Cette limite est détectable en surface par une brusque chute de la température qui passe d'environ 18°C à 11°C (Lutjerharms et Valentine, 1984).
- Les eaux superficielles sub-antarctiques sont ensuite divisées en deux zones par le front sub-antarctique : la zone sub-antarctique (entre le front sub-tropical et le front sub-antarctique) au nord et la zone polaire frontale (entre le front sub-antarctique et le front polaire) au sud. Les eaux sub-antarctiques sont définies comme une zone quasi homogène de salinité. Le front sub-antarctique correspond à une chute de température d'environ 4°C. En revanche la zone polaire frontale se caractérise par de multiples inversions de température et de salinité conséquences d'interactions complexes entre plongées et remontées d'eaux.
- Les eaux antarctiques, entre le front polaire et la divergence antarctique, sont sous l'influence du courant circumpolaire antarctique (se déplaçant d'ouest en est) et leur température est inférieure à 2°C (Blain et al., 2001)
- Enfin, a proximité du continent, la remonté d'eau profonde circumpolaire donne naissance à la divergence antarctique. Cette remontée d'eau possède une double origine : d'une part la proximité du continent et d'autre part le régime des vents (d'est près des côtes et d'ouest au-delà de la divergence antarctique engendrant des courants opposés).

Ces zones frontales ne sont pas des phénomènes géographiquement stables et présentent de fortes variations saisonnières et annuelles (Moore, 1999).

Cette structure discontinue de l'Océan Austral a une forte influence sur la répartition de la production primaire à l'origine des chaînes trophiques :le phytoplancton, plus abondant au niveau des fronts, est consommé par le zooplancton, lui-même consommé par des niveaux trophiques supérieurs (céphalopodes, poissons, oiseaux, mammifères marins). Les différentes structures repérées dans l'océan vont ainsi correspondre à autant d'habitats potentiels d'alimentation pour les poissons. Ainsi les caractéristiques des masses d'eaux (profondeur,

température, éclairement, salinité, turbulence...) vont influer sur la composition et la biomasse du phytoplancton, du zooplancton, et donc, des poissons, de leurs concurrents et de leurs prédateurs.

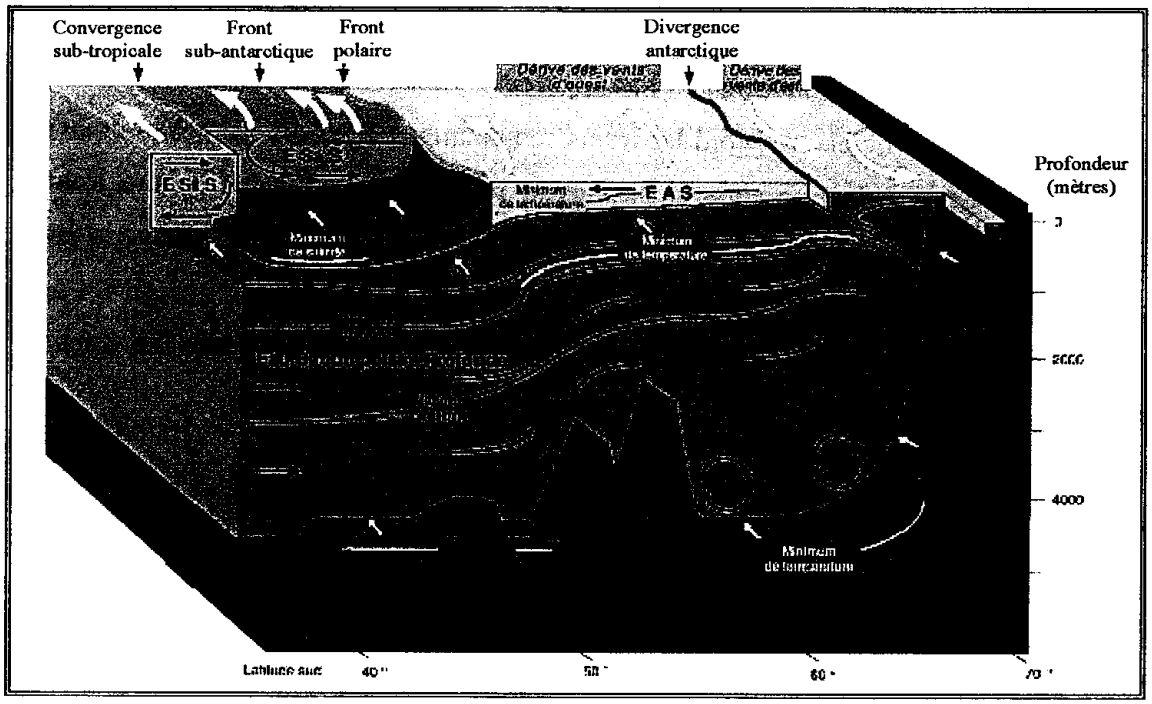


Figure 2: Représentation schématique de la circulation des principales masses d'eaux dans le secteur indien de l'Océan Austral pendant la période estivale (d'après Lutjerharms et al., 1985)

Il faut également signaler que les poissons mésopélagiques, dont fait partie *Protomyctophum bolini*, effectuent des migrations verticales pouvant atteindre les 800 mètres d'amplitude. Ainsi les poissons mésopélagiques sont susceptibles de traverser différentes masses d'eaux ceci influençant considérablement leur comportement alimentaire.

L'archipel de Kerguelen a été découvert par le navigateur finistérien Yves-Joseph de Kerguelen de Trémarec en 1772, ce groupe d'îles se situe dans le sud-ouest de l'Océan Indien (49°21'S-70°13'E) (figure 1, annexe 1). D'origine volcanique cet archipel est composé d'une île principale, Grande Terre, cernée par près de 300 îlots et écueils qui lui donnent une superficie totale de 7215 km². La Grande Terre est caractérisée par un grand nombre de fjords et de baies avec en particulier la Baie du Morbihan dans sa partie orientale. Le climat associé à ces îles est un climat océanique froid (température moyenne de 4,5°C, amplitude de 6°C) et humide (précipitations faibles mais fréquentes ; 850mm sur 246 jours par an) avec des

variations saisonnières peu marquées. La caractéristique climatique principale des îles Kerguelen est la force et la constance des vents dérivants des quarantièmes rugissants et des cinquantièmes hurlants. Ce flux permanent de vents (300 jours par an à 100 km. h^{-1} en moyenne) est interrompu en hiver et au début printemps par de violentes tempêtes dont les vents pointent à plus de 250 $km.h^{-1}$.

L'hydrologie des eaux environnant l'archipel est conditionnée par la proximité de deux systèmes frontaux superficiels : au nord les fronts sub-antarctiques et sub-tropicales et au sud le front polaire. Cet archipel se situe ainsi dans la limite sud de la zone polaire frontale antarctique, au voisinage immédiat du front polaire, qui, dévié par son relief, longe la partie est de son vaste plateau péri-insulaire.

Les poissons forment d'importante communauté aux îles Kerguelen mais ce sont les prédateurs supérieurs qui retiennent le plus l'attention de scientifiques.

1.2. Le programme Interactions Oiseaux Zooplanctons (IOZ)

Les îles Kerguelen se caractérisent par l'importance de ses communautés de prédateurs supérieurs (oiseaux et mammifères marins), en effet l'ensemble de leurs populations est estimé à 479 millions d'individus dont 363 millions d'oiseaux (majoritairement des manchots et des petrels) consommant presque 245 millions de tonnes au total (Van Franeker et al., 1997). C'est pourquoi l'institut Paul Emile Victor a engagé un programme d'étude du milieu pélagique côtier de Kerguelen : le programme Interactions Oiseaux Zooplancton. Celui-ci a pour objectif de déterminer les interactions trophiques entre les oiseaux marins et le zooplancton.

Ce programme s'intéresse à l'ensemble des composantes de l'écosystème, on y retrouve donc des études sur la base du réseau alimentaire par exemple l'étude des relations entre la température, la salinité de la Baie du Morbihan et du plateau adjacent et les floraisons phytoplanctoniques, les teneurs en carbone et en azote. Cependant la plupart des études s'articule sur le régime alimentaire des Oiseaux et les relations directes avec le zooplancton à travers trois objectifs :

- etablir les variations saisonnières de la structure des populations zooplanctoniques
- déterminer la biologie alimentaire des espèces d'oiseaux planctonophages dont les colonies de reproduction sont les plus abondantes dans la Baie du Morbihan ;
- estimer l'impact des oiseaux sur la dynamique de population des espèces clés zooplanctoniques.

De nombreux objectifs ont déjà été atteints, ainsi on connaît désormais les espèces de zooplancton consommées majoritairement par les oiseaux marins de Kerguelen, *Thémisto gaudichaudii, Parareuchaeta antarctica et Thysanoessa sp.* en étant les trois principales. De manière plus générale, ce programme a permis de mettre en évidence les espèces clés du réseau trophique de la Baie du Morbihan et du plateau péri-insulaire adjacent et ainsi de préciser les réserves énergétiques (et notamment lipidiques) ainsi que les bilans énergétiques de plusieurs espèces (comme *Drepanopus pectinatus* et *Paraeuchaeta antarcica*) indispensables à la compréhension globale de ces écosystèmes. Mais le programme IOZ a aussi permis de montrer que les poissons mésopélagiques ne pouvaient être négligés, par exemple, les poissons sont des proies régulières pour certains oiseaux comme les prions et très importantes dans le cas du pétrel bleu. De plus, les poissons consomment du zooplancton et donc perturbent les estimations des prélèvements de zooplanctons par les oiseaux. Enfin, il est nécessaire de connaître l'importance des poissons dans cet écosystème pour prévoir l'impact de la pêcherie sur les communautés de prédateurs. Une étape supplémentaire ayant pour objectif de caractériser puis quantifier les proies consommées par les poissons mésopélagiques a donc été mise en place.

C'est au Laboratoire Océanologique de Villefranche sur Mer (Alpes Maritimes, France) que les régimes alimentaires de ces poissons sont déterminés, tout comme ceux des oiseaux l'ont été.

1.3. Le Laboratoire Océanologique de Villefranche sur mer (LOV)

L'équipe « Réponses Biologiques et Physiologiques aux Contraintes du Milieu », dirigée par Patrick Mayzaud est une des 5 équipes du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV). Le LOV, créé en Janvier 2001, dépend de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et de l'Institut National Science Univers (INSU).

Les zones de travail et les programmes à longs termes sur lesquels l'équipe travaille sont nombreux (figure 3).

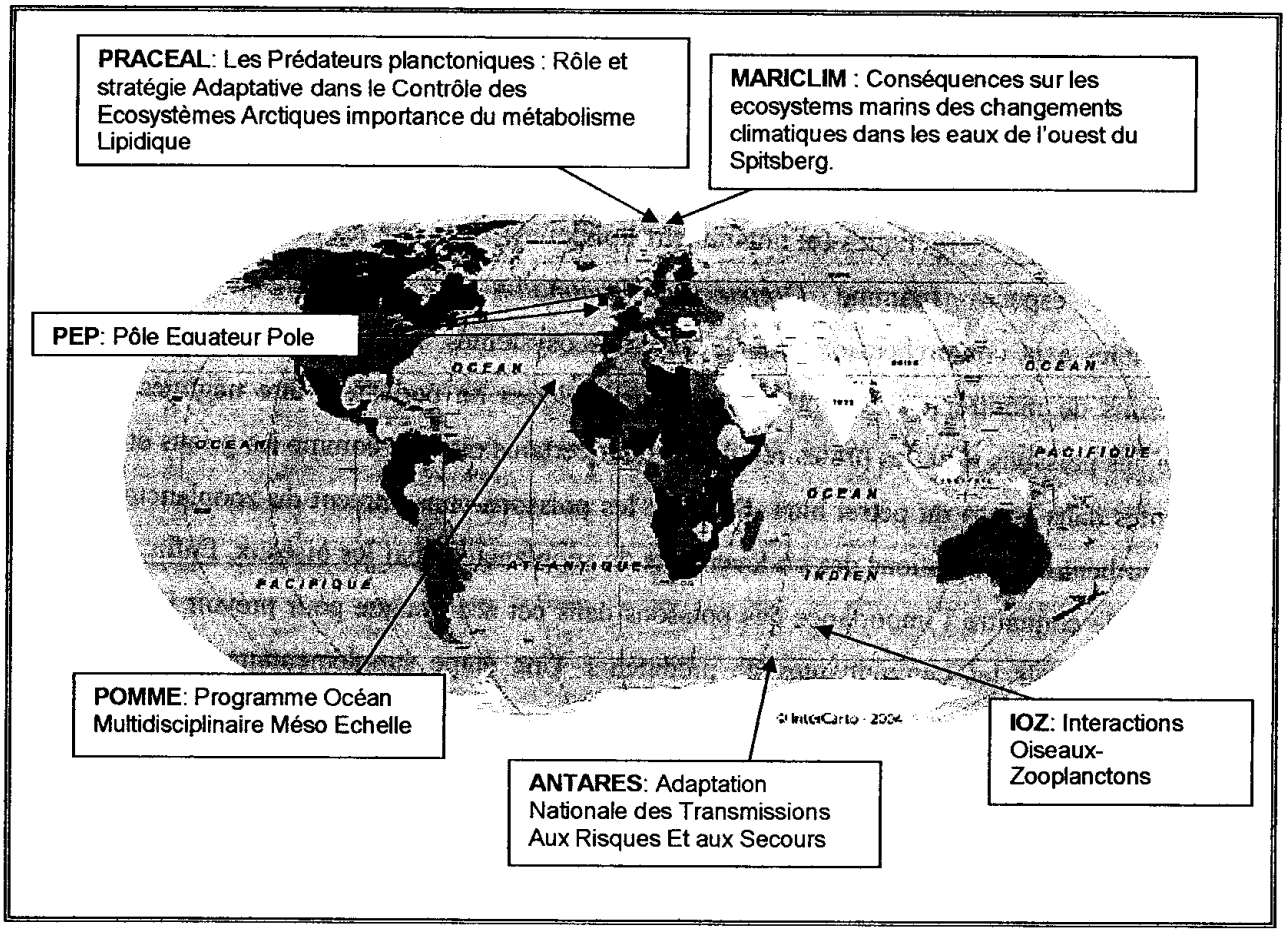


Figure 3 : Programmes et zones d'études principaux de l'équipe 5 du LOV

Cette équipe est originellement portée sur l'étude des populations zooplanctoniques avec comme objectifs (1) la compréhension des processus biologiques et des stratégies adaptatives, (2) l'étude de la variabilité spatio-temporelle du zooplancton et (3) la quantification de l'impact du zooplancton dans les cycles biogéochimiques.

Ces objectifs sont principalement abordés par l'étude des lipides. En effet l'étude de l'accumulation et du transfert des lipides au sein des différents maillons du réseau trophique pélagique a un triple intérêt

- la nature des réserves détermine la stratégie de survie hivernale des espèces dont la durée de vie est supérieure à un an, et les modalités de leur reproduction,
- les acides gras polyinsaturés et les phospholipides étant des éléments essentiels pour la croissance des invertébrés marins, toute carence à l'un des échelons du réseau trophique déterminera une limitation des niveaux de production,

- l'accumulation d'un niveau à l'autre du réseau alimentaire des lipides neutres (triglycérides et cires) fournit un moyen analytique d'appréhender les interactions trophiques dominantes d'une espèce ou d'un groupe d'espèce.

Mais la compréhension d'un niveau trophique ne pouvant se faire sans l'étude des maillons adjacents, l'équipe a donné aux poissons et aux oiseaux une importance croissante. Ainsi l'analyse des relations proies prédateurs est envisagée à tous les niveaux des systèmes pélagiques et au niveau des interactions pelagos-benthos. L'étude des relations au sein du pelagos (zooplancton/matière organique particulaire; zooplancton/zooplancton ; et plus particulièrement zooplancton/prédateurs terminaux) est donc la continuité des travaux en cours réalisés dans le cadre du programme de l'IPEV (le programme IOZ) en association avec la Station Biologique de Chizé (Deux Sèvres, France) et le Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris. Dans ce cas, l'étude porte plus particulièrement sur les populations pélagiques dont le cycle biologique repose sur une forte accumulation de lipides (Zone d'étude en Antarctique : Archipel de Kerguelen ; en Arctique : Ny Alesund).

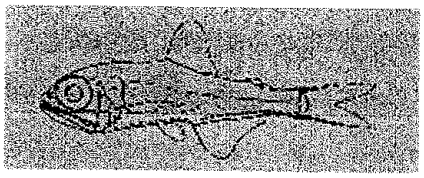
Les récentes publications (Connan et al., 2007; Mayzaud et al., 2007 ; Tarling et al., 2007) ainsi que l'arrivée à la rentré 2007 d'un enseignant-chercheur spécialiste de l'ichtyofaune antarctique, confirment le développement des recherches sur les lipides des niveaux trophiques supérieurs en région polaire.

2. Protomyctophum bolini.

2.1. Données morphologiques et biologiques.

Protomyctophum bolini (également mal nommé *Electronica bolini*) est un poisson peu connu. Il a été nommé par Fraser Brunner en 1949, ses caractéristiques anatomiques sont fondées sur peu d'observations et quasiment toutes proviennent de Hulley (1990) (Figure 4).

Figure 4: Unique représentation de *P.bolini* (Heemstra P, collaborateur Fishbase)



Il appartient à la classe des actinoptérygiens (poissons à nageoires rayonnées), à l'ordre des myctophiformes (ou poissons lanternes). Ces derniers se caractérisent par la présence de photophores, qui sont des organes émettant une lumière d'origine non bactérienne d'intensité et de couleur variables chez le même individu (Stiassny, 1997 ; annexe 2).

P.bolini a une longueur standard de 6-7 cm (du rostre à la base de la nageoire caudale) à l'age adulte, sa tête et son corps son aplatis latéralement. Sa bouche est large et terminale, ses yeux sont en position latérale. Il possède une nageoire dorsale à 12-14 rayons mous, des nageoires pectorales à 14-16 rayons mous et une nageoire anale à 23-26 rayons mous. Il n'a aucune épine. Aucune description sur la présence et la répartition des photophores de *P.bolini* n'a été faite. La majorité des observations repose sur des animaux non sexés. Très peu de données sont disponibles sur la reproduction des myctophidés dans l'Océan Austral, il apparaîtrait que ces poissons ont majoritairement une période estivale de reproduction par an. Cependant certaines espèces présenteraient plusieurs périodes annuelles de reproduction, voire une reproduction continue (Sabourenkov, 1991). Aucune donnée n'a été publiée concernant *P.bolini* excepté un temps de doublement de la population < 15 mois (données Fishbase, d'après Hulley, 1990).

Ce poisson marin vit exclusivement dans l'Océan Austral, plus majoritairement entre la divergence antarctique et la zone de convergence subtropicale au niveau de l'océan Indien et de l'Atlantique. Il se situe au large des côtes (poisson océanique) dans les couches moyennes de la colonne d'eau (mésopélagique).

2.2. Un poisson mésopélagique.

Les poissons mésopélagiques, par définition, occupent une couche d'eau de profondeur moyenne et se caractérisent par les déplacements verticaux qu'ils y effectuent. En effet, ces poissons restent dans la zone des 100-700 mètres de profondeur mais ils accomplissent à l'intérieur de cette zone des migrations verticales journalières.

La figure 5 est tirée de l'étude de Duhammel (2000). Cette étude a permis de diviser les myctophidés en différents groupes selon leurs types de migration et ainsi de différencier *P.bolini* des autres myctophidés.

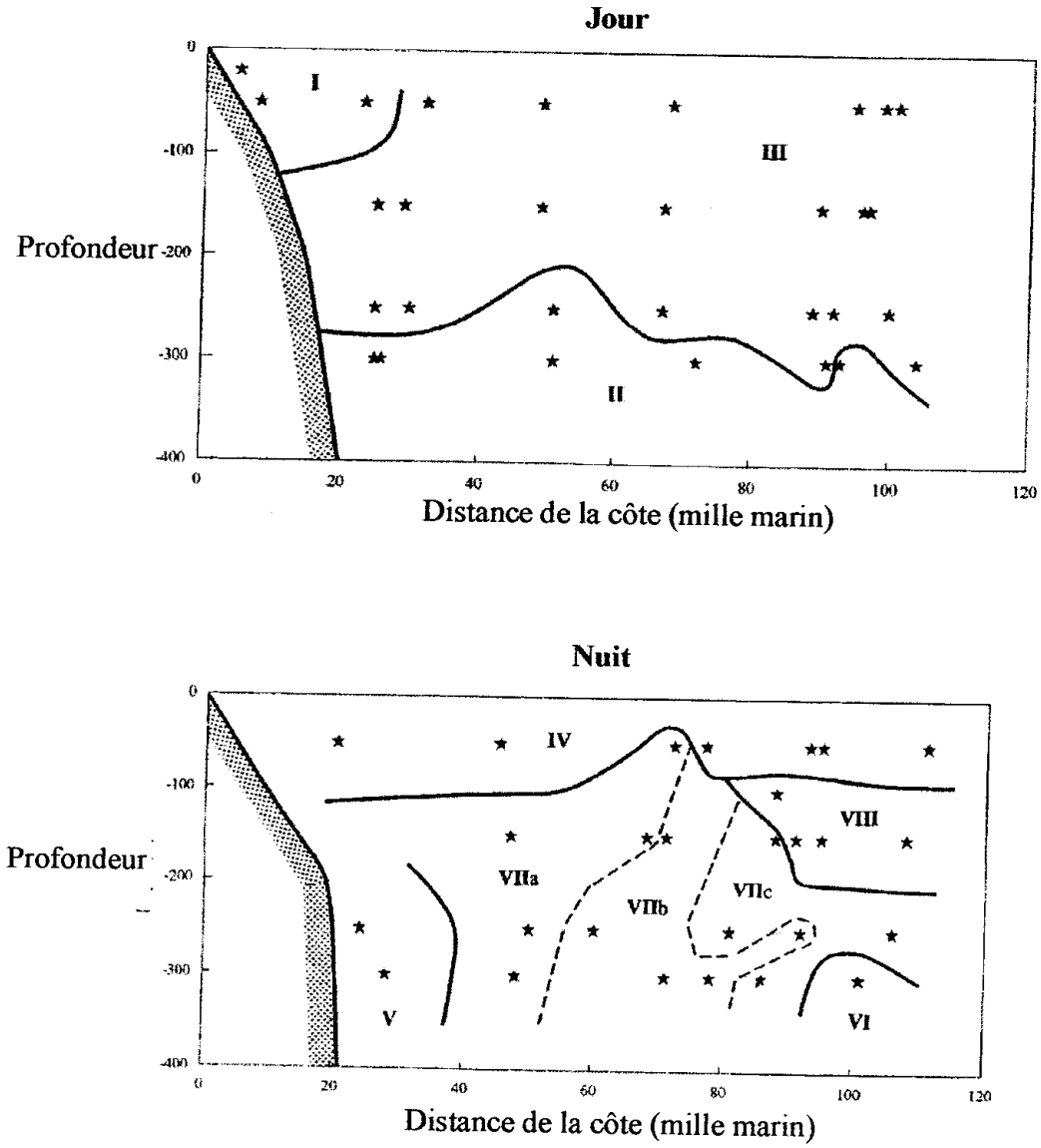


Figure 5: Groupement en deux dimensions des échantillonnages de jour et de nuit obtenu par la Curieuse (navire scientifique) en Mars 1995 (Duhammel, 2000)

Ainsi *P.bolini*, dans la journée, se situe dans les couches profondes, il est associé au groupe II (figure 5jour), qui contient la majorité des myctophidés. La nuit, il est retrouvé en masse dans les couches occupées par le groupe IV (figure 5nuit) ce qui a permis à Duhammel de montrer que *P.bolini* fait parti des 5 espèces (avec *Electrona Antarctica*, *Gymnoscopelus braueri*, *P. tenisoni* et *Gymnoscopelus fraseri*) qui migrent le plus. Pour autant *P.bolini* est aussi présent la nuit dans les couches définies par les groupes VIIa et VIIb : il le seul à ne pas avoir de positionnement claire la nuit.

Les migrations verticales des myctophidés sont dues aux migrations du zooplancton (particulièrement les copépodes, les euphausiacés et les amphipodes hyperiides ; annexe 3) qu'ils consomment (Kozlov and Tarverdiyeva, 1989). Les relevés hydroaccoustiques obtenus lors de l'étude de Duhammel ont montré que la journée, la majorité du zooplancton était distribuée dans la zone des 320-425 m avec quelques regroupements entre 70 et 260 m. La nuit en revanche le zooplancton se situe au dessus de la zone des 100m.

La présence de *P.bolini* dans les couches profondes la nuit est à l'heure actuelle inexpliquée et soulève des questions sur le régime et le rythme d'alimentation de cette espèce.

3. Les relations proies-prédateurs.

Identifier les relations proies-prédateurs est une question centrale dans la compréhension des processus écologiques du fonctionnement des écosystèmes. L'identification des interactions prédateurs-proies peut être relativement aisée dans le cas de prédateurs spécialistes (cas très rare) ou lorsque des observations directes sont possibles (cas de grands prédateurs terrestres tels que le lion), mais l'exercice est plus problématique dans le cas présent. En effet, les spécificités du milieu marin (milieu liquide, dimension verticale importante dans le cas de *P.bolini* notamment) ne permettent pas des observations nombreuses et continues, et imposent des moyens d'exploration coûteux. De plus, l'écosystème étudié est organisé en patch : les communautés forment de petits groupes isolés dans de grandes quantités d'eau (conséquence de la pauvreté des eaux antarctiques et de la discontinuité des masses d'eaux). Enfin l'espèce étudiée est très mobile (horizontalement et verticalement) et son régime se fait à partir de différentes espèces et/ou de différentes populations d'une même espèce.

Pour faire face à toutes ces difficultés, des méthodes indirectes doivent être utilisées pour reconstruire son régime alimentaire.

3.1. Les différentes méthodes d'exploration

Deux grands groupes de méthodes peuvent être utilisées pour déterminer le régime alimentaire :

- les méthodes permettant d'identifier spécifiquement (donc jusqu'à l'espèce) les proies à partir de restes récoltés dans les contenus stomacaux.
- les méthodes utilisant des biomarqueurs ou traceurs alimentaires accumulés dans les tissus ou les organes.

3.1.1. Méthodes d'analyses des contenus stomacaux

- Analyse directe

La principale, et la plus ancienne de ces méthodes, est l'analyse directe des restes de proies récoltés sur les cadavres (ou par lavage gastrique sur les prédateurs supérieurs). Elle permet dans la plupart des cas une identification spécifique des proies. Elle consiste à trier les restes des proies plus ou moins digérés dans les contenus stomacaux, puis, à identifier ces restes jusqu'au plus petit taxon possible. Les restes caractéristiques (parties mal digérées telles que l'exosquelette des crustacés) peuvent ensuite être mesurés afin d'estimer la taille et la masse des proies ingérées. Toutefois, certaines pièces vont être plus retenues que d'autres et

s'accumuler dans l'estomac (Furness et al., 1984). Les fractions de poissons ou de crustacés adultes vont être surestimées aux dépens de proies plus facilement digérables comme les proies gélatineuses. Cette méthode qualitative n'est donc quantitative que sur le ou les derniers repas, le matériel des repas antérieurs étant trop digéré pour être totalement identifié.

- Analyse sérologique

D'autres méthodes d'analyse des contenus stomacaux se sont ensuite développées, c'est le cas de l'analyse sérologique. Cette méthode consiste à passer au crible les contenus stomacaux avec un anticorps spécifique d'une espèce de proie. Une réaction positive confirme la présence de l'espèce dans le contenu stomacal. Dans le milieu marin, cette méthode a déjà été utilisée pour déterminer la prédation de jeunes stades d'anchois (Theilacher et al., 1993) ou de plusieurs espèces de mammifères marins (Pierce et al., 1992 ; Boyle et al., 1990). Cependant ces réactions manquent de spécificité, certaines proies similaires pouvant déclencher une réaction positive (Kear, 1992) et de sensibilité, deux anti-corps n'ayant jamais exactement les mêmes propriétés (Symodson, 2002). Ces limites, ainsi que le coût élevé de la production d'anti-corps, rendent cette méthode peu utilisée.

- Analyse génétique

La technique génétique, utilisant la « polymerase chain reaction » (ou PCR) pour amplifier l'acide désoxyribonucléique (ADN), est en cours de développement. Les primers utilisés sont spécifiques à une espèce proie ou à un groupes d'espèces proies (Farell et al., 2000). Si les espèces proies sont présentes dans les contenus, les primers s'attachent à leurs ADN ce qui permet une multiplication en chaîne d'une partie ciblée de l'ADN de la proie, ADN qui pourra ensuite être isolé et identifié.

Les trois méthodes suscitées reposent sur la collecte d'échantillons dans les contenus stomacaux. Ainsi elles informent sur le passé trophique immédiat et sont dépendantes des restes récupérés dans les contenus (ou les fèces). Il n'est donc pas possible d'en tirer des conclusions générales sur le régime alimentaire des prédateurs sans multiplier les prélèvements. L'effort d'échantillonnage restant un problème majeur en Antarctique plus qu'ailleurs il est nécessaire d'utiliser d'autres méthodes permettant de s'affranchir des restes de proies digérés et ayant une intégration spatio-temporelle beaucoup plus grande que celle permise par l'analyse des contenus stomacaux.

3.1.2. Méthodes des traceurs alimentaires.

Ces méthodes reposent sur le principe de base « nous sommes ce que nous mangeons » (« we are what we eat » des anglo-saxons) à savoir que la composition des tissus des consommateurs reflète de manière prédictive celle de leur alimentation. Le traceur (ou marqueur trophique) parfait est un composé qui a une origine univoque et facilement identifiable, qui est inerte dans l'organisme, qui ne subit pas de processus sélectif lors de l'ingestion ou de l'assimilation, qui est métaboliquement stable, et qui se transfert à la fois quantitativement et qualitativement d'un niveau trophique à l'autre. De tels marqueurs idéaux n'existant pas en milieu naturel, différents composés ont été envisagés pour appréhender les relations trophiques avec cette méthode.

- Les isotopes stables :

Les études isotopiques comparent deux rapports principaux, $^{13}C/^{12}C$ et $^{15}N/^{14}N$, entre les protéines des tissus prédateurs et celles des proies. Ces rapports reflètent en effet le passé trophique du prédateur (DeNiro et Epstein, 1978 ; Peterson et Fry, 1987) : le rapport $^{13}C/^{12}C$ (δ^{13}) est enrichi de moins de 1‰ entre chaque niveau trophique et est fortement lié à la photosynthèse, alors que le rapport $^{15}N/^{14}N$ (δ^{15}) s'enrichit, lui, de 3 à 4 ‰ à entre chaque niveau trophique et donne ainsi une information sur le niveau trophique du prédateur. Le δ^{13} apporte une information sur la source de carbone à la base de la chaîne alimentaire et permet donc, en milieu marin, de différencier les apports benthiques et néritiques des apports pélagiques et océaniques (France, 1995 ; Hobson et al., 1995). De plus il donne une indication sur les zones d'alimentation des prédateurs lorsqu'il existe des variations latitudinales entre les masses d'eaux (Rau et al., 1982, François et al., 1993), ce qui est le cas dans l'Océan Austral. L'enrichissement en δ^{15} résulte de l'excrétion préférentielle d'azote appauvri en ^{15}N sous la forme d'urée, d'ammoniaque ou d'acide urique ; plus le consommateur présentera un δ^{15} élevé et il plus il occupera une position trophique élevée dans la chaîne alimentaire d'une région géographique donnée (Peterson et Fry, 1987, Rau et al., 1992, Michener et Schnell, 1994). Enfin, suivant les tissus analysés du prédateur, cette méthode permet la détermination du régime alimentaire à court terme (plasma : 1 semaine) ou à long terme (collagène et os : toute la vie de l'animal). Il s'agit dans notre étude d'une espèce exclusivement pélagique, dans des latitudes comparables et se nourrissant probablement au dépens de différents niveaux trophiques, c'est pourquoi cette méthode n'apparaît pas comme la plus appropriée.

- Les métaux lourds :

Des mesures de concentration de différents métaux lourds comme le cadmium ou le mercure sont réalisées dans plusieurs organes à la fois (foie, muscles, rein) aux capacités de stockage plus ou moins importantes. Diverses études, réalisées dans des zones géographiques relativement éloignées de possibles activités anthropiques comme les îles Féroé ou l'archipel de Kerguelen (Bocher et al., 2003 ; Bustamante et al., 2003, 2004) ont montré que les prédateurs supérieurs étaient exposés aux éléments traces principalement à travers leur nourriture (Aguilar et al., 1999), ainsi, selon la teneur de ces éléments dans leur proies, ils accumulent différemment les métaux lourds. La principale limite de cette méthode est l'existence de processus de détoxication dans les organismes. De plus ces méthodes sont d'autant plus accessibles que l'espèce étudiée est grande, ce qui n'est pas le cas de notre étude.

Compte tenu des caractéristiques écologiques de *P.bolini*, c'est une autre méthode de marqueurs trophiques qui a été choisie : la méthode des traceurs lipidiques.

3.2. Utilisation des acides gras en tant que marqueurs trophiques.

Le concept d'acides gras en tant que marqueurs trophiques aurait été suggéré pour la première fois lors de deux études de Lovern en 1934 et 1935 (cité dans Dalsgaard et al., 2003). Ces études effectuées sur des crustacés et des saumons suggéraient une origine trophique des acides gras trouvés chez les poissons. Les premières expériences ont été menées trente années plus tard par Kayama (Kayama et al., 1963). Elles démontraient le transfert linéaire d'acides gras entre une diatomée (*Chaeticeros simplex*), un branchiopode (*Artemia* salina) et un poisson (*Lebistes reticulatus*).

Ainsi les composés lipidiques sont, dans de nombreux cas, incorporés chez le consommateur de manière conservative, ils sont par conséquent porteurs d'informations sur les relations proies-prédateurs. Contrairement aux traditionnelles analyses de contenus stomacaux, ils apportent une information sur le régime alimentaire sur une période assez longue (St John et Lund, 1996 ; Kirsch et al., 1998, Auel et al., 2002). De plus, ils ne sont pas liés aux différences de digestibilité ainsi qu'aux difficultés d'identifications comme le sont les méthodes d'analyse directe du contenu digestif (Iverson, 1997 ; Budge et al., 2002). Dans les organismes, la synthèse *de novo* ou la transformation des acides gras provenant de l'alimentation sont sous la dépendance de leurs propres équipements enzymatiques. Cet équipement variant d'une espèce à l'autre, les classes de lipides acides gras et alcools gras

permettront de caractériser chaque espèce, voire même dans certains cas des sous-populations d'une même espèce (Mayzaud, 1997). Il n'en reste pas moins vrai que les lipides ne sont pas des marqueurs trophiques parfaits. En effet, il faudra interpréter les résultats en sachant qu'aucun acide gras ne peut être associé à une unique proie et que certains ne sont pas métaboliquement stablent tout le temps. De plus, le taux de renouvellement de chaque acide gras est aussi dépendant du statut physiologique (au niveau reproductif notamment), ceci n'ayant quasiment jamais été quantifié (St John et Lund, 1996 ; Kirsch et al., 1998). Ainsi les lipides ont été, et sont encore, utilisés comme marqueurs qualitatifs voire semi-quantitatifs pour déterminer les relations trophiques.

Les premières applications du concept d'acides gras se sont faites au niveau des bases de la chaîne alimentaire. Le phytoplancton est le producteur majeur d'énergie, celle-ci sera ensuite transférée vers les plus hauts niveaux trophiques via le « broutage » par les herbivores, eux-mêmes consommés par les carnivores. Il existe très peu d'acides gras spécifiques d'une espèce ou d'un groupe d'espèces phytoplanctoniques (comme les acides gras à très longue chaîne carbonée trouvés chez quelques dinoflagellés ; Mansour et al. 1999a, 1999b). Mais les rapports entre acides gras sont très informatifs pour les premiers niveaux trophiques. Ainsi de hautes valeurs des rapports 16:1(n-7)/16:0 et C16/C18 ont été associées à une dominance de bactériophycées dans le milieu (Claustre et al., 1988 cité dans Dalsgaard et al., 2003 ; Mayzaud et al., 1990 ; Budge et al., 2001), alors que le rapport 18:5(n-3)/18:3(n-3) serait plutôt associé à une dominance des dinophycés (Viso et Marty, 1993). L'utilisation d'acides gras comme marqueurs trophiques entre les premiers maillons a fait l'objet de nombreuses études expérimentales et/ou *in situ* (Nichols et al., 1984 cité dans Dalsgaard et al., 2003; Viso et Marty, 1993). Ainsi le rapport 18:1(n-7)/18:1(n-9) a été largement utilisés pour distinguer les carnivores des herbivores (Graeve et al., 1997 ; Falk-Petersen et al., 2000 ; Auel et al., 2002). Les études ont aussi été nombreuses concernant le zooplancton, en particulier celles mettant en évidence des changements de composition lipidique lors de changement d'alimentation chez des copépodes ou des euphausiacées (Graeve et al., 1994 ; Cripps et al., 1999, Cripps et Atkinson, 2000).

Le développement de traceurs lipidiques ne s'est donc pas fait sur la base d'un ou de quelques acides gras mais bien sur la comparaison des profils d'acides gras (importance relative de chaque acide) ou par l'utilisation de rapport d'acides gras particuliers.

Ce n'est que dans un second temps que le concept a été validé chez les poissons. Plusieurs études menées *in situ* confirment que l'information trophique peut être déduite de

l'analyse des acides gras (Sargent et Henderson, 1986 ; Sargent et al., 1989 cités dans Dalsgaard et al., 2003 ; Phleger et al., 1997, 1998 ; Saito et Murata, 1998 ; Léa et al., 2002). St John et Lund (1996) ont ainsi montré, en laboratoire, que la signature lipidique des larves de morue de la Mer du Nord était très proche de celle du phytoplancton à la base du réseau trophique, et que tout changement dans la composition phytoplanctonique engendrait une modification de la signature acides gras des larves en près de treize jours. Ce concept a ensuite été utilisé dans différentes études sur les prédateurs marins supérieurs (oiseaux : Raclot et al., 2003 ; Connan et al., 2007 ; mammifères marins : Iverson et al., 1997 ; lea et al., 2002a).

Les acides gras stockés sont les principaux acides gras utilisés en tant que marqueurs trophiques car ils sont peu modifiés. En effet Grahl-Nielsen et Mjaavatten (1992, cité dans Dalsgaard et al.,2003), Navarro et al. (1995), Mjaavatten et al. (1998) ont montré que les lipides de réserves sont les plus représentatifs des acides gras présents dans l'alimentation.

3.3. Les acides gras chez les organismes marins.

3.3.1. Rappels biochimiques sur les lipides.

Les lipides forment un groupe hétérogène de biomolécules dont une caractéristique générale est leur insolubilité dans l'eau. Cette particularité repose sur la présence de cycles ou de longues chaînes hydrocarbonées apolaires, ces dernières sont des acides gras (avec un groupement carboxyl terminal) ou des alcools gras (avec un groupement hydroxyde terminal). Les lipides jouent des rôles variés : ils assument les fonctions de molécules énergétiques immédiatement utilisables, de réserves d'énergie hautement concentrée, de molécules signal, de constituants membranaires ou encore des fonctions de flottabilité.

Les lipides peuvent être séparés en deux groupes selon leur polarité, d'une part les lipides polaires dont les principaux représentant sont les phospholipides, d'autre part les lipides apolaires, ou lipides neutres tels que les esters de glycérol, le cholestérol et les acides gras libres (Figure 6).

Le rôle principal des phospholipides est de constituer les membranes cellulaires. Ces lipides possèdent un pôle hydrophile et une partie hydrophobe constituée de deux longs acides gras. Les glycolipides forment la deuxième classe de constituants membranaires et sont construits comme un phospholipide avec en plus un groupement glucidique au niveau du pôle hydrophile. Dans les lipides neutres, le cholestérol intervient aussi dans les membranes, il est le principal stérol chez les animaux. Il est formé de quatre cycles et il est aussi le principal précurseur de plusieurs composés dont quelques hormones stéroïdes et la vitamine D.

Ce sont les lipides de réserves qui forment la majeure partie des lipides neutres. La classe la plus représentée, surtout en milieu terrestre, est la famille des triglycérides (TG). Une molécule de triacylglycérol (= triglycéride) est composée d'un glycérol dont les fonctions alcools sont estérifiées par trois acides gras. Les acides gras sont largement représentés comme constituants des lipides, en revanche, ils existent en très faible quantités à l'état libre. Une autre classe de lipides de réserve est très abondante dans le zooplancton et le necton marins : les cires, et ce particulièrement chez les espèces australes (Sargent, 1976). Ces cires sont formées d'un acide gras estérifié à un alcool gras. Les triglycérides sont des lipides de réserve rapide (temps de renouvellement de quelques jours) alors que les cires seraient plutôt des molécules de réserve lente (quelques semaines). Enfin, il existe d'autres classes moins abondantes comme les diacylglycérols (DG) et les monoacylglycérols (MG).

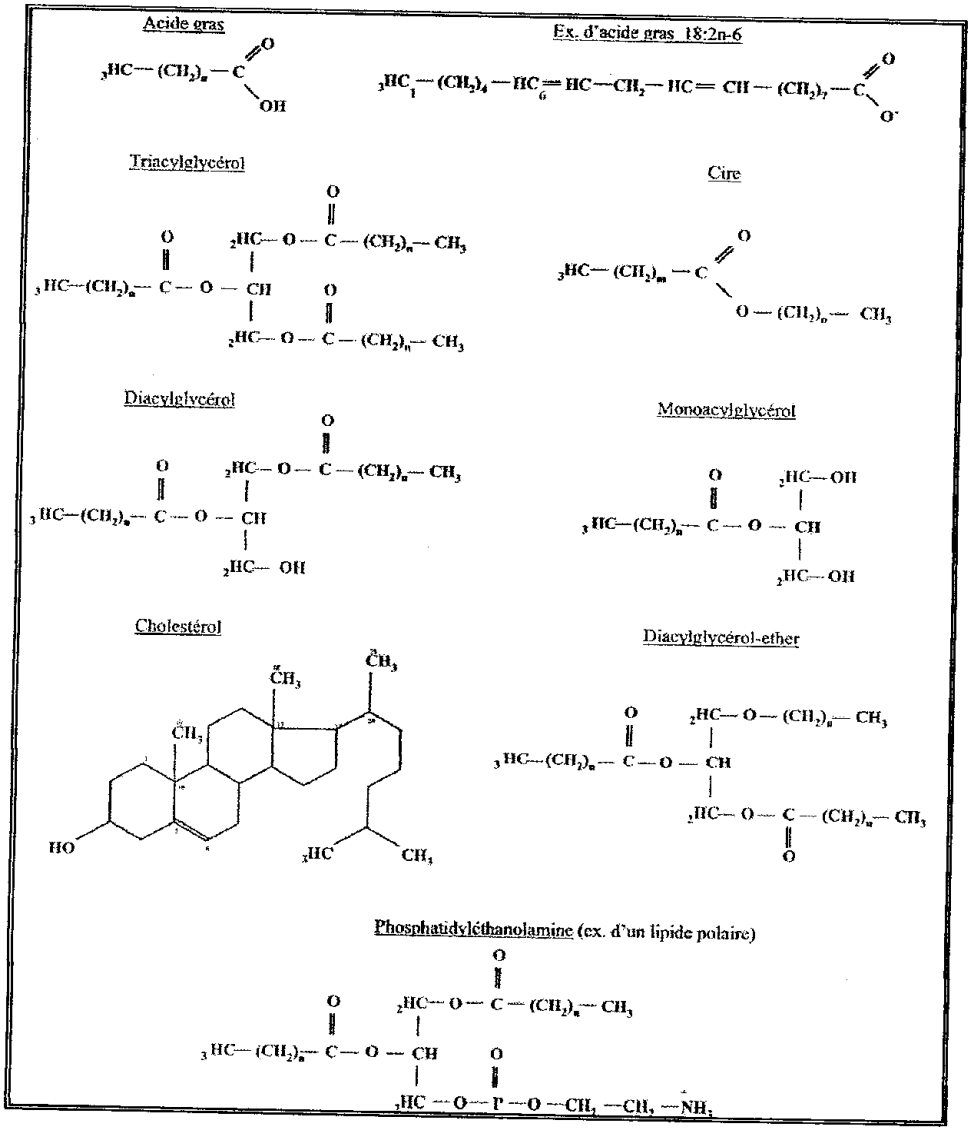


Figure 6 : Structure des classes de lipides intervenant dans le manuscrit.

3.3.2. Eléments de métabolisme des acides gras.

De nombreuses études, notamment celles de Christie (1992, 1993, 1996, 1997) et Ackman (1989), ont été menées sur les lipides chez les organismes marins. Les classes de lipides marins, leurs distributions chez les plantes, les invertébrés, les poissons et les prédateurs supérieurs ainsi que l'utilisation de ces lipides sont très bien renseignées. Certaines études (Arts et Wainmann, 1999) se sont même intéressées à l'importance des lipides directement à l'échelle de l'écosystème.

Dans l'environnement marin, les acides gras sont principalement constitués d'une chaîne de 14 à 24 atomes de carbone. Ils diffèrent non seulement selon leur longueur de chaîne mais aussi selon leur nombre de doubles liaisons et la localisation de ces insaturations dans la molécule (figure 7). La formule 16:0 correspond à un acide à 16 carbones et sans insaturation. La formule 18:3(n-3) [ou 18:3 ω3] correspond à l'acide qui a 18 carbones avec 3 doubles liaisons et dont la dernière double liaison est à 3 carbones de la fin de la molécule (c'est-à-dire entre les carbones 15 et 14). La formulation avec des Δ est utilisée pour les enzymes et signifie que l'enzyme introduit une double liason entre le carbone cité et le suivant (la Δ15 désaturase crée une double liaison entre les carbones 15 et 16) (figure 8).

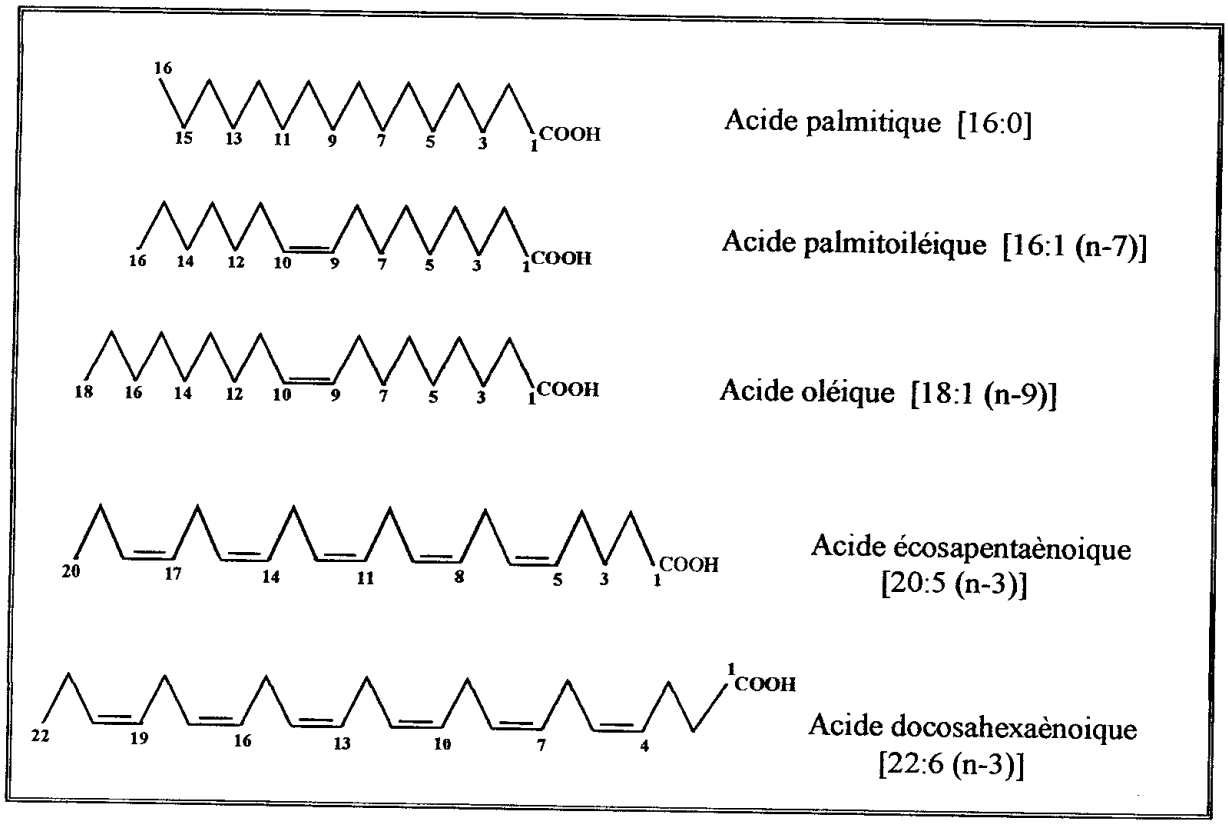


Figure 7 : Nomenclature des acides gras principaux de cette étude

La synthèse *de novo* d'acides gras suit généralement une voie commune, celle de l'acide gras synthétase de type I. Cette voie produit principalement de l'acide palmitique (16:0), qui peut ensuite être transformé en 18:0, 20:0 par élongations (Figure 9a). Les acides insaturés proviennent le plus communément d'acides saturés ayant subit une désaturation aérobie catalysée par la Δ9 désaturase. Cette dernière introduit une double liaison entre l'atome de carbone 9 et le 10 pour former le 16:1(n-7), le 18:1(n-9) ou le 20:1(n-11) (Sargent et Henderson, 1986 ; Cook, 1996, cités dans Dalsgaard et al., 2003). Chez les animaux, les désaturations peuvent aussi être faites sur des précurseurs 14:0 et 16:0 provenant de l'alimentation et pas uniquement sur des acides gras synthétisés *de novo*. En plus de ces processus de synthèse universels, des voies de synthèse préférentielles se sont développées chez certains organismes comme par exemple l'élongation des monoinsaturés chez les copépodes *calcanoides*, produisant les 20:1 et 22:1 qui caractérisent ces espèces.

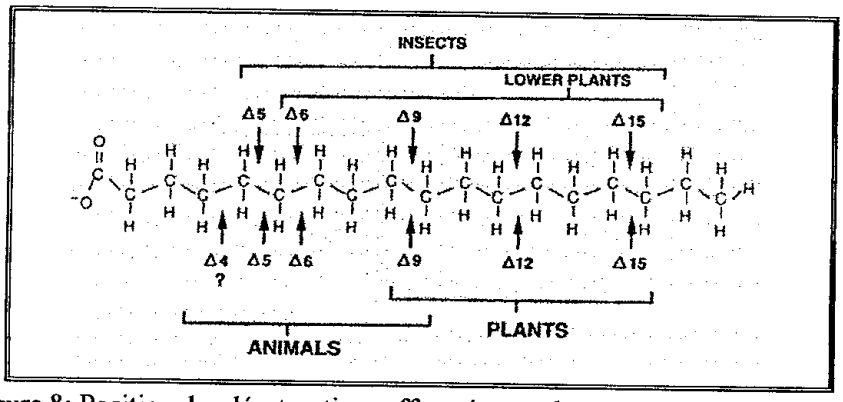


Figure 8: Position des désaturations effectuées par les enzymes communes de différents taxons (D'après Cook, 1996 cité dans Dalsgaard et al., 2003).

En ce qui concerne les polyinsaturés, seules les plantes sembleraient pouvoir synthétiser *de novo* les (n-3) et les (n-6) car elles possèdent les Δ12 désaturases et Δ15 désaturases (Figure 8) qui permettent d'ajouter une double liaison entre celle déjà existante en (n-9) et le groupement méthyl terminal. L'acide oléique (18:1(n-9)) est le précurseur de tous les polyinsaturés en (n-3) et (n-6). A partir de cet acide, la Δ12 désaturase produit le 18:2(n-6) puis la Δ15 désaturase forme le 18:3(n-3). Ensuite c'est l'action combinée de la Δ5 désaturase et Δ6 désaturase associée à une élongation de chaîne qui permet d'obtenir le 20:5(n-3) (EPA) et le 22:6(n-3) (DHA). L'acide ecosapentaènoique (EPA) et l'acide docosahexaènoique (DHA) étant les deux principaux polyinsaturés à longues chaînes chez les pluricellulaires (figure 9). Les polyinsaturés peuvent aussi provenir de désaturations successives de l'acide

palmitique (16:0). Cette voie est majeure chez les diatomées, les polyinsaturés à 16 carbones sont ainsi les principaux polyinsaturés avec l'EPA (20:5(n-3)) et le DHA (22:6(n-3)), les polyinsaturés à 16 carbones sont alors utilisés comme marqueurs trophiques des diatomées.

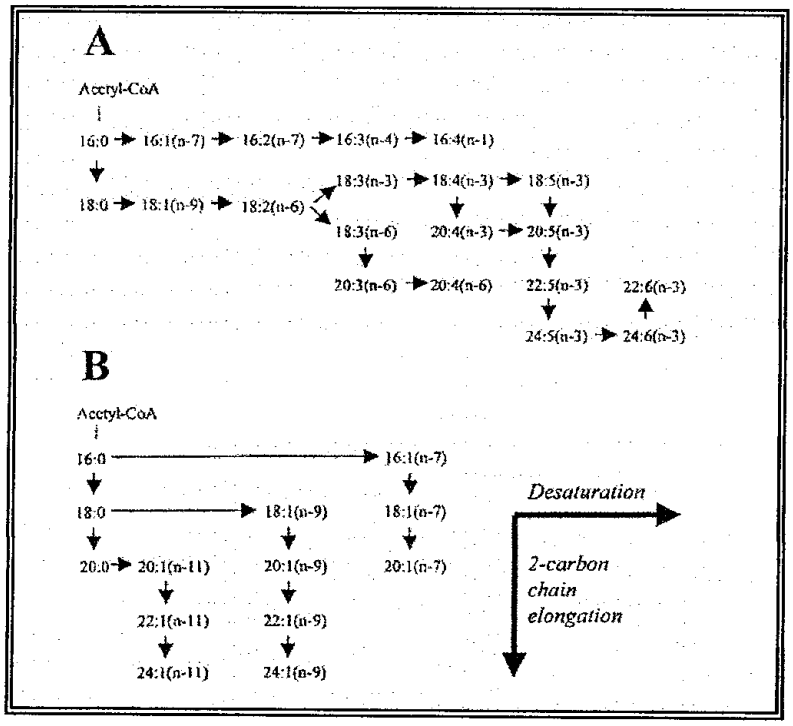


Figure 9 : Principales voies de synthèse des acides gras chez les espèces marines (A : algue ; B : *calanoides*) (d'après Dalsgaard et al., 2003)

Si les voies universelles et majoritaires sont bien connues, il reste de nombreuses interrogations sur le métabolisme particulier de chaque taxon, hors ce sont ces éléments particuliers qui sont utilisés pour caractériser un groupe d'espèces et ainsi préciser les relations trophiques.

3.3.3. Physiologie des acides gras chez les poissons.

La digestion, l'absorption et l'accumulation des lipides ont également été bien étudiées (Cowey et Sargent, 1977 ; Sheridan, 1988 ; Sargent et al., 1989, cités dans Dalsgaard et al., 2003). Les lipides du bolus alimentaire sont émulsifiés par les sels biliaires puis hydrolysés par la lipase pancréatique dans les premiers segments digestifs pour former des acides gras et du glycérol (pour les TG), des aclools gras (pour les CI) et des lysophospholipides (pour les LP). Plus les molécules sont hydrophobes et plus le temps de rétention dans le tube digestif sera long car l'émulsification sera difficile. Une fois absorbée les composés issus des lipides

sont re-éstérifiés pour former des TG ou des LP. Les alcools gras sont oxydés en leur acide gras correspondant. Ceci explique qu'une espèce consommant des copépodes *calanoides*, riche en CI, accumule des TG riches en 20:1(n-9) et 22:1(n-11). Les lipides sont fixés par des protéines et transportés par le système sanguin et lymphatique jusqu'au foie ou au tissu adipeux extra hépatique où ils seront stockés.

Cependant le stockage n'est pas similaire pour tous les acides gras, ainsi le capelin, a un rapport 20:1/22:1 proche de 1 alors que pour ses proies principales, des copépodes *calanoides*, ce rapport est égal à ½ (Pascal et Ackmann, 1976). De même, les monoinsaturés sont presque absents des LP chez les poissons suggérant ainsi que ces acides gras sont plus utilisés pour leur rôle énergétique que dans la constitution des biomembranes (Sargent and Whittle, 1981).

En ce qui concerne les biosynthèses *de novo*, une alimentation avec un excès de plus de 10% d'acides gras stopperait les voies de synthèse d'acides gras sans limiter l'accumulation des graisses. Les poissons marins ne sont pas capables de transformer le 18:2(n-6) et le 18:3(n-3) en EPA (20:5(n-3)) et DHA (22:6(n-3)), essentiel a leur développement (Bell et al., 1986).

Après avoir précisé l'intérêt et les caractéristiques biochimiques des lipides, il s'agit de savoir comment les profils d'acides gras ont pu être obtenus et quelles sont les informations qu'ils contiennent.

MATERIEL ET METHODES

1. Echantillonnage

Un prélèvement a été effectué à l'Est des îles Kerguelen (49°15'S, 71°30'E), en janvier 2005, avec un chalut pélagique tiré sur 400 m à une profondeur d'environ 100 m (annexe 1). Les poissons ont ensuite été triés en les regroupant par espèces selon des critères morphologiques. Dix individus, identifiés comme *Protomyctophum bolini,* ont été conservés à -20°C sur le bateau (2 jours) puis à -80°C au laboratoire.

Le lot de 10 poissons a ensuite été divisé en 3 groupes de 3 ou 4 individus :

- groupe 1 : pour l'analyse des individus en entier
- groupe 2 : pour l'analyse séparée de l'estomac et du reste du corps
- groupe 3 : pour l'analyse des organes ou groupes d'organes : les viscères (v), les filets musculaires (m), et la tête et le squelette (sq)

Après avoir séparé les différentes parties du corps, les otolithes ont été prélevés afin d'identifier de manière certaine l'espèce de chaque individu. Pour le prélèvement, la technique par abord ventro-sagital (up to the grill méthod, Secor 1991) a été choisie. L'examen des otolithes, réalisé au laboratoire de Chizé, a confirmé l'appartenance de 9 individus à l'espèce *Protomyctophum bolini.* Un individu du troisième groupe à été identifié comme *Gymnoscopelus bolini* (Andriashev). Les données obtenues concernant ce poisson ne sont pas prises en compte dans le présent rapport.

2. Analyse du contenu lipidique

Les lipides s'oxydant facilement, une attention particulière a été prise pendant toutes les étapes du processus d'analyse afin d'éviter que les lipides soient au contact de l'air et à la chaleur de manière prolongée. Entre chaque analyse les lipides ont été conservés sous atmosphère saturée en azote à -80°C.

2.1. Extraction des lipides

Les lipides ont été extraits selon la méthode de Bligh et Dyer (1959) qui est fondée sur l'hydrophobie des lipides et leur miscibilité dans le chloroforme. Chaque poisson ou organe est broyé dans un mélange uniphasique de chloroforme : méthanol : eau (1:2:0,8). Après filtration, on ajoute du chloroforme et de l'eau (nouvelles proportions 2:2:0,8) ce qui permet

d'obtenir un système biphasique. Les lipides se situent dans la phase inférieure (chloroforme) alors les autres classes de molécules restent dans la phase supérieure (eau et méthanol). Après décantation, la phase inférieure est récupérée et évaporée sous vide (Rotovapor, 37°C). Les lipides extraits sont ensuite conservés sous azote à -80°C

2.2. Composition en classe de lipides

Afin de déterminer et de quantifier les différentes classes de lipides dans nos échantillons, une partie des lipides extraits a été analysée au IATROSCAN MK-5 (IATRON) (Volkman et Nichols, 1991). Le principe de base de cette technique est la séparation des classes de lipides par une chromatographie et la quantification de chacune de ces classes par ionisation de flamme. Une masse connue de lipides est déposée (SES A4100 Autospotter) sur une baguette de quartz recouvert d'une couche mince de silice (Chromarod-SIII). On fait ensuite migrer différemment chaque classe de lipide dans deux bains successifs (hexane - acide formique – benzène ; 80:1:20 ; puis hexane – acide formique – éther ; 97:1,5:3). Le chromarod est ensuite balayé par une flamme d'hydrogène qui décompose les lipides et produit des ions. Ceux-ci sont récupérés sur une électrode polarisée et produisent ainsi un signal électrique.
Une calibration a été effectuée pour déterminer la relation qui lie l'intensité de dépolarisation à la quantité de lipides pour chaque classe.
Les classes de lipides quantifiées sont les lipides polaires (LP), les mono, di et triglycérides (MG, DG, TG), le cholestérol (Chol), les acides gras libres (FFA), les cires (CI) et enfin les hydrocarbures (HC).

2.3. Composition en acides gras de chacune des classes.

Chaque extrait lipidique a été analysé selon le protocole fourni en figure 10.

2.3.1 Séparation des classes

La séparation est effectuée par une chromatographie sur couche mince dont le principe repose sur le rapport entre l'affinité du composé pour la silice (phase solide stationnaire polaire) et le mélange de solvant (phase mobile, neutre). Les molécules les moins polaires migrent le plus rapidement. Après nettoyage des plaques en gel de silice (250µm, 20*20 cm ; Adsorbil-plus, Alltech, France) dans un bain chloroforme : méthanol (2 :1), environ 6 mg de lipides redilués dans du chloroforme sont déposés sur une ligne horizontale. Un standard (HC, CI, TG, FFA, Alcool libre, Chol, DG, LP) est déposé en spot à coté de la ligne.

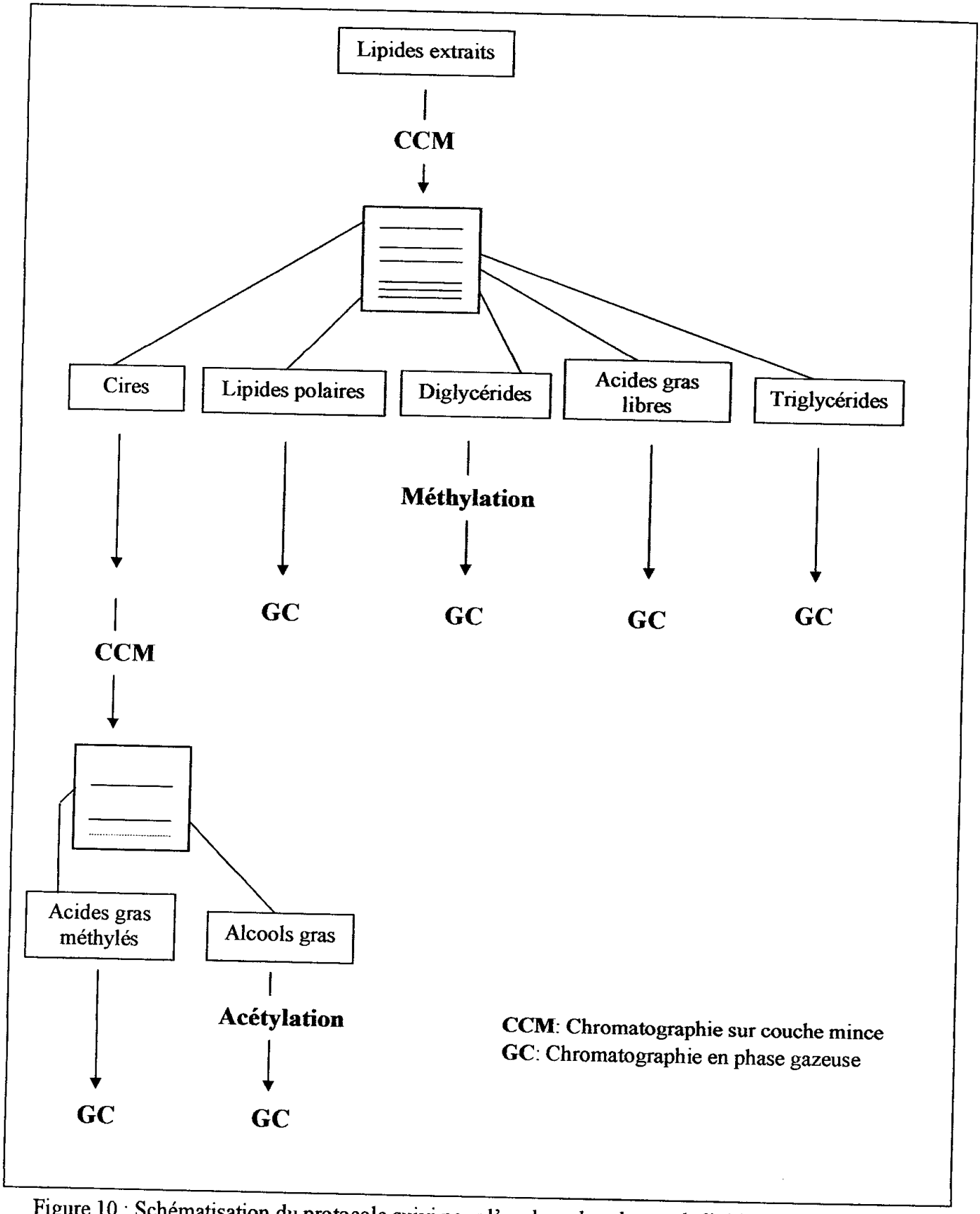


Figure 10 : Schématisation du protocole suivi pour l'analyse des classes de lipides

La plaque est ensuite placée dans une cuve contenant le solvant (n-hexane, diéthyl éther, acide acétique ; 170 : 30 : 2,5) jusqu'à ce que le front d'élution arrive en haut de la plaque. Une fois retirée de la cuve, on vaporise sur la plaque de la dichlorofluorescéine diluée à 0,2% dans de l'éthanol. Ce composé fluorescent (à 254 nm et 366 nm) se fixe préférentiellement sur les lipides. On identifie les bandes obtenues par comparaison avec les composés du standard dont les distances de migration sont connues.
Les bandes de silice sont ensuite récupérées séparément puis éluées, pour les lipides neutres, par passage de diéthyl éther puis d'un mélange de diéthyl éther et de chloroforme (50/50) et enfin de chloroforme seul. Les lipides polaires sont élués avec des passages de chloroforme puis de chloroforme et de méthanol (50/50) et enfin de méthanol. Le solvant est ensuite évaporé respectivement à 37°C et 42°C.

2.3.2 Méthylation

La méthylation a été réalisée à partir de la méthode de Morrison et Smith (1964) avec du BF_3 à 7% dans du méthanol. Elle permet le clivage des liaisons entre les acides gras et le reste de la molécule (glycérol dans les DG et les TG, alcools gras dans les CI, tête polaire dans les LP). Dans un tube conique on ajoute 1 ml de toluène, dans lequel les lipides sont solubles, et 1ml de BF_3 méthanol (en excès), puis on laisse réagir à 100°C pendant 55 minutes pour les neutres et 35 minutes pour les polaires. L'ajout de 2 ml d'eau distillée permet l'obtention d'un système biphasique. La phase toluène contenant les acides gras méthylés (FAME) est obtenue après centrifugation. Les cires et les alcools gras sont finalement isolés après évaporation du toluène.

2.3.3 Séparation des acides gras méthylés et des alcools gras.

Pour les cires deux étapes supplémentaires sont nécessaires. La première consiste à séparer les FAME des alcools gras par une chromatographie en couche mince selon le même protocole que celui utilisé pour la séparation des classes. Pour les standards, l'ajout d'un FAME (C19) et d'un alcool gras à la place du standard précédemment utilisé est nécessaire.

2.3.4 Acétylation

L'acétylation a été effectuée selon la méthode d'Ackman et al. (1972). La réaction se fait pendant 1h à 100° dans un tube conique après ajout de 100 µl d'anhydride acétique aux alcools gras secs. Le système biphasique s'obtient après ajout de 200 µl de n-hexane et 300 µl d'eau distillée. La phase hexane, contenant les alcools acétylés, est récupérée puis évaporée.

2.3.5 Etude de la composition en acides et alcools gras par chromatographie gazeuse. (annexe 7)

Les FAME et les alcools gras de chaque classe de lipides ont été analysés par chromatographie en phase gazeuse (Perkin Elmer Autosystem) équipé d'un détecteur à ionisation de flamme. Dans cette technique, la phase mobile est un gaz (ici l'hélium) qui fait progresser les composés à l'intérieur d'une colonne capillaire. A la sortie, une flamme d'hydrogène brûle le composé. Les composés ayant le moins d'affinité avec la phase stationnaire sortent en premier. La colonne utilisée est une colonne polaire Famewax (Restek – longueur de 30 m, 0,32 mm de diamètre interne avec des pores de 0,25 µm), le gaz choisi est l'hélium avec une pression en tête de 7 psi. La méthode choisie est une méthode isotherme à 185°C pendant 140 min pour les FAME, et à 195 °C pendant 130 min pour les alcools. L'injecteur est à la température de 225°C, le détecteur à 250°C. Pour l'alimentation de la flamme, le débit d'air est à 400 ml/min et celui de l'hydrogène à 40 $ml.min^{-1}$. La quantité de lipides injectés doit être entre 20 et 25 µg dans 1 à 2 µl. Tous ces paramètres ont été choisis avant le début du stage et correspondent au meilleur compromis entre séparation des pics (et donc identification) et temps d'analyse.

L'identification des composés sur les chromatogrammes se fait à partir des temps de rétention relatifs. Sur des jeux de standard commerciaux (acides et alcools) et un mélange connu d'huile de poissons (Menhaden-Capelin), on a calculé la longueur équivalente de chaîne par une régression linéaire entre le logarithme base 10 du temps de rétention et le nombre de carbone dans le composé (Ackman et Ratnayake, 1989) (annexe 7).

De plus, une hydrogénation catalytique a été réalisée. Elle consiste en la transformation des composés insaturés en des composés saturés de même longueur de chaîne. Cette étape permet de déterminer les contaminants présents dans un échantillon et de préciser l'identification des pics en comparant le chromatogramme avant hydrogénation du chromatogramme après hydrogénation. En effet pour une même longueur de chaîne, la surface du pic d'acide gras saturé après hydrogénation doit être égale à la somme des surfaces des pics du saturé et des insaturés avant hydrogénation. L'hydrogénation se fait pendant une heure, les lipides dilués dans l'éthanol absolu sont sous atmosphère saturée en hydrogène et en présence du catalyseur d'Adam (PtO_2). Après filtration, l'éthanol est évaporé à 47°C. L'échantillon hydrogéné est ensuite passé au chromatographe en phase gazeuse selon les mêmes méthodes.

Les résultats obtenus par chromatographie en phase gazeuse sont sujets à une erreur de 5 % pour les composés majeurs (>10%), de 10% pour les intermédiaires et de plus de 30% pour les mineurs (<1%) (Mayzaud et al, 1976).

2.4. Composition des lipides totaux

Parallèlement à l'analyse de chacune des classes, on a étudié la composition en acides gras des lipides dans leur ensemble. Les résultats de la plupart des articles étant obtenus sur les lipides totaux, cette analyse supplémentaire nous permet de comparer nos résultats.

Le protocole suivi reprend, tel que montré dans la figure 11, les techniques décrites précédemment.

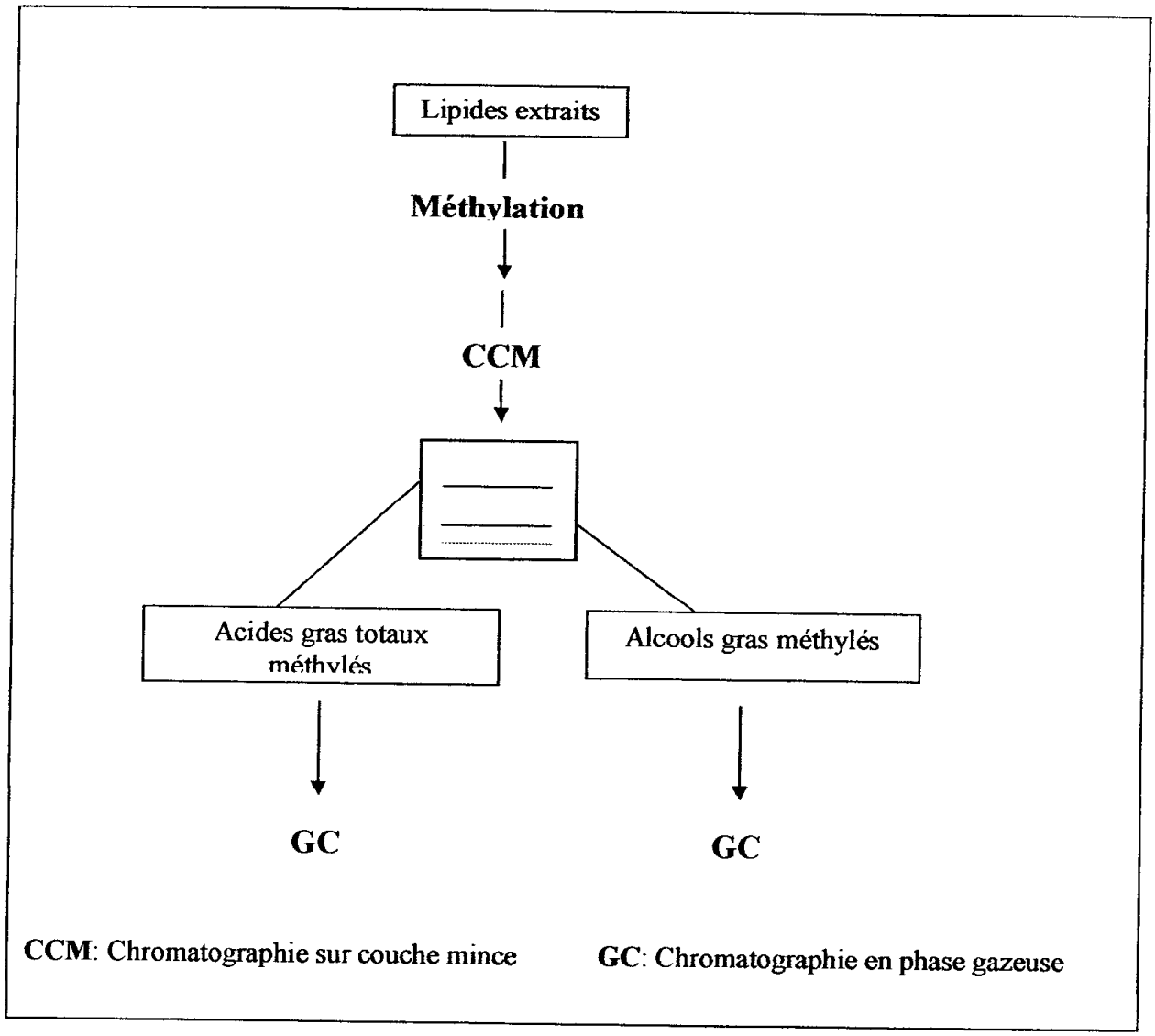


Figure 11 : Schématisation du protocole suivi pour l'analyse des lipides totaux

3. Analyses de données

3.1. Régression par l'axe majeur réduit

Le poids et la taille, ainsi que le taille et la quantité de lipide, sont liés ; sachant qu'aucune variable ne contrôle l'autre, on a utilisé une régression orthogonale (ou de type II, par l'axe majeur) pour caractériser cette liaison. C'est technique diffère de la régression simple car au lieu de minimiser les carrés d'écarts selon un axe vertical ou horizontal, la droite de régression orthogonale minimise les carrés des écarts perpendiculairement à elle-même. Les deux variables sont ainsi impliquées dans le calcul des résidus. Les différences d'échelles et d'ordre de grandeurs ayant une forte influence sur la valeur de la pente, un centrage-réduction par une fonction logarithme (log) a été effectué (Legendre et Legendre, 1998).

L'analyse des profils d'acides gras ont été réalisées par les méthodes suivantes :l'analyse factorielle des correspondances (AFC), la classification ascendante hiérarchique (CAH) et l'utilisation de l'analyse discriminante linéaire (ADL) dans un modèle prédictif. Ces méthodes statistiques ont été appliquées par les logiciels SPAD (version 3.5, Editeur Decisia) et Tanagra (Rakotomalala, 2005).

Pour ces trois méthodes les données brutes utilisées se présentent dans la forme suivante :

Variables = acides gras / Objets = organes, individus…	Acide 1	…	Acide *j*	…	Acide *m*	TOTAL
Organe 1	X_{11} %		X_{1j} %		X_{1m} %	100 %
…						
Organe *i*	X_{i1} %		X_{ij} %		X_{im} %	100 %
…						
Organe *n*	X_{n1} %		X_{nj} %		X_{nm} %	100 %

Tableau 1 : Matrice type utilisée pour les analyses de données. Cette matrice reprend la répartition des acides gras pour chaque individus (ou organe).

3.2. Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Le nombre d'acides gras étant trop élevé pour pouvoir tirer des conclusions sur les données brutes, on a cherché une technique qui permet de faire la synthèse de ces

informations. L'analyse factorielle des correspondances permet de définir des nouvelles variables (les axes) à partir de nos variables qualitatives (les pourcentage en acides gras) et de représenter graphiquement les acides et les objets (organes ou espèces), c'est grâce à cette représentation que l'on pourra déterminer les acides gras différentiant nos organes ou nos poissons.

L'analyse factorielle des correspondances est utilisée pour fournir le meilleur résumé possible conjoint dans un espace de dimensions réduites, c'est-à-dire qu'elle représente le plus fidèlement les acides gras et les individus dans un même espace. Les données utilisées pour réaliser une AFC doivent être représentées dans un tableau de contingence (ou comptage) (Benzecri, 1973) sur lequel on utilise une métrique, la distance du chi2, qui permet d'étudier des profils de lignes et de colonnes. On définit un petit nombre d'axe qui maximisent l'inertie projetée. Le calcul des coordonnées des lignes et des colonnes dans ce nouvel espace permet de les ordonner. La métrique du chi2 et le rôle symétrique joué par les lignes et les colonnes permettent à l'AFC de représenter dans le même espace réduit les lignes et les colonnes (Legendre et Legendre, 1998).

L'interprétation des résultats se fera selon

- la valeur propre, ou inertie propre, de chaque axe. Plus sa valeur est grande plus l'axe est représentatif de l'inertie globale.
- Les coordonnées des lignes et colonnes dans le nouvel espace.
- Le cosinus carré d'une ligne ou d'une colonne, qui évalue la qualité de sa représentation sur un axe.
- la contribution d'un élément à un axe, qui permet de savoir dans quelle proportion l'élément contribue à l'inertie associée à un axe. Les valeurs sont données en annexe 14.

Dans cette étude les données à analyser sont regroupées dans un tableau où les différents acides gras définissent les colonnes et où les individus, ou leurs organes, occupent les lignes (Tableau 1). Les données sont exprimées en pourcentage de tous les acides gras détectés dans l'échantillon. Bien que les données ne soient pas sous forme d'un tableau de contingence au sens strict, il est possible d'utiliser l'AFC dans la mesure où, dans le cas présent, l'usage de la distance du chi2 est légitime car bâtie à partir de fréquences marginales (somme des lignes ou des colonnes) ayant un sens (Benzecri, 1973). On obtient après calculs des nouvelles coordonnées un espace réduit où sont ordonnés les acides gras et les individus.

Le nombre d'axe choisi comme étant significatif n'a pas été testé, il est fondé sur l'évidence de l'interprétation (Labat, communication personnelle).

3.3. Classification hiérarchique (CAH)

Afin de voir si les classes de lipides et/ou les organes se distinguent par leur composition en acides gras, une méthode de classification a été utilisée. Elle vise a regrouper les classes de lipides de plusieurs échantillons, sans *a* priori, selon leur composition en acides gras pour former des groupes les plus homogènes possibles. Ici, la classification hiérarchique ascendante (CAH) est utilisée.

Le principe de base de la CAH est de créer des groupes étape par étape en agrégeant successivement deux à deux les éléments les plus proches. On utilise comme métrique la distance euclidienne et comme critère d'agrégation le critère de Ward. Celui-ci entraîne un regroupement avec une inertie intra classe minimale et une inertie inter classe maximale. On obtient ainsi un dendrogramme où deux individus sont d'autant plus proches qu'ils sont liés par des nœuds ayant un indice de liaison (ou variance intragroupe) faible.

On réalise la classification ascendante hiérarchique sur les mêmes données que précédemment et sous la même forme. On choisira parfois une représentation à l'aide de cercle définissant les groupes directement sur le graphique de l'AFC, deux individus sont alors d'autant plus proches qu'ils sont inscrits dans des cercles communs (cas de la figure 18).

3.4. Analyse discriminante et modèle prédictif (ADL)

Pour déterminer de quel type de proie chaque poisson (ou contenu digestif) est le plus proche, une analyse discriminante intégrée dans un modèle prédictif a été utilisée.
Cette méthode permet de séparer N groupes de proies dans un espace à N-1 dimensions selon leur composition en acides gras. Puis, en plaçant chaque poisson dans cet espace, on visualise le groupe de proie ayant la composition lipidique la plus proche.

Il s'agit donc ici de séparer à priori des groupes connus d'objets pour attribuer un nouvel objet à l'un de ces groupes. Les données doivent être regroupées dans une matrice où les descripteurs sont métriques. Deux conditions doivent être réunies : l'homogénéité des covariances et la multinormalité. On calcule les matrices de dispersion totale, intragroupe et intergroupe, on cherche les combinaisons linéaires de descripteurs qui séparent au mieux les groupes c'est-à-dire qui maximisent la variance inter groupe et minimisent la variance intra groupe. On place ensuite dans l'espace défini les objets regroupés. Deux tests sont réalisés

avec cette analyse, le test de Kullback permet de vérifier l'homogénéité des covariances et le test λ de Wilks permet, *a posteriori*, de valider que les groupes imposés sont bien distincts dans l'espace considéré. On calcule ensuite les coordonnées des objets supplémentaires que l'on place dans le nouvel espace.

L'interprétation du graphique se fera selon :

- les conclusions des tests suscités
- les valeurs propres des axes décrivant le nouvel espace

Dans le cadre particulier de la relation trophique, cette analyse a été intégrée dans une démarche prédictive. La prédiction se déroule en 3 étapes :

1 - Premièrement l'apprentissage permet de construire le modèle prédictif à partir de l'analyse discriminante linéaire. On définit alors une zone d'appartenance pour chaque groupe, un objet inclus dans cette zone est alors considéré comme appartenant à ce groupe.

2 - La deuxième étape permet de tester le modèle prédictif en créant une matrice de confusion (tableau de contingence croisant les identifications *a priori* et les identifications prédites).

3 - La dernière étape permet d'affecter, à un groupe, des objets inconnus.

Dans notre cas, les descripteurs sont les acides gras et les objets sont les proies potentielles de *P. bolini*. Les profils des proies sont tirés d'une banque de données (Conan et al., 2005). Les acides gras des proies et des poissons proviennent de la même classe de lipide. La matrice générée contient des pourcentages. On a donc effectué au préalable une transformation : $p' = \arcsin(\sqrt[2]{p})$ (ou p est le pourcentage dans la matrice de départ) pour que nos données aient des propriétés normales (Zar, 1974).

Les objets connus sont les proies que l'on a rassemblées, selon leur taxonomie, en groupes de proies, ces derniers ont permis de construire l'espace factoriel (étape d'apprentissage). L'étape de validation a montré que nos regroupements de proies étaient cohérents car toutes les proies sont classées dans leur groupe taxonomique, c'est-à-dire que le profil d'acides gras d'une permet de retrouver à 100% son groupe taxonomique.

En utilisant ce modèle on a ensuite cherché à catégoriser les profils d'acides gras de nos poissons, c'est-à-dire à déterminer à quel groupe de proies notre poisson ressemble-t-il le plus (étape d'affectation).

RESULTATS

1. Morphométrie et teneurs en lipides de P. bolini

Les individus de *P. bolini* mesuraient entre 5,5 et 6,1 mm pour un poids frais allant de 1,5 à 2,5 g (tableau 2). Après extraction, on a pesé les lipides secs contenus dans chaque individu. Le poids de lipides par individu varie de 114 à 150 mg soit entre 5.5 et 7 % du poids frais et 19 à 37% du poids sec (annexe 4).

Tableau 2 : Taille, poids, masse de lipides extraits et pourcentage de lipides extraits sur le poids frais (%) dans les individus et organes utilisés dans cette étude
* = dans l'individu sans son estomac

	Taille (en mm)	Poids frais (en g)	Masse de lipides extraits (en mg)	%
Individu 1	60,60	2,37	149,78	6,32
Individu 2	60,00	2,00	113,92	5,70
Individu 3	52,50	1,83	121,84	6,66
Individu 4	52,70	1,91	203,7*	
Individu 5	60,20	2,38	202,89*	
Individu 6	61,70	2,48	256,36*	
Individu 7	55,20	2,15	156,02*	
Individu 8	52,00	2,15		
Individu 9	53,00	1,75		
		(en mg)		
estomac 4		60,28	3,05	5,06
estomac 5		90,85	4,33	4,77
estomac 7		80,06	3,74	4,67
viscères 8		229,55	34,78	15,15
viscères 9		203,10	17,86	8,79
filets 8		876,63	67,97	7,75
filets 9		837,44	43,05	5,14
squelette 8		600,51	54,06	9,00
squelette 9		377,88	33,78	8,94

Afin d'établir des relations taille-poids et taille-quantité de lipides, on a ajouté des données de *P. bolini* disponibles au laboratoire de Villefranche sur mer (Conan et al., 2005).

Par une régression de modèle II (figure 12a), on trouve alors que la taille est liée au poids selon la fonction :

$$\log_{10}(\text{poids frais}) = 2{,}14 * \log_{10}(\text{longueur}) - 3{,}39$$

De même, la quantité de lipides totaux est liée à la taille de l'individu (figure 12b) selon la relation

$$\log_{10}(\text{poids des lipides secs totaux}) = 3{,}12 * \log_{10}(\text{longueur}) - 3{,}11$$

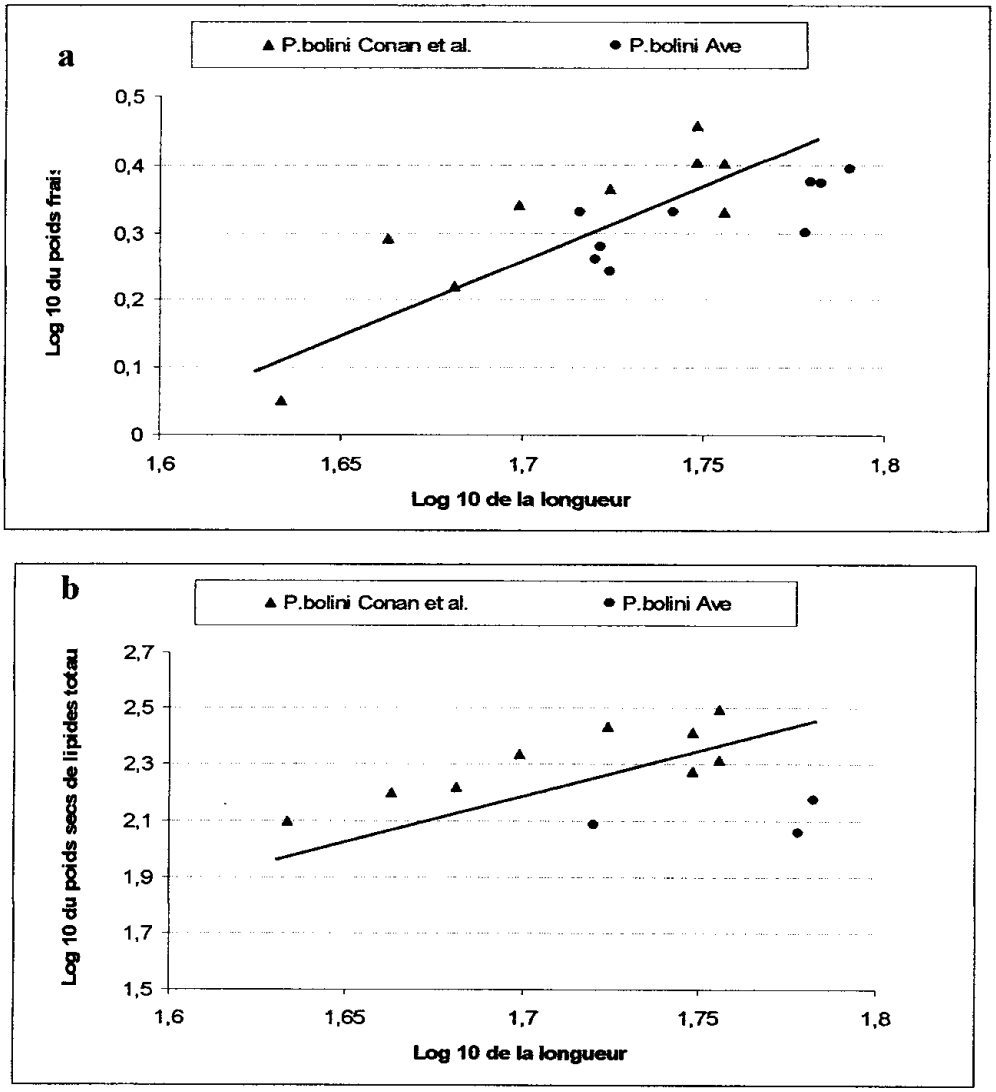


Figure 12 : Relation taille-poids frais(a) et taille-poids de lipides secs totaux extraits (b) pour les individus récoltés lors des campagnes de 1999 (Conan et al., 2007) et 2005. Les droites représentent les fonctions suscitées.

Ces résultats restent cependant très préliminaires compte tenu du nombre de valeurs (N=18 et 12) et vu le faible intervalle de taille et de poids.

2. Composition lipidique des individus entiers et comparaison avec des individus sans estomac.

2.1. Composition en classe de lipides

Cinq classes de lipides ont été détectées : les triglycérides (TG), les lipides polaires (LP), le cholestérol (chol) et les cires (CI) ainsi que les acides gras libres (FFA) (annexe 5 et 6).
La composition lipidique d'un individu entier est largement dominée par les triglycérides qui varient de 77 à 80 % des lipides totaux. Les lipides polaires varient entre 15 et 19%. Les cires restent entre 1,5 et 2%. Les acides gras libres sont absents ou restent sous forme de traces (<1%). Les individus privés de leur estomac ont une composition générale similaire (figure 13) mais paraissent plus riche en TG et moins riche en LP. De même on détecte dans un seul individu sans estomac des CI et à l'état de traces (0,95%). Le trop faible effectif ne nous a pas permis de déterminer si ces différences étaient significatives.

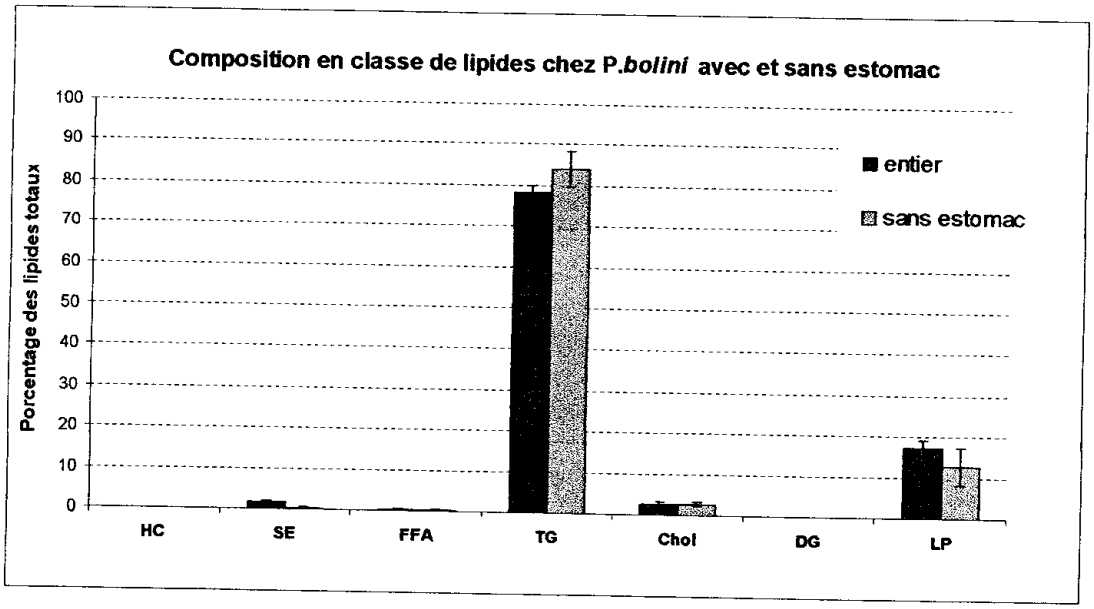


Figure 13 : Proportion de chaque classe de lipides des 3 individus avec estomac et des 4 individus privés d'estomac.
TG = triglycérides, chol = cholestérol, DG = diglycérides, LP = lipides polaires, HC = hydrocarbures, CI = cires, FFA = acides gras libres.
Les barres d'erreurs correspondent à l'erreur standard.

En revanche la répartition des classes de lipides dans les estomacs est différente (Tableau 3). Les LP (47-63 %) dominent la composition lipidique au dépend des TG qui ne représentent plus que 13% à 23% des lipides. Les CI atteignent 11% à 24% et les FFA (1,5-2,5%) sont détectés dans tous les échantillons.

Tableau 3 : Composition en classes de lipides des individus ou organes de *Protomyctophum bolini*. (N=7) (En pourcentage des lipides totaux)

	CI	FFA	TG	Chol	LP
1	1,53	0,71	80,10	2,61	15,05
2	2,07	0,38	77,38	3,18	16,99
3	1,85	0,00	76,99	1,99	19,17
4 sans estomac	0,00	0,00	87,29	2,51	10,20
5 sans estomac	0,00	0,94	85,63	2,23	11,20
6 sans estomac	0,95	0,00	85,85	3,35	9,85
7 sans estomac	0,00	0,00	77,61	2,71	19,68
4 estomac	10,53	2,43	19,16	5,25	62,63
5 estomac	23,52	1,72	22,98	4,85	46,94
7 estomac	20,48	1,47	13,20	5,60	57,09

2.2. Composition en acides gras.

Les acides gras totaux d'un individu entier (tableau 4) se composent d'une forte proportion (40-48%) de monoinsaturés notamment les acides palmitoléique (16:1(n-7)), oléique (18:1(n-9)), 18:1(n-7) et 20:1(n-9).

Les acides gras saturés représentent 27,5 à 28,5% de la totalité des acides et ceci est en grande partie du à l'acide palmitique (16:0). Les acides gras possédant plus de 3 insaturations varient de (17% à 24%) et sont principalement l'acide eicosapentaènoïque (20:5(n-3)) et l'acide docosahexaènoïque (22:6(n-3)).

Dans le cas d'un individu sans estomac, ce sont aussi les monoènes qui dominent la composition (43-50%) devant les saturés (27-29,5%) et les acides eicosapentaènoïque (EPA) et docosahexaènoïque (DHA). Les acides majoritaires dans chacune de ces catégories sont les mêmes que précédemment.

Tableau 4 : Composition en acides gras des **lipides totaux** pour les individus avec et sans estomac. En pourcentage des acides totaux. (autres : acides gras < 0,5%)

	ENTIER	SANS ESTOMAC					
	1	2	3	4	5	6	7
Saturés							
C14:0	5,35	3,86	3,90	4,82	4,02	3,85	4,59
C16:0	19,16	19,94	21,10	21,25	19,34	19,25	20,72
ISO17:0	1,01	0,62	0,75	1,18	1,22	1,24	1,16
C18:0	2,45	3,18	2,75	2,43	2,49	2,45	2,51
total saturés	27,97	27,60	28,50	29,68	27,07	26,80	28,98
Monoènes							
C16:1(n-7)	8,38	8,16	8,00	8,84	9,04	9,28	10,34
C16:1(n-5)	1,55	0,71	0,87	1,61	1,62	1,75	1,70
C18:1(n-9)	14,54	19,74	16,14	15,13	16,08	15,60	18,59
C18:1(n-7)	8,33	5,85	5,84	8,59	9,32	9,73	10,15
C18:1(n-5)	1,55	1,02	1,18	1,67	2,14	2,20	2,26
C20:1(n-9)	4,18	6,45	3,34	2,70	3,72	3,88	0,45
C20:1(n-7)	1,19	0,87	0,66	0,91	1,59	1,58	1,51
C22:1(n-13+11)	1,26	1,84	1,39	0,64	0,79	1,18	1,04
C22:1(n-9)	1,43	1,38	1,12	1,21	1,31	1,54	1,50
C22:1(n-7)	0,48	0,32	0,34	0,48	0,64	0,33	0,57
C24:1	0,89	1,58	1,39	1,31	1,37	0,72	1,39
total monoènes	43,77	47,92	40,28	43,08	47,62	47,80	49,51
Diènes							
C18:2(n-6)	1,43	1,00	0,75	1,26	1,66	1,50	1,54
C18:2(n-7)	0,40	0,16	0,18	0,50	0,53	0,60	0,58
C18:2(n-9)	0,94	0,33	0,31	0,87	0,98	0,92	0,87
total diènes	2,77	1,49	1,24	2,63	3,16	3,02	2,99
Autres polyinsaturés							
C18:4(n-3)	0,58	0,63	0,75	0,73	0,58	0,57	0,36
C20:5(n-3)	8,56	8,20	10,98	8,81	7,08	8,45	5,69
C22:5(n-3)	0,40	0,39	0,57	0,30	0,23	0,26	0,14
C22:6(n-3)	9,71	7,73	11,53	7,91	7,08	6,94	5,46
total autres polyinsaturés	19,24	16,95	23,83	17,75	14,96	16,22	11,65
autres	5,62	5,33	5,38	6,07	6,22	5,47	5,92

De même dans le cas des TG (tableau 5A) d'un individu avec estomac, les acides saturés, qui varient de 27 à 29 %, sont représentés essentiellement par l'acide palmitique (16:0). Les monoènes (41-51%) ont pour acides gras majoritaires l'acide palmitoléique (16:1(n-7)), oléique (18:1(n-9)), 18:1(n-7) et le 20:1(n-9).

Les LP (tableau 5B) ont, eux, une composition dominée par les acides à longue chaîne fortement polyinsaturée comme l'EPA (20:5(n-3)) et surtout le DHA (22:6(n-3)) (24-38%). Les monoènes ne représentent plus que 23-26% des acides gras. On note aussi la quasi absence de l'acide myristique (14:0).

Tableau 5: Composition en acides gras des **triglycérides (A)** et des **lipides polaires (B)** pour les individus avec et sans estomac. En pourcentage des acides totaux. (autres = acides gras < 0,5%)

(A)	ENTIER			SANS ESTOMAC			
	1	2	3	4	5	6	7
Saturés							
C14:0	5,90	5,24	5,78	4,56	4,14	4,12	4,36
ISO17:0	0,88	0,75	0,89	0,98	0,95	0,83	0,87
C16:0	19,54	18,55	20,08	19,20	18,25	18,23	18,56
C18:0	2,29	2,50	2,14	2,23	2,05	2,12	2,04
total saturés	28,61	27,04	28,90	26,97	25,39	25,30	25,83
Monoènes							
C16:1(n-7)	9,05	8,60	8,81	8,39	8,98	9,22	9,95
C16:1(n-5)	1,08	0,89	1,19	1,32	1,18	1,17	1,33
C18:1(n-9)	17,66	18,82	13,65	16,00	16,97	16,54	18,66
C18:1(n-7)	7,04	6,32	7,14	7,81	7,66	8,25	9,39
C18:1(n-5)	1,40	1,20	1,49	1,62	1,68	1,81	1,80
C20:1(n-9)	5,13	7,28	3,32	3,25	4,14	4,49	4,74
C20:1(n-7)	0,79	0,94	0,74	0,81	0,75	0,85	1,07
C20:1(n-5)	0,37	0,36	0,38	0,43	0,50	0,50	0,53
C22:1(n-13+11)	1,70	2,04	1,17	0,87	1,15	1,48	1,34
C22:1(n-9)	1,82	1,92	1,65	1,62	1,35	1,66	1,60
C22:1(n-7)	0,65	0,53	0,66	0,62	0,43	0,52	0,64
C24:1	1,79	2,22	1,28	1,85	2,29	1,45	1,48
total monoènes	48,47	51,12	41,48	44,59	47,08	47,94	52,53
Diènes							
C18:2(n-9)	0,62	0,40	0,57	0,75	0,67	0,70	0,74
C18:2(n-6)	1,30	1,19	1,02	1,12	1,41	1,24	1,31
total diènes	1,92	1,59	1,59	1,88	2,08	1,94	2,05
Autres polyinsaturés							
C20:5(n-3)	7,64	7,59	7,83	10,02	7,95	8,23	4,26
C22:6(n-3)	5,69	5,59	13,21	8,80	9,53	9,25	8,32
total polyinsaturés	13,33	13,18	21,04	18,82	17,48	17,48	12,58
Autres	6,93	6,33	6,34	7,08	7,10	6,74	6,35

(B)	ENTIER			SANS ESTOMAC		
	1	2	3	4	5	6
Saturés						
C14:0	0,43	0,37	1,12	0,08	0,07	0,14
ISO17:0	0,42	0,46	0,70	0,26	0,33	0,66
C16:0	17,67	17,01	23,60	6,90	9,86	13,44
C18:0	4,05	3,80	4,02	4,19	4,23	4,81
total saturés	22,56	21,64	29,45	11,43	14,48	19,04
Monoènes						
C16:1(n-)7	2,43	2,38	3,93	0,85	1,46	2,72
C16:1(n-)5	0,59	0,66	0,86	0,23	0,36	0,56
C18:1(n-)9	10,86	9,84	11,38	10,99	12,26	15,14
C18:1(n-)7	5,43	5,23	6,12	5,87	6,14	9,92
C18:1(n-)5	0,86	0,95	1,22	1,19	1,49	1,76
C20:1(n-)9	0,60	0,57	0,70	1,18	1,15	2,75
C20:1(n-)7	0,24	0,24	0,27	0,33	0,39	0,86
C20:1(n-)5	0,08	0,53	0,11	0,18	0,31	0,79
C24:1	2,36	2,38	1,41	2,56	2,92	2,59
total monoènes	23,45	22,79	25,99	23,37	26,49	37,09
Diènes						
C18:2(n-)9	0,32	0,42	0,49	0,48	0,62	0,84
C18:2(n-)6	0,56	0,62	0,95	0,77	1,76	0,97
total diènes	0,87	1,04	1,44	1,25	2,38	1,81
Autres polyinsaturés						
C20:4(n-)6	0,82	0,86	0,68	0,79	0,42	0,32
C20:4(n-)3	0,32	0,25	0,29	0,33	0,23	0,19
C20:5(n-)3	10,88	10,09	12,34	12,29	7,34	4,00
C22:5(n-)3	1,06	0,97	0,87	1,25	0,59	0,28
C22:6(n-)3	35,40	38,26	23,87	44,78	43,38	30,65
total polyinsaturés	48,48	50,44	38,06	59,44	51,95	35,44
Autres	4,06	3,81	4,66	4,04	4,16	6,12

Si l'on compare ces résultats avec ceux des individus sans estomac, il apparaît que certains acides semblent être dans des proportions différentes. Ainsi l'acide 18:1(n-7) des TG semble plus abondant chez les individus sans estomac de même pour le 20:1(n-9) des LP. La différence la plus flagrante étant au niveau de l'acide palmitique (16:0) des LP, respectivement 18-24% et 7-13% pour les individus avec et sans estomac. La classification présentée en figure 14 montre que ces différences ne modifient pas le profil global des individus sans estomac par rapport aux individus entiers.

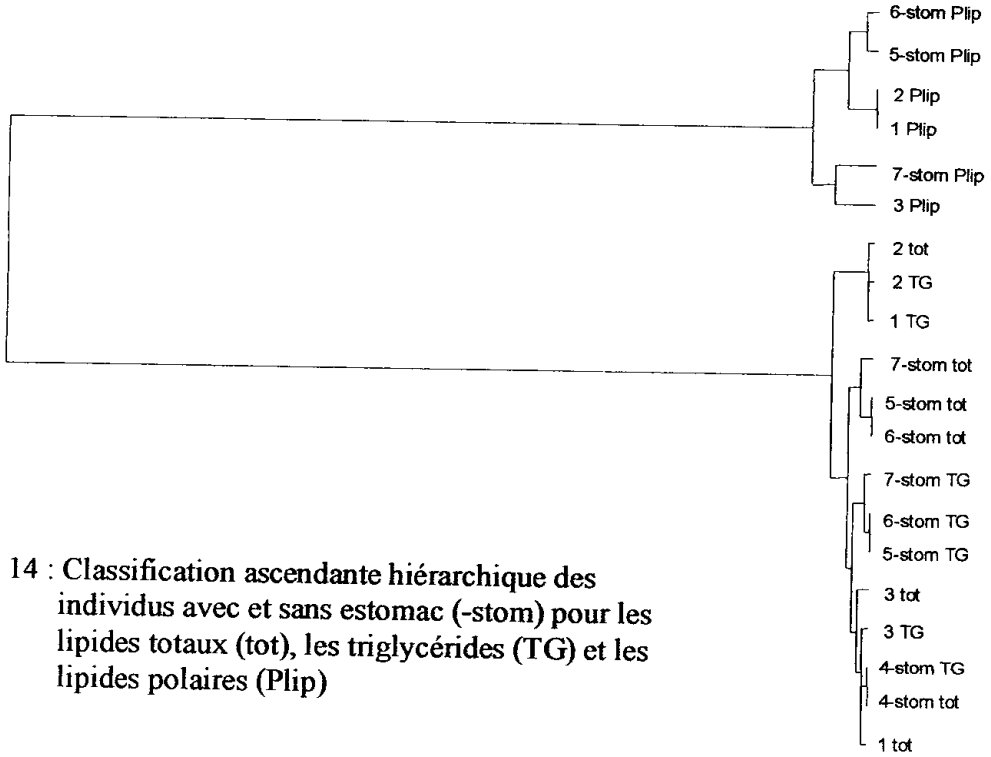


Figure 14 : Classification ascendante hiérarchique des individus avec et sans estomac (-stom) pour les lipides totaux (tot), les triglycérides (TG) et les lipides polaires (Plip)

En effet, on retrouve la séparation entre les LP et le groupe TG-lipides totaux fondée sur la dominance respectivement des polyinsaturés ou des monoènes mais au sein de ces groupes on remarque qu'il n'y a pas de séparation entre les individus avec estomac et ceux sans estomacs.

3. Comparaison de la composition lipidique des différents organes.

3.1. Composition en classe de lipides (annexes 5 et 6)

Les compositions des trois groupes d'organes ont des profils similaires entre eux (figure 15). Les TG sont largement majoritaires (71-80%) devant les LP (15-20%). Les filets semblent être plus riches en TG et plus pauvres en LP que les autres organes. Des différences plus nettes

sont observées au niveau des CI et du cholestérol. Les CI ne sont pas détectées dans les filets et le squelette alors qu'elles représentent plus de 5% des lipides totaux dans les viscères. Le cholestérol semble être en plus grande quantité dans le squelette (en moyenne 8% contre 3.5 et 5% respectivement pour les viscères et les filets).

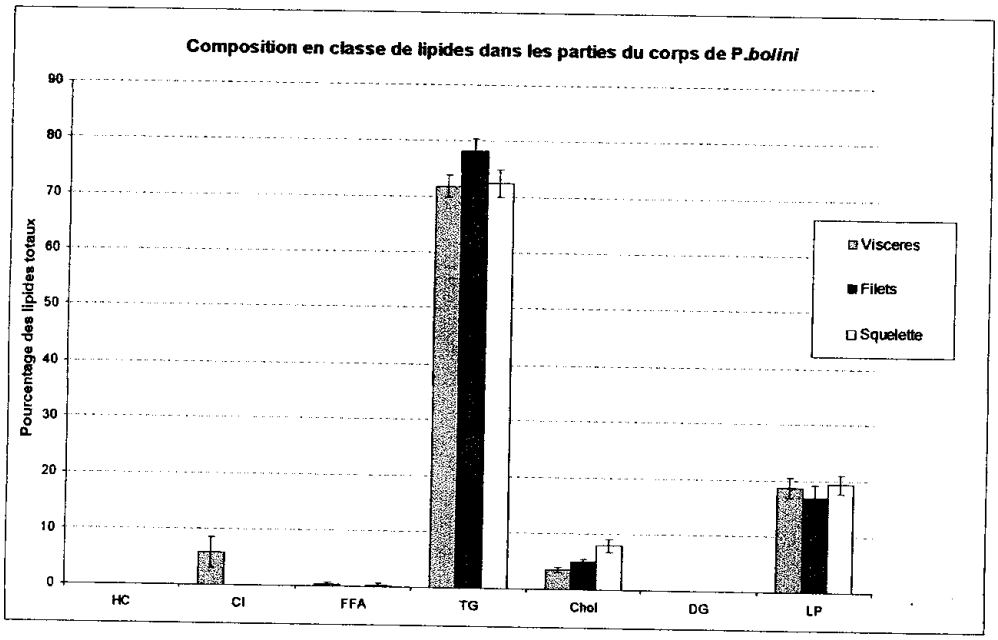


Figure 15 : Proportion de chaque classe de lipides dans les différents organes (N=2).
TG = triglycérides, chol = cholestérol, DG = diglycérides, LP = lipides polaires, HC = hydrocarbures, CI = cires, FFA = acides gras libres

Les barres d'erreurs correspondent à l'erreur standard.

Notre intérêt s'est ensuite porté sur la composition en acides gras des lipides totaux, des TG et des LP.

3.2. Composition en acides gras (annexes 8 à 13)

Le tableau 6 reprend les lipides totaux, les LP et les TG pour chacune des parties du corps. On retrouve les profils énoncés dans la section 2.2. avec les monoènes qui dominent (37-53%) dans les lipides totaux et dans les TG, et les polyinsaturés à plus de trois insaturations (34-63%) qui sont majoritaires dans les LP.

Des différences sont notables, en particulier concernant les acides gras saturés des TG qui apparaissent moins abondants dans les viscères que dans les autres compartiments. A l'inverse, les monoinsaturés sont plus abondants dans les viscères.

Tableau 6 : Composition des lipides totaux (tot), des triglycérides (TG) et des lipides polaires (LP) contenus dans l'estomac (est.) les viscères (v), les filets (m), et le squelette. En pourcentage des acides totaux .(Autres = acides < 0,5%)

	est. 4 tot	est. 5 tot	est. 7 tot	8 v tot	9 v tot	8 m tot	9 m tot	8 sq tot	9 sq tot	est. 4 LP	est. 5 LP	est. 7 LP	8 v LP	9 v LP	8 m LP	9 m LP	8 sq LP	9 sq LP	est. 4 TG	est. 5 TG	est. 7 TG	8 v TG	9 v TG	8 m TG	9 m TG	8 sq TG	9 sq TG
Saturés																											
14:0	0,07	0,23	0,52	3,90	3,90	4,22	2,41	3,37	4,14	0,14	0,11	1,24	0,94	1,54	0,35	0,33	0,95	0,55	0,18	1,09	2,36	5,05	4,53	6,08	6,27	5,90	6,79
16:0	0,69	0,69	0,50	17,27	15,76	20,68	21,72	18,98	19,30	0,62	0,26	0,52	21,52	19,01	20,59	15,60	18,48	17,31	0,43	0,88	0,82	16,47	16,16	19,70	21,82	19,81	20,97
ISO17:0	14,38	11,38	10,95	1,14	0,91	1,06	0,98	1,13	0,94	12,50	9,57	17,95	0,86	0,83	0,43	0,34	0,63	0,53	7,91	19,67	19,39	0,34	1,08	1,16	1,03	0,99	0,95
18:0	3,89	3,09	3,64	2,34	3,09	2,61	2,60	2,78	2,40	4,91	3,79	4,66	4,22	4,59	3,61	2,63	3,85	4,56	3,94	2,76	3,16	1,98	1,45	2,23	2,27	2,52	2,10
total saturés	19,03	15,38	15,61	24,64	23,65	28,58	27,71	26,26	26,78	18,17	13,73	24,36	27,53	25,97	24,98	18,89	23,91	22,95	12,46	24,40	25,73	23,84	23,22	29,16	31,39	29,22	30,81
Monoènes																											
16:1(n-7)	4,72	6,43	5,47	7,90	5,41	7,50	7,65	7,16	7,90	1,46	1,47	2,65	3,97	4,84	2,16	1,92	3,30	3,39	2,27	8,86	9,39	10,50	11,47	7,81	8,92	8,27	9,52
16:1(n-5)	0,98	0,79	0,59	1,59	1,30	1,29	1,32	1,29	1,40	0,41	0,41	0,62	1,13	1,13	0,55	0,57	0,75	0,87	0,48	1,00	1,25	1,08	2,37	1,93	1,44	1,38	1,14
18:1(n-9)	18,76	15,25	15,59	13,54	10,39	12,71	14,06	14,06	14,72	10,88	7,31	8,91	8,63	12,97	7,07	4,34	14,63	17,81	19,71	19,67	18,35	13,72	19,52	11,77	13,66	14,07	15,51
18:1(n-7)	9,47	8,31	5,57	9,40	8,11	8,46	8,40	8,31	8,06	4,57	4,79	4,98	6,59	7,76	5,02	4,07	6,34	7,51	9,50	8,36	8,74	10,07	10,97	8,79	8,16	7,97	6,96
18:1(n-5)	2,56	2,07	1,70	2,14	1,67	1,44	1,61	1,95	1,66	1,83	1,47	1,91	1,60	1,61	0,82	0,86	1,15	1,70	2,24	2,03	1,83	2,80	2,15	1,89	1,61	1,49	1,35
20:1(n-9)	2,46	2,56	1,60	4,64	5,19	5,69	4,44	4,73	3,38	0,64	0,50	0,44	0,94	0,70	1,12	0,35	1,05	0,39	4,42	4,89	4,25	5,46	2,12	5,14	4,47	5,41	4,34
20:1(n-7)	0,90	1,09	0,52	2,04	1,78	1,72	1,27	1,54	1,47	0,27	0,23	0,29	0,34	0,21	0,23	0,16	0,41	0,33	1,20	1,02	1,07	0,98	2,62	1,39	0,90	1,00	0,82
22:1(n-13+11)	0,98	1,21	1,04	1,03	0,94	1,05	0,98	1,23	1,02	0,13	0,00	0,04	0,34	0,22	0,21	0,03	0,26	0,12	2,86	1,94	2,21	1,04	0,42	1,06	1,03	1,59	1,56
22:1(n-9)	1,53	1,40	0,89	1,32	1,27	1,32	1,07	1,66	1,40	0,17	0,05	0,09	0,58	0,17	0,17	0,06	0,27	0,09	4,75	2,48	2,64	1,61	0,80	1,47	1,30	1,60	1,50
22:1(n-7)	0,07	0,43	0,17	0,53	0,41	0,47	0,28	0,57	0,52	0,20	0,00	0,03	0,24	0,10	0,07	0,03	0,49	0,11	1,89	0,24	0,92	0,99	0,35	0,66	0,47	0,51	0,52
1,00	0,95	1,11	1,55	0,53	0,53	1,17	1,18	1,16	1,02	1,63	0,63	0,73	1,51	1,19	1,45	1,82	3,58	3,27	2,75	2,18	1,79	0,98	1,06	1,55	0,76	1,62	1,49
total monènes	43,39	40,66	34,68	44,67	37,00	42,82	42,25	43,66	42,55	22,19	16,86	20,68	25,85	30,92	18,87	14,21	32,23	35,59	52,05	52,67	52,44	49,23	53,84	43,46	42,72	44,92	44,72
Diènes																											
18:2(n-9)	0,94	0,75	0,42	0,94	0,67	0,87	0,69	0,74	0,73	0,35	0,57	0,45	0,58	0,77	0,32	0,27	0,64	0,72	0,91	0,63	0,62	0,83	0,93	0,92	0,73	0,70	0,55
18:2(n-6)	1,84	1,87	1,37	1,48	1,08	1,24	1,19	1,33	1,23	0,88	1,15	1,13	1,29	0,99	0,67	0,49	0,79	0,82	1,39	1,55	1,30	1,53	1,40	1,32	1,18	1,28	1,12
total diènes	2,78	2,62	1,78	2,42	1,75	2,11	1,89	2,07	1,96	1,23	1,72	1,58	1,86	1,76	0,99	0,77	1,43	1,55	2,29	2,18	1,91	2,36	2,33	2,23	1,91	1,99	1,67
Autres polyinsaturés																											
18:4(n-3)	0,53	0,83	0,94	0,72	0,44	0,56	0,56	0,57	0,69	0,23	0,11	0,21	0,43	0,27	0,17	0,10	0,13	0,11	0,91	0,71	0,44	0,73	0,47	0,60	0,56	0,68	0,72
20:4(n-6)	0,91	0,97	1,46	0,30	0,55	0,32	0,33	0,44	0,43	1,02	1,35	1,56	0,77	1,08	0,60	0,42	0,69	0,86	0,26	0,25	0,30	0,23	0,12	0,20	0,18	0,24	0,24
20:5(n-3)	13,82	19,30	25,64	11,64	13,47	9,41	10,95	9,57	11,70	20,02	16,72	19,91	19,59	18,97	12,29	9,00	9,76	10,89	13,35	7,03	6,25	9,40	5,45	8,97	8,74	8,71	10,37
22:5(n-3)	0,05	0,02	0,11	0,39	0,92	0,27	0,37	0,49	0,51	0,14	0,19	0,28	0,78	1,04	0,68	0,48	1,32	1,86	0,03	0,09	0,04	0,34	0,22	0,25	0,28	0,31	0,34
22:6(n-3)	12,94	13,17	13,07	7,74	14,80	9,31	8,98	10,04	8,68	30,40	41,61	25,55	17,68	14,54	37,78	53,14	25,09	20,38	10,42	5,00	3,92	5,63	5,54	5,94	6,64	6,35	3,96
total polyinsaturés	28,25	34,29	41,21	20,80	30,17	19,87	21,19	21,12	22,00	51,80	59,98	47,52	39,25	35,90	51,52	63,14	37,00	34,09	24,97	13,08	10,95	16,33	11,81	15,98	16,40	16,29	15,63
Autres	6,54	7,05	6,71	7,47	7,43	6,63	6,96	6,90	6,70	6,61	7,71	5,85	5,50	5,46	3,64	2,99	5,42	5,82	8,23	7,67	8,97	8,25	8,81	9,17	7,59	7,58	7,16

Pour comparer les profils de chaque organe dans leurs totalités on a réalisé les dendrogrammes de la figure 16 à partir des données de ces trois groupes d'organes ajoutées à celle des estomacs présentés en section 2.2.

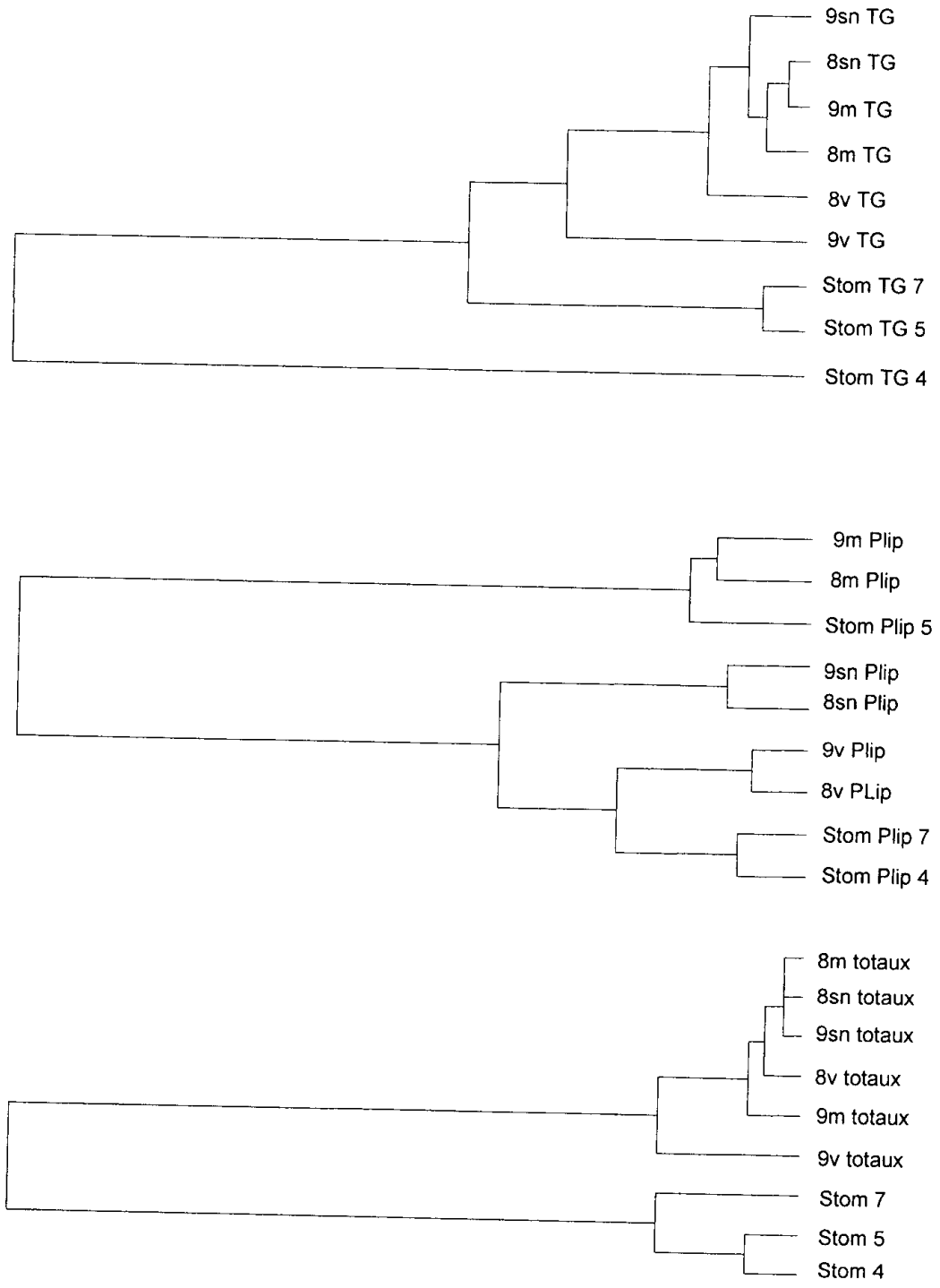


Figure 16 : Classification ascendante hiérarchique des triglycérides (TG), des lipides polaires (Plip) et des lipides totaux (totaux) des organes.
stom = estomac, v = viscères, m = filets, sn = squelette.

Dans le cas des lipides totaux et des TG, les estomacs apparaissent séparés des autres organes. En revanche, les viscères, les filets et le squelette sont indifféremment regroupés. On fera cependant attention au fait que les estomacs et les groupes d'organes proviennent d'individus différents. Dans le cas des LP, les échantillons sont classés par organes. Les filets se différencient le plus nettement des autres organes puis le squelette s'oppose aux organes digestifs. Les deux groupes les moins différents sont les viscères et les estomacs.

Afin de déterminer les acides gras qui différencient les organes, une AFC est réalisée et présentée en figure 17. Cette analyse de données reprend les principaux acides gras décrivant les estomacs, les viscères, les filets et le squelette. Le premier axe explique 59 % de la variance totale. Le DHA (22:6(n-3)) et l'acide oléique (18:1(n-9)) ont la plus grande contribution (annexe 14), ce sont donc eux qui sont les plus exploitables car ils définissent principalement l'axe 1. Il oppose les filets (et l'estomac 5) aux autres organes. L'axe 2, qui représente 20% de la variance, est principalement défini par 24:1, de l'EPA (20:5(n-3)) et de l'acide oléique (18:1(n-9)). Il permet de séparer le squelette des estomacs et des viscères. L'axe 3 (11% de la variance) est décrit majoritairement par l'acide palmitique (16:0) et l'acide oléique (18:1(n-9)). Associé à l'axe 1, il permet de séparer les viscères et les estomacs.

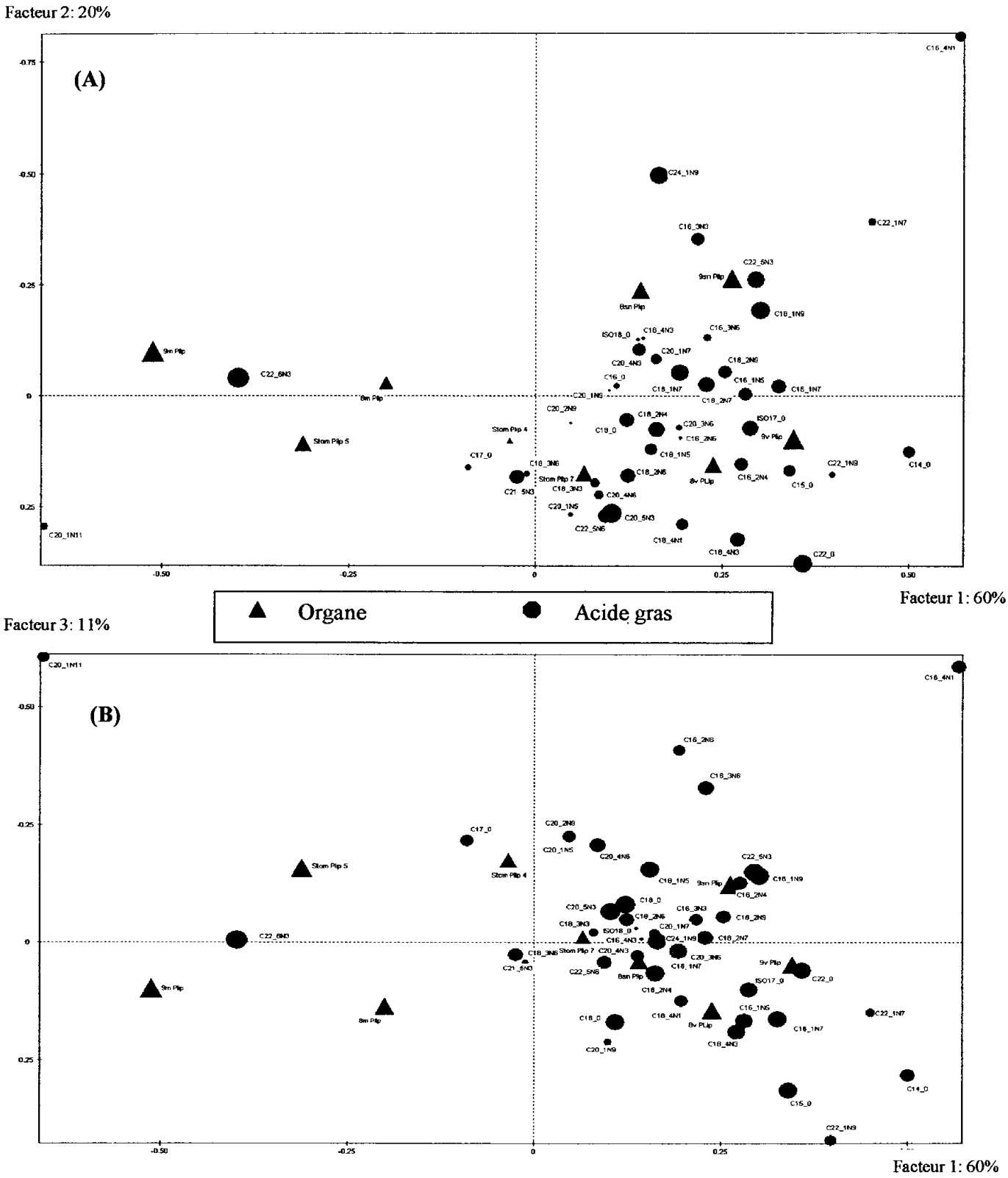


Figure 17 : Résultat de l'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les profils d'acides gras composants les lipides polaires de chaque organe. (A) axe 1 et 2. (B) axe 1 et 3.
stom = estomac, v = viscères, m = filets, sn = squelette
La taille de l'icône correspond au cosinus carré, c'est-à-dire à la qualité de représentation dans le plan de l'élément qu'il symbolise.

3.3. Composition des cires des contenus stomacaux

P. bolini ne contenant pas de cires, l'analyse de celles-ci s'est faite uniquement sur les contenus stomacaux. La composition en acides gras (tableau 7) puis la composition en alcools gras a été réalisée (tableau 8).

Tableau 7 : Composition en **acides** gras des cires pour les estomacs (est.) et les viscères (V). En pourcentage des acides totaux. (autres : acides gras < 1%)

	Est. 4	Est. 5	8 v	9 v
Saturés				
14:0	0,77	0,43	1,39	0,22
16:0	13,29	1,60	16,80	4,03
18:0	4,43	0,34	4,20	2,16
total saturés	18,49	2,36	22,39	6,41
Monoènes				
14:1(n-5)	1,18	0,13	0,16	0,36
16:1(n-9)	1,93	0,22	1,55	0,00
16:1(n-7)	4,05	15,01	7,07	8,66
16:1(n-5)	1,65	0,33	1,40	1,26
18:1(n-9)	26,71	20,36	16,78	26,43
18:1(n-7)	14,93	3,03	14,26	18,27
18:1(n-5)	5,39	1,00	3,32	5,76
20:1(n-9)	4,17	2,26	12,57	1,70
20:1(n-7)	1,12	0,42	3,47	0,69
22:1(n-13+11)	1,50	2,04	0,84	0,18
22:1(n-9)	1,81	0,80	1,77	0,53
total monènes	64,45	45,60	63,19	63,85
Polyinsaturés				
18:2(n-6)	2,10	1,85	1,76	2,82
18:4(n-3)	0,17	0,37	0,50	0,66
18:3(n-3)	0,22	1,87	0,17	1,00
C20:5(n-3)	4,44	27,51	2,13	12,55
C22:6(n-3)	2,11	10,47	0,94	3,88
total polyinsaturés	9,04	42,06	5,50	20,92
Autres	7,63	9,82	8,72	8,39

Les acides gras monoinsaturés, qui varient de 45,5% à 64,5% des acides gras totaux, regroupent les principaux acides gras. Les proportions d'acides gras polyinsaturés (5,5-42 %) et saturés (2,5-18,5%) sont très variables. L'acide oléique (18:1(n-9)) est l'acide dominant (17-27%) dans tous les échantillons. L'acide palmitique (16:0)et le 18:1(n-7) sont aussi en fortes proportions dans l'estomac 4 et les viscères 8, alors que c'est l'EPA (20:5(n-3)) qui est abondant dans l'estomac 5 et dans les viscères du poisson 9 (respectivement 27,5 et 12,5 %). L'estomac 5 est aussi plus riche en DHA (22:6(n-3)) (10,5%) que les autres échantillons.

Les résultats de l'analyse des alcools de l'estomac et des viscères (tableau 8) montrent une composition dominée par les alcools saturés (48-62%) et les monoinsaturés (27-46%). L'alcool palmitique (16:0) est le plus abondant, il varie de 38.5 à 53.5% des alcools totaux.

Les 18:1 (3.5-15.5%), les 20:1 (3-11%) et les 22:1 (7-17%) sont les autres alcools principaux. On peut noter que l'alcool myristique (14:0) est en faible quantité (1.5-4.5%) sauf dans les viscères de l'individu 9 où elles atteignent presque 9%.

Tableau 8 : Composition en **alcools** gras des cires pour les estomacs (est.) et les viscères (V). En pourcentage des alcools totaux. (autres : acides gras < 1%)

	Est. 4	Est. 5	Est. 7	8 V	9 V
Saturés					
14:0	1,64	4,18	4,50	8,98	3,31
16:0	40,06	41,86	53,76	38,55	49,64
18:0	2,64	1,77	2,52	1,56	3,12
20:0	1,06	0,40	0,94	5,03	0,77
22:0	1,16	0,24	0,27	0,63	0,69
24:0	1,72	0,01	0,06	4,54	0,92
total saturés	48,29	48,45	62,05	59,29	58,46
Monoènes					
16:1(n-9)	3,95	5,75	5,20	1,09	3,72
16:1(n-7)	1,55	1,31	1,12	0,84	2,00
16:1(n-5)	1,04	1,03	0,83	0,93	1,96
18:1(n-9)	3,52	2,32	1,46	1,48	1,87
18:1(n-7)	9,52	7,55	6,50	1,36	5,27
18:1(n-5)	2,60	3,16	2,77	0,61	1,54
20:1(n-9)	6,43	4,57	1,24	7,86	2,17
20:1(n-7)	1,21	1,99	1,21	0,88	0,57
20:1(n-5)	0,66	0,91	0,40	1,17	0,51
22:1(n-9)	2,14	5,09	2,23	6,65	1,82
22:1(n-7)	3,52	7,96	6,41	2,58	0,63
22:1(n-5)	6,40	3,58	1,92	2,46	4,32
24:1(n-9)	0,98	0,74	0,66	2,17	0,86
total monènes	43,53	45,95	31,94	30,10	27,23
Polyinsaturés					
18:2(n-6)	0,45	0,44	0,47	0,31	1,21
18:2(n-9)	1,19	0,79	0,63	0,10	1,12
total polyinsaturés	1,64	1,23	1,10	0,41	2,33
Autres	6,35	4,33	4,78	8,60	11,36

4. Comparaison avec d'autres espèces de myctophidés.

La signature lipidique de *P. bolini* peut être comparée à celle des autres myctophidés présents en antarctique au niveau des classes de lipides et au niveau des acides gras. Pour cela on a utilisé une banque de données (Connan et al, 2005) composée des lipides totaux de 31 individus appartenant à 5 espèces : *Electrona antarctica* (Günther), *Electrona carlsbergi* (Tåning), *Krefftichthys andersoni* (Lönnberg), *Gymnoscopelus nicholsi* (Gilbert) et *P. bolini*. On a ajouté à cette base de données les profils des lipides totaux des individus entiers de cette étude. D'après les résultats montrés en section 2.1, notre espèce est riche en TG, elle appartient donc au groupe *G. nicholsi* et *E. carlsbergi* dans lèquel les TG sont abondants et s'oppose au groupe des espèces riches en CI (*E. antarctica* et *K. andersoni*).

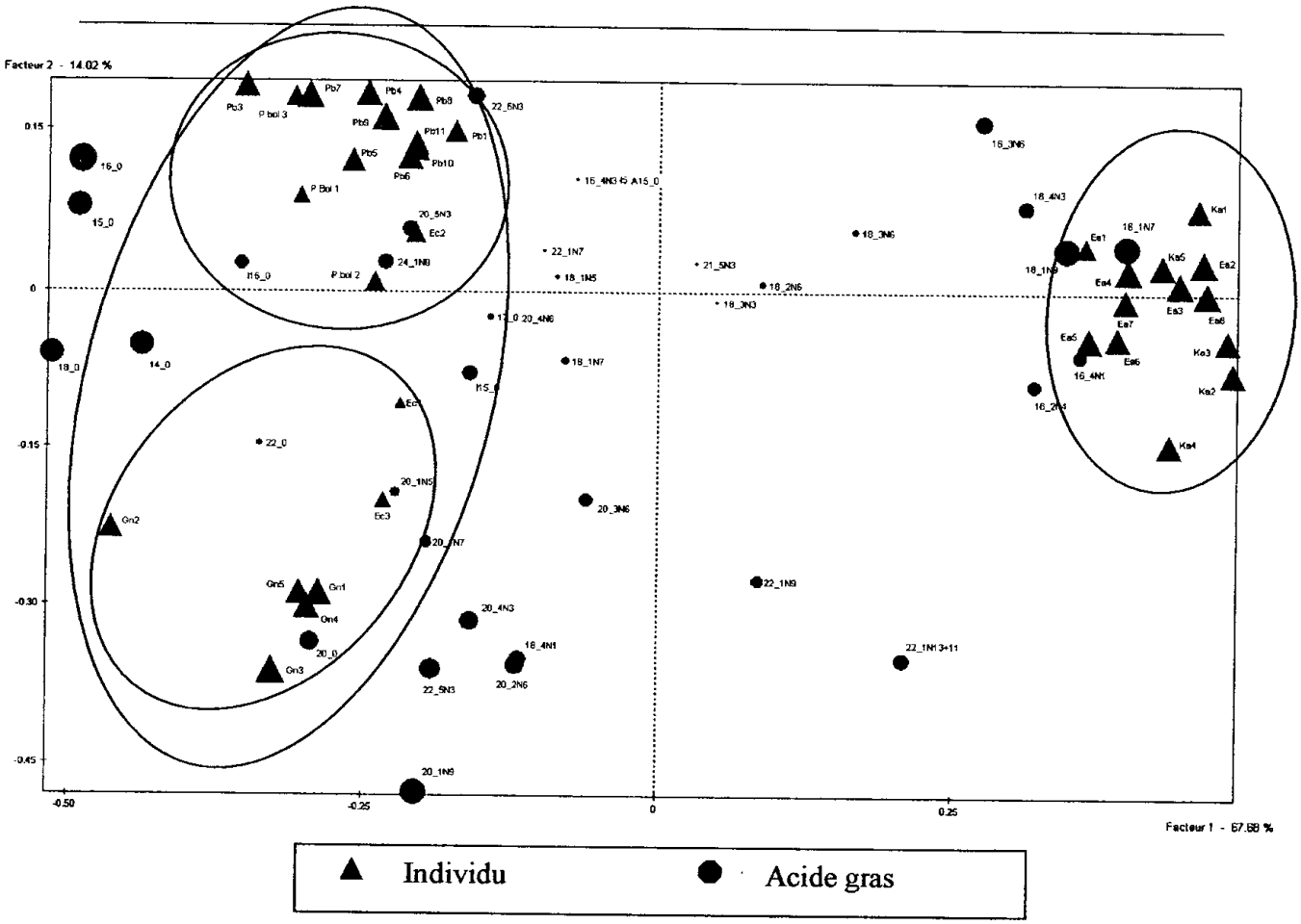


Figure 18 : Résultat de l'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les profils d'acides gras totaux de différents myctophidés. Axe 1 et 2.
(Ea = *Electrona antarctica*, Ec = *Electrona carlsbergi*, Ka = *Krefftichthys andersoni*, Gn = *Gymnoscopelus* nicholsi, et Pb = *P. bolini* de la base de données, *P.*bol = *P. bolini* de notre étude)

- La taille de l'icône correspond au cosinus carré, c'est-à-dire à la qualité de représentation dans le plan de l'élément qu'il symbolise.
- Les cercles correspondent au résultat de la CAH, les individus sont d'autant plus proches qu'ils sont inscrits dans des cercles communs.

On a réalisé une AFC suivie d'une classification hiérarchique sur l'ensemble de ces données (figure 18). L'axe 1 de l'AFC représente 67% de la variance totale, il sépare le groupe *E. antarctica* et *K. andersoni* de *P. bolini* chez qu'il y a moins d'acide palmitoléique (16:1(n-7)) et oléique (18:1(n-9)) et une plus grande abondance d'acide palmitique (16:0) (ces trois acides ont les principales contributions, (annexe 14)). L'axe 2, qui explique 14% de la variance résiduelle, sépare notre espèce de *G. nicholsi* par l'importance chez ce dernier du 20:1(n-9) et du 22:1(n-11) et (n-13), *P. bolini* est, lui, plus riche en DHA (22:6(n-3)). La classification montre que les individus provenant de notre étude se groupent exclusivement avec les individus de la même espèce (excepté un *E. carlsbergi*).

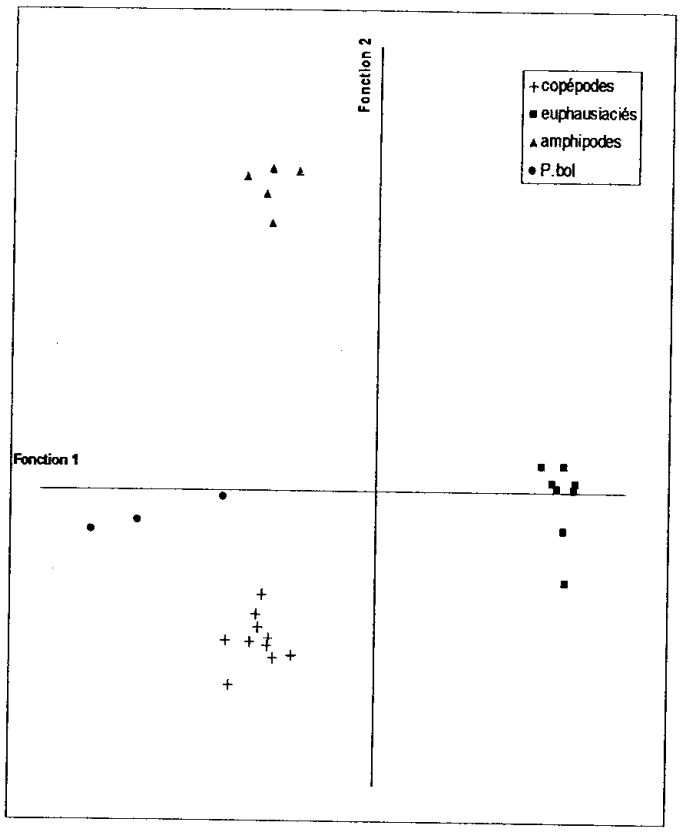
5. Comparaison de la composition lipidique entre *P. bolini* et ses proies potentielles

L'utilisation des acides gras en tant que marqueurs trophiques peut se faire sur différents types de lipides donnant des informations complémentaires : les acides gras des triglycérides, les acides gras des cires et les alcools gras de cires.

Pour associer *P. bolini* aux proies qu'il consomme, des analyses discriminantes linéaires (ADL) ont été réalisées. Les compositions lipidiques des proies potentielles proviennent de la base de données utilisée dans l'étude de Connan et al. (2005). Pour chaque classe de lipides, on a fait l'hypothèse que ces espèces se regroupaient selon leur appartenance taxonomique. Ce sont ces groupes d'échantillons qui ont été utilisés pour définir les axes. Par la suite, les profils des individus de notre étude ont été projetés sur ces axes en tant qu'observations supplémentaires.

5.1. Comparaison des acides des TG

On a fait d'abord une comparaison au niveau des lipides de réserves que sont les TG. Dans cette banque de données, on retrouve 24 échantillons distribués dans 9 espèces (annexe 15): *Calanus propinquus* (Brady), *Paraeuchaeta antarctica* (Giesbrech), *Euchirella rostromagna* (Wolfenden), *Euphausia vallentini* (Stebbing), *Euphausia superba* (Dana), *Euphausia crystallorophias* (Holt et Tattersall), *Thysanoessa macrura* (Sars), *Orchomene plebs* (Hurley) et *Themisto gaudichaudii* (Guerin). Les groupes prédéfinis sont les copépodes, les euphausiacés et les amphipodes. La figure 19 montre les résultats de l'ADL. La première combinaison linéaire (fonction 1) explique 73 % de la variance totale, elle sépare les euphausiacés, des copépodes et amphipodes. Cette dichotomie s'explique surtout par l'acide oléique (18:1(n-9)), les 20:1, les 22:1, l'EPA (20:5(n-3)) et l'acide myristique (14:0). La fonction 2 sépare quant à elle les copépodes des amphipodes, principalement par les proportions en 20:2(n-6) et en 22:5(n-3). La compacité des groupes est importante et comparable. Les p-value (0 et 0.005) du test de Wilks permettent de confirmer que les groupes sont significativement différents. Le tableau associé à la figure 10 montre que le modèle de prédiction affecte 100 % des proies à leur groupe d'origine. Pour tous les individus de *P. bolini*, la plus grande probabilité d'appartenance est associé aux copépodes.



Espèce	Groupe prédéfini	Groupe d'affectation	Prob. de prédiction
Cap1	Copépodes	Copépodes	1
Cap2	Copépodes	Copépodes	1
Cap3	Copépodes	Copépodes	1
Cap4	Copépodes	Copépodes	1
Cap5	Copépodes	Copépodes	1
Eur1	Copépodes	Copépodes	1
Eur2	Copépodes	Copépodes	1
Eur3	Copépodes	Copépodes	1
Paa1	Copépodes	Copépodes	1
Paa2	Copépodes	Copépodes	1
Euc1	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euc2	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euc3	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euc4	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euc5	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euc6	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Eus	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Euv	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Thm	Euphausiacés	Euphausiacés	1
Orph	Amphipodes	Amphipodes	1
Orpb	Amphipodes	Amphipodes	1
Thg1	Amphipodes	Amphipodes	1
Thg2	Amphipodes	Amphipodes	1
Thg3	Amphipodes	Amphipodes	1
Pbol1		**Copépodes**	1
Pbol2		**Copépodes**	1
Pbol3		**Copépodes**	1

Figure 19 : Résultat de l'analyse discriminante linéaire et de la prédiction réalisées sur les triglycérides. Fonction discriminante 1 et 2.

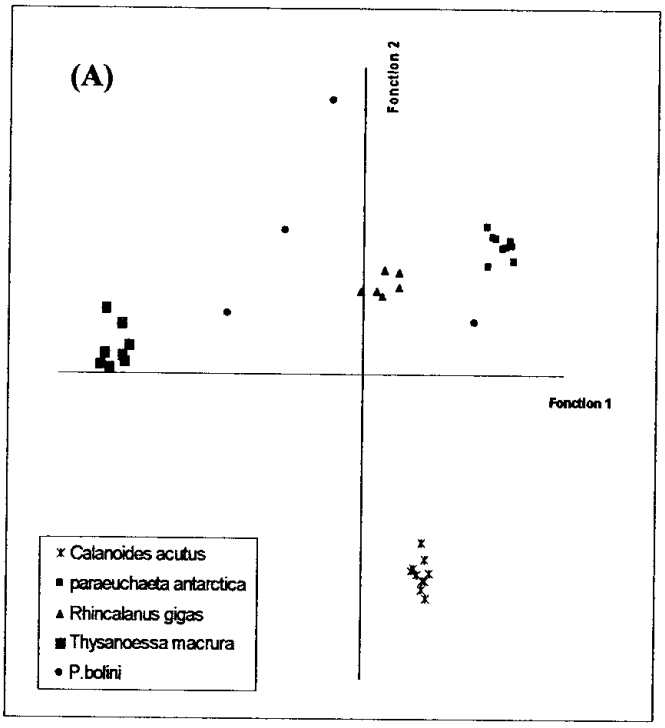
5.2. Comparaison des acides des CI

Une autre classe de lipides de réserves a ensuite été employée : les cires. Etant donné que *P. bolini* est très pauvre en CI, le profil des acides puis celui des alcools des CI ont été déterminés en utilisant les cires contenues dans les estomacs et les viscères.

En toute logique les CI analysées ne peuvent ainsi provenir que de proies contenant des cires, la base de données utilisée se compose donc des CI des espèces accumulant majoritairement des CI. La banque de données contient 34 échantillons composés de 4 espèces (annexe 16): *Calanus acutus* (Giesbrech), *Rhincalanus gigas* (Brady), *Paraeuchaeta antarctica* et *Thysanoessa macrura*. Chacune de ces espèces forme un groupe individualisé dans l'ADL de la figure 20. La fonction 1 oppose *T. macrura* aux autres espèces, la fonction 2 isole *C. acutus* et la fonction 3 sépare *P. antarctica* de *R. gigas*. Les fonctions représentent respectivement 69%, 26% et 5% de la variance. D'après les tests λ de Wilks les groupes sont

significativement différents. En utilisant le modèle de prédiction, 100 % des proies retrouvent leur groupe d'origine. Tous les contenus stomacaux de *P. bolini*, sont affectés à R. gigas excepté celui du poisson 8 dont la probabilité d'appartenir au groupe de *T. macrura* est meilleure.

Espèce	Groupe prédéfini	Groupe d'affectation	Prob. de l'affectation
Caa2	Calanus	Calanus	1
Caa3	Calanus	Calanus	1
Caa4	Calanus	Calanus	1
Caa5	Calanus	Calanus	1
Caa6	Calanus	Calanus	1
Caa7	Calanus	Calanus	1
Caa8	Calanus	Calanus	1
Caa9	Calanus	Calanus	1
Caa10	Calanus	Calanus	1
Paa1	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa2	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa3	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa4	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa5	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa6	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa7	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa8	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Paa9	Paraeuchaeta	Paraeuchaeta	1
Rhg1	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg2	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg3	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg4	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg5	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg6	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Rhg7	Rhincalanus	Rhincalanus	1
Thm1	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm2	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm3	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm4	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm5	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm6	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm7	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Thm8	Thysanoessa	Thysanoessa	1
Stom CI 4		**Rhincalanus**	1
Stom CI 5		**Rhincalanus**	1
8 v CI		**Thysanoessa**	0,62
9 v CI		**Rhincalanus**	1



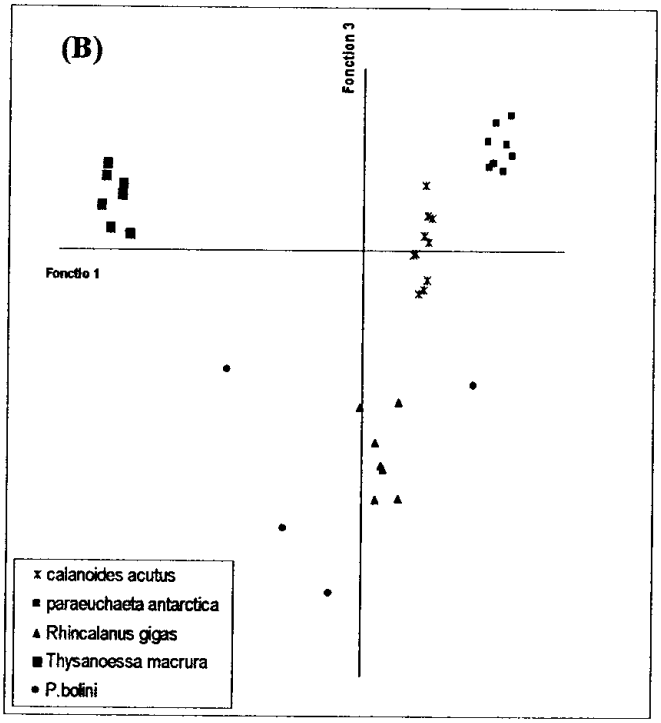


Figure 20 : Résultat de l'analyse discriminante linéaire et de la prédiction réalisées sur les acides des cires.
Fonction 1 et 2 (A). Fonction 1 et 3 (B)

5.3. Comparaison des alcools des CI

Enfin on s'est intéressé aux alcools gras des cires provenant des estomacs et des viscères. On a comparé ces profils aux profils d'une base de donnée comporte 61 échantillons répartis dans 5 espèces (annexe17): *Calanus acutus*, *Rhincalanus gigas*, *Paraeuchaeta antarctica*, *Euchirella rostramagna* et *Thysanoessa macrura*. Les profils d'alcools sont caractérisés par l'abondance d'un ou deux alcools par espèce. *C.acutus* est constitué de 50% de 20:1 et 25 % de 22:1, *T. macrura* contient 60 à 80% de 18:1 le reste étant du 20:1, *R. gigas*, *P. anatrctica* et *E. rostramagna* étant presque exclusivement composés de 14:0 et 16:0 en mêmes proportions.

Chez *P. bolini*, l'acide palmitique (16:0) domine, ce qui montre qu'au moins une des 3 dernières espèces citées a été consommée, mais l'acide myristique (14:0) est absent. On a en proportion presque équivalente les 18:1, 20:1 et les 22:1 qui sont des alcools associés à *T. macrura et C. acutus*.

6. Identification d'un contenu stomacal.

Pour compléter l'étude du régime alimentaire, le contenu stomacal de l'individu 6 a été analysé. Cette technique permet notamment une identification plus directe des proies ingérées. L'état de digestion des proies étant bien avancé, aucune proie entière n'a été retrouvée. Seuls quelques morceaux ont pu être utilisés et aucuns ne permettaient de discerner une espèce de façon certaine. Tous les morceaux identifiés appartenaient à des crustacés. Seule une larve mysis d'euphausiacés a pu être reconnue ainsi que deux têtes dont les appendices buccaux étaient caractéristiques des copépodes carnivores de grande taille. Ces éléments associés à la biogéographie des proies nous permettent de supposer qu'il s'agissait de *Paraeuchaeta antarctica*. Les proies identifiées, compte tenu de leur taille, devaient remplir la grande majorité de l'estomac.

DISCUSSION

Dans cette étude l'interêt s'est porté sur la composition lipidique des individus de l'espèce *Protomyctophum bolini* prélevés aux Kerguelen en été 2005. Après avoir déterminé le profil lipidique de l'animal entier, la composition par organe a été précisée. Les relations trophiques de l'espèce ont ensuite été caractérisés grâce à ces résultats.

1. Composition lipidique de *P. bolini* et de ses composantes corporelles

1.1 Composition lipidique de l'espèce.

La composition générale de *P. bolini* en fait un poisson gras car les valeurs des lipides extraits vont de 5.5 à 7% du poids frais (19 à 22% du poids sec). Même si ces valeurs sont plus élevées que celles trouvées par Reinhardt et Van Vleet (1986), *P. bolini* reste un des myctophidés les moins gras.

Les lipides détectés se décomposent en 5 classes : les TG, les CI, les LP, le cholestérol et les FFA. Les TG sont majoritaires, ceux sont eux qui assurent la fonction de réserves énergétiques dans cette espèce. Les FFA, étant le produit de dégradation des lipides complexes, ils traduisent l'état de conservation des lipides. N'étant présent qu'à l'état de traces, nos échantillons semblent avoir été bien conservé.

La nature des lipides utilisés comme réserves énergétiques permet de différencier les myctophidés entre eux. En effet si les lipides neutres sont toujours en forte proportion ils peuvent être constitués soit de TG soit de CI (Phleger et al., 1999). Dans le cas présent, les lipides neutres représentent plus de 80 % des lipides totaux et sont quasi exclusivement des TG. *P. bolini* étant une espèce effectuant des migrations verticales (Duhamel, 2000), l'abondance des TG concordent bien avec les conclusions de Saito et Murata (1998) qui reliaient les TG aux espèces migrantes et les CI aux espèces non migrantes.

Les valeurs des lipides polaires (15-19%) semblent en accord avec Phleger et al. (1999) mais supérieures à celles de Saito et Murata (1998) (1.5% à 10.5% selon les espèces). De même, Reinhardt et Van Vleet (1986) trouvent, pour *P. bolini,* 1.5% de LP et 29% d'hydrocarbures alors que les HC sont indétectables au IATROSCAN et en chromatographie sur couche mince dans nos échantillons.

D'autres études (Nevenzel, 1969 ; Saito et murata, 1998 ; Phleger et al., 1997) donnent les monoènes majoritaires (plus de 40%). Les trois acides majoritaires de ces études, l'acide oléique (18:1(n-9)), l'acide palmitoléique (16:1(n-7)) et l'acide palmitique (16:0) sont les mêmes et dans les mêmes proportions que ceux trouvés dans notre étude.

Ces acides permettent de différencier notre espèce des autres myctophidés. En effet les teneurs en ces trois acides, ajoutées à celle du 20:1(n-9), du 22:1(n-11) et (n-13) et du DHA (22:6(n-3)) suffisent pour caractériser la composition lipidique de *P. bolini* parmi les myctophidés (figure 18). Les proportions en acide palmitique (16:0) et palmitoléique (16:1(n-7)) ainsi que les 22:1 sont semblables à celles trouvées aux Kerguelen par Léa et al. (2002). Cette dernière étude a montré que ces acides permettaient de distinguer la population de myctophidés des îles Kerguelen de celle des Macquaries.

L'analyse des acides gras de chaque classe nous a montré que la composition des TG était similaire à celle des lipides totaux, ceci est dû à la forte proportion de TG (80%) dans les lipides totaux. Le profil d'acides gras des lipides polaires se différencie des autres classes de lipides par sa richesse en EPA (20:5(n-3)) et en DHA (22:6(n-3)). Cette différence s'explique par une utilisation préférentielle des saturés et monoinsaturés pour le métabolisme (Henderson et Sargent, 1985 cités dans Dalsgaard et al., 2003) et par l'incorporation sélective des polyinsaturés dans les membranes (Sargent et al., 1993.). Les fortes proportions de polyinsaturés (n-3) dans les LP sont observées aux faibles températures, ceci pour des raisons structurelles et afin de maintenir la fluidité membranaire (Sargent et al., 1995).

Après avoir décrit la composition lipidique de *P. bolini*, les biais que peuvent apporter les proies encore contenues dans l'estomac ont été étudiés.

1.2. Comparaison avec et sans estomac

La signature lipidique d'un individu dépend du régime alimentaire de plusieurs jours (Kirsch et al., 1998) alors que l'estomac a une composition lipidique dépendante des proies ingérées au cours du ou des derniers repas. Il s'agit ici de savoir si l'analyse de la signature lipidique d'un animal avec son estomac est influencée par le dernier repas.

Dans les estomacs, les LP sont majoritaires (47-63%), les CI atteignent 10 à 24 % et les FFA font jusqu'à 2.5% des lipides totaux. On a donc une répartition des classes de lipides différente de celle des individus entiers. La faible proportion de TG et l'abondance des CI peuvent s'expliquer par une alimentation riche en CI mais aussi par une digestion plus lente

des CI. En effet les CI sont difficilement émulsifiables elles ont donc un temps de rétention plus élevé dans l'estomac (Cowey et Sargent, 1977, cité dans Dalsgaard et , 2003). La forte proportion de FFA trouvée par Saito et Murata (1998), 24.9% en moyenne, dans les estomacs et les plus faibles quantités de LP (5-39%) peuvent être dues à une alimentation différente et/ou à une moins grande dégradation du contenu des estomacs utilisés dans notre étude.

Dans le cas des individus sans estomac, on retrouve une composition dominée par les TG. Cependant les CI sont presque absentes des individus sans estomac alors qu'elles sont toujours présentes chez les individus entiers (1.5-2%). En terme de classe de lipides, il semblerait donc que la présence des estomacs ait une influence sur la composition des individus entiers. Une étude avec plus d'individus permettrait de valider statistiquement ces possibles différences.

La classification de la figure 14 est fondée sur la composition en acides gras. Elle montre que les individus sans estomac ne sont pas plus différents des individus avec estomacs qu'ils ne le sont entre eux. L'analyse des acides gras des individus entiers n'apparaît donc pas influencée par le contenu stomacal. Ceci est probablement du au fait que, les lipides de l'estomac ne faisant que 1.5 à 4.5 % de tous les lipides extraits, les acides gras provenant de l'estomac sont en trop faible quantité dans les individus entiers pour pouvoir imposer une différence dans le profil d'acides. La composition des individus trouvés correspond bien à leurs profils intrinsèques (pas de biais lié au dernier repas) et permet ainsi de considérer la variation des profils lipidiques comme étant bien une variation individuelle.

Après avoir déterminé la signature lipidique de *P. bolini*, la composition des lipides de chaque organe a été étudiée.

1.3. Comparaison entre organes.

L'analyse des différents organes a pour objectif principal de déterminer si chaque organe a une composition spécifique. La question de savoir si les viscères avaient une composition propre ou dépendante de celle des estomacs a ensuite été abordée.

L'étude des différentes classes de lipides montre une composition semblable quelque soit l'organe considéré. La plus faible proportion d'insaturés dans les filets et le squelette et la faible teneur des saturés dans les viscères peuvent être expliquées par un métabolisme préférentiel des insaturés dans les muscles (Lund et Sidell, 1992). Cette conclusion n'est pas confirmée par l'analyse des acides gras (figure 16) qui ne révèle pas de différence entre les

organes exceptés au niveau des LP. Ceci tendrait à prouver que les lipides de réserve stockés dans les différents compartiments sont les mêmes alors que les structures membranaires sont spécifiques de l'organe.

La seule différence notable entre les organes se situe au niveau des CI des viscères, l'estomac en étant particulièrement riche et le reste du corps n'en contenant pas. Les CI détectées dans les viscères semblent donc uniquement provenir de l'estomac. La classification appliquée aux LP montre que les viscères et les estomacs ont une composition différente. La signature lipidique des viscères est donc ou non indépendante de celle de l'estomac selon la classe de lipides considérée.

Ces résultats sont en accord avec ceux de Reinhardt et Van Vleet (1986), ils observent les mêmes tendances que dans notre étude mais les différences sont nettement plus marquées. En effet les LP sont trois fois moins important dans les filets que dans les viscères et les TG atteignent 82% des lipides totaux dans les filets contre 62% dans les viscères. Dans notre étude, la similarité des profils lipidiques entre organes pourrait être due à la présence de muscles restés accrochés, lors de la dissection, aux parties squelettiques et viscérales.

Après l'avoir caractérisée, la signature lipidique de *P. bolini* a été utilisée pour retrouver son régime alimentaire.

2. Utilisation des lipides dans l'analyse du régime alimentaire

L'emploi des lipides pour déterminer les relations proies-prédateurs doit se faire avec précaution. Premièrement, selon le concept de marqueur trophique, chaque proie laisse une empreinte dans la composition lipidique de son prédateur (Kirsch et al., 1998). Le profil lipidique du prédateur est alors une combinaison de toutes ces empreintes, c'est l'empreinte dominante qui caractérisera la relation proies-prédateurs. Deuxièmement, le transfert des lipides ingérés dans l'organisme ne se fait pas totalement et fidèlement, et il existe des voies de synthèses et de dégradations des acides gras dans l'organisme, c'est pourquoi on utilise les lipides neutres de réserves (TG, CI). En effet ils sont assimilés puis stockés. De ce fait ils subissent moins de modification que les autres classes de lipides (Parrish et al., 1995). La signature des lipides de réserves du poisson est donc une information peu modifiée de la composition des proies consommées. Enfin, les lipides neutres font l'objet d'un turn-over régulier, ils sont accumulés et catabolisés constamment. La composition lipidique de

l'individu est donc le reflet du régime alimentaire sur un temps donné. Ce temps varie en fonction des conditions physiologiques de l'individu et en fonction des classes de lipides.

Les myctophidés sont des poissons connus pour manger quasi exclusivement des crustacés, les plus gros consommant d'autres myctophidés (Sabourenkov, 1991, Gaskett et al., 2001). Compte tenu de la taille de notre espèce, les types de proies potentielles sont limités au mésoplancton. L'objectif a été de confirmer et de préciser ces relations trophiques par l'analyse successive des TG, des acides des CI et des alcools des CI.

2.1. Utilisation des lipides de réserves

On s'est tout d'abord intéressé aux TG de *P. bolini* car les lipides de réserve semblent être les meilleurs marqueurs des relations trophiques (Parrish et al., 1995).

L'abondance de 18:4(n-3) et un rapport 18:1(n-7)/18:1(n-9) élevé étant généralement associés aux herbivores (Graeve et al., 1994 ; Dalsgaard et al., 2003), les faibles valeurs de ces deux indicateurs indiquent que *P. bolini* est un carnivore. Le résultat de l'analyse discriminante (figure 19) montre que les copépodes sont dominants dans le régime alimentaire. Cette conclusion s'appuie à la fois sur la proportion importante de 20:1 et 22:1 et sur la proportion de 18:1(n-9). Les deux premiers acides étant typiquement liés aux copépodes *calanidae*, la série des (n-9) étant plus particulièrement spécifiques des *calanus*, le troisième est lui plus généralement lié aux carnivores (Falk-petersen, 1987 ; Graeve et al., 1994). Cependant le rapport 20:1/22:1 est supérieur à 1.5 alors que chez les *calanus* il est proche de 0.5. Cette conclusion peut signifier que les proies sont des copépodes autres que les *Calanus* (telle que *Paraeuchaeta antarctica* dont le rapport des individus vaut entre 2 et 3, Mayzaud, non publié) et/ou que le métabolisme préférentiel du 22:1 par rapport au 20:1 est particulièrement marqué chez *P. bolini* (Henderson et al., 1984, cité dans Dalsgaard et al., 2003).

En utilisant également les lipides, Léa et al. (2002), sur le plateau de Kerguelen, et Phleger (1997) au niveau de la péninsule antarctique, ont obtenu des résultats similaires. Par l'observation des contenus stomacaux Pusch et al. (2004) puis Pakhomov et al. (1996), respectivement à l'île du Roi George et au sud du Cap Town, trouvent aussi que le régime alimentaire de *P. bolini* est dominé par les copépodes. Les principales proies retrouvées sont *Metridia gerlachei* et *Paraeuchaeta antarctica* (annexe 3). Si l'on interprète nos résultats en fonction de la distribution du mésozooplancton aux îles Kerguelen, les copépodes formant la

grande majorité de la communauté planctonique dans la région Antarctique de l'Océan Indien (Mayzaud et al., 1998) et *M. gerlachei* n'étant pas présente aux Kerguelen, *P. antarctica* pourrait dominer le régime alimentaire de *P. bolini*. Le contenu de l'estomac observé dans cette étude apporte la même conclusion puisque sur les trois proies identifiées, les deux individus, remplissant à eux seuls la quasi-totalité de l'estomac, semblent être des *P. antarctica*. Cette hypothèse s'accorde avec les conclusions de Kozlov et Tarverdiyeva (1989) qui présentaient les myctophidés comme des mangeurs de gros copépodes.

Etant donné que la composition des poissons ne correspond pas exactement à celle des copépodes, d'autres types de proies doivent intervenir dans l'alimentation. La troisième proie identifiée dans l'estomac n'est d'ailleurs pas un copépode mais une larve d'euphausiacés. Selon Pusch et al. (2004), les proies de *P. bolini* sont aussi les euphausiacés et les amphipodes (respectivement 7% et 13% des proies identifiées) et d'après Pakhomov (1996) 13 % de la biomasse du régime alimentaire serait du à *Thysanoessa macrura* (annexe 3). Les amphipodes et les euphausiacés (dont *T. macrura*) sont aussi présents aux îles Kerguelen mais les densités d'individus sont faibles (inférieur à 0.9% et 0.5% du nombre d'individu total) (Mayzaud et al., 1998). Ceci pourrait expliquer la faiblesse du signal de *T. macrura* dans la composition lipidique de notre poisson.

Sur la base des profils lipidiques, les copépodes semblent être dominants dans le régime alimentaire de *P. bolini* et compte tenu des autres études réalisées, il est probable que *P. antarctica* soit la proie majoritaire de ce régime. Cependant la composition lipidique de notre poisson n'est pas due à un régime constitué uniquement de copépodes et les TG des autres crustacés n'expliquent pas clairement les différences.

Pour préciser les conclusions obtenues les CI ont été étudiées.

2.2. Utilisation des cires des estomacs

Les acides et les alcools des CI apportent des informations complémentaires et différentes. Au même titre que les TG, les CI sont utiles pour caractériser les relations trophiques. Nos poissons ne possédant pas assez de CI, on a utilisé les CI contenues dans leurs estomacs (isolés ou inclus dans les viscères). Par conséquent, il y a quelques différences par rapport à l'analyse faite précédemment sur les tissus de *P. bolini*. Les CI représentent ici la composition lipidique du ou des derniers repas alors que les profils des tissus donnent le régime alimentaire des dernières semaines. Les conclusions ne porteront donc que sur les dernières proies

consommées. La composition des CI est très modifiée par les dégradations et l'absorption subies dans l'estomac d'autant plus que l'observation du contenu stomacal a montré que l'état de digestion des proies était bien avancé.

La présence de CI en grande quantité indique que les proies sont des proies riches en CI, ce qui est le cas de nombreux copépodes dont *P. antarctica* et d'euphausiacés comme *Thysanoessa macrura*, cette dernière étant une des euphausiacés les plus abondantes dans l'Océan Indien Antarctique. Les CI sont difficilement émulsifiables, elles ont donc un temps de rétention plus long dans l'estomac (Cowey et Sargent, 1977 cités dans Dalsgaard et al. 2003). Par conséquent, la présence de CI en fortes proportions dans l'estomac ne permet pas de conclure que sur les quantités d'espèces riches en CI consommées par *P. bolini*.
Concernant les acides, les résultats de l'ADL montrent que les acides des estomacs appartiennent au groupe *R. gigas*, exceptés les viscères du poisson 8 qui ont plus de probabilité d'appartenir au groupe *T. macrura*. Ces conclusions viennent confirmer que les copépodes sont dominants dans l'alimentation mais que d'autres proies participent au régime alimentaire. Cependant, elles ne confirment pas l'importance de *P. anatrctica*. De plus, *R. gigas* (annexe 3) n'étant pas dans la base de données des TG, elles ne suffisent pas pour conclure sur la dominance de ce copépode dans le régime alimentaire.

Concernant les alcools, *P. bolini* a une composition intermédiaire. La présence de 18:1 et de 20:1 est caractéristique de *T. macrura*, celle de 20:1 et 22:1 est typique de *C. acutus*. De plus, l'alcool majoritaire chez *P. bolini* est le 16:0 et il est présent dans de nombreuses espèces. L'analyse des alcools ne nous permet donc pas de préciser quelle est la proie dominante mais au contraire elle montre que les estomacs semblent contenir des proies de plusieurs genres.

La complexité du signal lipidique donné par les TG et les CI indique que plusieurs types de proies interviennent dans l'alimentation. Cependant les profils lipidiques ont permis de montrer que les copépodes dominaient le régime alimentaire. Les résultats trouvés dans cette étude, associés aux conclusions des études précédentes, permettent d'affirmer que les gros copépodes comme *P. anatrctica*, et *R. gigas* sont les proies principales de *P. bolini*.

Limites de l'étude et perspectives de travail.

De manière générale on peut regretter le faible nombre d'individus. D'une part pour la qualité même des informations recueillies : les résultats, et les conclusions sous-jacentes, sont imprécis car trop dépendants des variations individuelles. D'autre part le manque d'individu a limité les analyses de données : premièrement, les groupes ne comportaient que deux ou trois individus, ainsi plusieurs résultats n'ont pu être validés (par exemple les comparaisons des groupes avec et sans estomacs) et les conclusions ne sont alors que descriptives ; deuxièmement, l'analyse factorielle des correspondances ainsi que l'analyse discriminante ont pu être réalisées mais la pertinence des combinaisons linéaires choisies pour décrire les profils d'acides gras n'est pas pour autant satisfaisante. En effet moins les données sont nombreuses, moins les acides gras responsables des différences entre les groupes sont bien définis, et par conséquent moins les conclusions sont franches et précises.

Le manque d'informations concernant les myctophidés, et plus particulièrement *Protomyctophum bolini*, a été une contrainte dans toutes les étapes du raisonnement. En effet certains renseignements de base comme le sexage, la détermination de l'âge et du statut reproductif n'ont pu être obtenus. Or ces informations sont importantes pour interpréter les profils d'acides gras, par exemple une femelle en période d'ovogenèse synthétise et accumulent dans ses œufs des lipides différents de ceux qu'elle accumule habituellement. L'éthologie alimentaire est aussi peu décrite chez les myctophidés (Sabourenkov, 1991) or l'éthologie alimentaire est un point primordial dans l'étude des relations trophiques, non seulement pour déterminer les proies potentielles mais aussi car le concept de marqueur trophique nécessite que les poissons soient en période d'accumulation. Si les migrations verticales de *P. bolini* sont connues (Duhammel et al., 2000), la zone d'alimentation et le rythme quotidien d'alimentation de cette espèce le sont peu. Sabourenkov (1991) puis Pusch et al. (2004) ont apporté des informations sur les myctophidés partiellement contradictoires puisque le premier conclut sur deux périodes d'alimentation (une à mi journée, l'autre dans la nuit) alors que le second conclut sur une alimentation continue avec une augmentation la nuit. Tous ces renseignements permettraient d'adapter l'échantillonnage pour éviter, par exemple,

les biais liés aux prélèvements d'un seul sexe ou pour échantillonner dans les périodes d'alimentation afin d'obtenir des contenus alimentaires le plus frais possible.

L'absence de toute information concernant le métabolisme des lipides chez *P. bolini* constitue certainement le point le plus limitant de l'étude de la relation trophique. En effet, la physiologie de la digestion, les transformations, et éventuellement les biosynthèses d'acides gras font que la composition lipidique totale de l'alimentation est modifiée par rapport à celle de *P. bolini.* Or ces processus sont très peu connus. Sargent (1889 et 1993, cités dans Dalsgaard et al., 2003) ont montré que les poissons ne synthétisent pas d'acides gras *de novo* dès que leur ration alimentaire en acides gras excède de 10% leurs besoins. D'après Saito et Murata (1998), les myctophidés modifient les lipides neutres en terme de classe et peu en terme d'acides gras, par exemple ils intègrent fréquemment les acides gras des CI de leurs proies dans leurs TG mais sans transformation ou biosynthèse. Cependant, Lund et Sidell (1992), sur des espèces d'Antarctique, ont montré que l'acide myristique (14:0) des lipides neutres est davantage stocké que les autres acides et que l'acide palmitoléique (16:1(n-7)) des acides gras libres est préférentiellement catabolisé. C'est pourquoi l'étude du métabolisme des acides gras permettrait de corriger la composition lipidique de *P. bolini* et ainsi de retrouver plus fidèlement les proportions d'acides gras présents dans l'alimentation.

Dans cette étude, des différences marquées entre organes n'ont pu être mises en évidence. Outre le faible nombre d'individus et la probable présence de muscles avec le squelette, ceci peut être du à un problème lié aux choix des différentes parties. En effet le découpage a été principalement anatomique, une étude pourrait être faite avec une dissection plus fonctionnelle, en séparant par exemple un organe de stockage (tissu adipeux, foie), un organe de consommation (muscle oxydatif) et un tissu circulant (sérum). Cette approche nécessite un plus grand nombre d'individus et des techniques de dissection plus poussées mais elle permettrait peut être de confirmer les tendances que l'on a observées et elle donnerait des informations plus spécifiques sur le métabolisme lipidique de chaque organe qui serait utile pour appréhender les relations trophique de *P. bolini.*

Des limites liées aux banques de données des proies ont également été rencontrées lors de l'approche des relations trophiques. En effet, les nombres d'individus et d'espèces utilisées sont parfois insuffisants, ainsi certaines proies n'interviennent pas à leur juste valeur dans l'analyse de donnée. L'absence des profils de TG chez *R. gigas* a notamment manqué pour essayer de préciser la proie dominante de *P. bolini*. De plus les proies ne proviennent pas toutes des Kerguelen et aucune n'est issue de la même campagne d'échantillonnage alors que la composition lipidique du zooplancton varie avec les saisons et avec la localisation (Falk-Petersen, 1987). Une étude sur des profils de proies échantillonnées d'une part au même endroit et d'autre part en même temps et les semaines qui précédent les prélèvements de *P. bolini* pourrait être réalisée pour éviter ce problème.

CONCLUSIONS

Protomyctophum bolini est une espèce clé des écosystèmes pélagiques Antarctique, pourtant ce poisson est peu connu. L'étude présentée ici apporte sur cette espèce des informations nécessaires pour aborder les relations trophiques. En effet, sur le poisson en entier et sur plusieurs de ses organes, les classes de lipides ont été quantifiées. La composition en acides gras de chacune de ces classes a ensuite été précisée.

Ces renseignements ont un impact sur différentes étapes de l'utilisation des acides gras en tant que marqueurs trophiques.

- Le travail présenté a d'abord confirmé l'abondance des TG chez *P. bolini* et caractérisé la composition en acides gras de ces TG ce qui a permis de différencier cette espèce des autres espèces de myctophidés.
- Ensuite, la comparaison des individus avec et sans estomac a prouvé que les lipides des dernières proies consommées ne modifiaient pas la signature de l'individu et par conséquent qu'il n'était pas nécessaire de retirer le contenu stomacal des individus pour déterminer leur signature.
- Enfin, pour la première fois chez *P. bolini*, une analyse lipidique des différents organes a été réalisée. Ce travail vient compléter les renseignements obtenus sur *E.antarctica* et constitue une étape préliminaire dans l'étude du métabolisme des lipides chez les myctophidés.

Bien que l'utilisation des acides gras en tant que marqueur trophique en Antarctique soit moins évidente qu'en Arctique, l'analyse des lipides neutres de *P. bolini* a permis de déterminer que cette espèce consomme essentiellement les gros copépodes tels que *Paraeuchaeta antarctica* et *Rhincalanus gigas*. Des études sur l'éthologie alimentaire de *P. bolini,* sur le métabolisme lipidique des myctophidés et l'acquisition des profils du mésoplancton à Kerguelen permettraient de confirmer et/ou de préciser ces conclusions.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aguilar A., Borrell A., Pastor T., 1999. Biological factors affecting variability of persistent pollutant levels in cetaceans. Dans "Chemical pollutats and cetaceans" (Reijnders P., Aguilar A., Donovan G.). Journal of Cetaceans Research Manage 1, 83-116.

Ackman R., 1972. Influence of methyl substituent position on retention times in the GLC of higher monomethybranched fatty acids esters and hydrocarbons. Journal of Chromatography Science 10, 246-246.

Ackman R., 1989. Marine biogenic lipids, fats and oils. Vol I et II. CRC Press, Boca, Florida.

Ackman R., Ratnayake W., 1989. Lipid analyses: Part I – Properties of fats, oils and lipids: recovery and basic compositional studies with gas-liquid chromatography and thin-layer chromatography. In: the role of fats in human nutrition. Academic press, London, 442-514.

Arts M., Wainmann B., 1999. Lipids in freshwater ecosystems. Springer, New York.

Auel H., Harjes M., da Rocha R., Stübing D., Hagen W., 2002. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Artic hyperiid amphipods Themisto abyssorum and T. libellula. Polar Biology 25, 374-383.

Bell M., Henderson R., Sargent J., 1986. The role of olyunsatured fatty acids in fish. Comparative Biochemistry and Physiology 83B, 711-719.

Benzecri J-P., 1973. L'analyse des données. Tome II - L'analyse des correspondances. Dunod, Paris

Blain S., Treguer P., Belviso S., Bucciarelli E., Denis M., Desabre S., Fiala M., Martin-Jezequel V., LeFevre J., Mayzaud P., Marty J., Razouls S., 2001. A biogeochemical study of the island mass effect in the context of iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. Deep Sea Research Part I 48, 163-187.

Bligh E., Dyer W., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology 37 (8), 911-917.

Bocher P., Caurant F., Miramand P., Cherel Y., Bustamante P., 2003. Influence of the diet on bioaccumulation of heavy metals in zooplankton-eating petrels at Kerguelen archipelago, Southern Indian Ocean. Polar Biology 26, 759-767.

Boyle P., Pierce G., Diack J., 1990. Sources of evidence for Salmon in the diet of seals. Fishery Research 10, 137-150.

Budge S., Parrish C., Mckenzie C., 2001. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particular matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site. Marine chemistry 2001, 285-303.

Budge S., Iverson S., Bowen W., Ackman R., 2002. Among- and within-species variability in fatty acid signatures of marine fish and invertebrates on the Scotian Shelf, Georges Bank, and southerne Gulf of St Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59, 886-898.

Bustamante P., Bocher P., Cherel Y., Miramand P., Caurant F., 2003. Distribution of trace elements in the tissues of benthic and pelagic fish from the Kerguelen Island. Sci Total Environ. 313, 25-39.

Bustamante P., Morales C., Mikkelsen B., Dam M., Caurant F., 2004. Trace element bioacccumulation in grey seals *Halichoerus grypus* from the Faroe Islands. Marine Ecology Progress Series 267, 291-301.

Christie W., 1992, 1993, 1996, 1997. Advences in lipid methodology. Vol One, Two, Three, Four. The Oily Press, Dundee, Scotland.

Claustre H., Marty J., Cassiani L., Dagaut J., 1988. Fatty acid dynamincs in phytoplancton and microzooplancton communities during a spring bloom in the costal Ligurian Sea: ecological implications. Marine Microbial Food Webs 3, 51-66.

Connan M., Cherel, Y., Mayzaud P., 2007. Lipids from stomach oil of procellariiform seabirds document the importance of myctophid fish in the Southern Ocean. Limnol. Oceanogr., in press.

Connan M., Mayzaud P., Boutoute M., Weimerskirch H., Cherel Y., 2005. Lipid composition of stomach procellariiform seabird Puffins tenuirostris: implications for food web studies. Marine Ecology Progress Series 290, 177-290.

Cook H., 1996. Fatty acid and chain elongation in eukaryotes. Dans "Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes" (Vance D.E., Vance J.E.). Elsevier Science, 129-152.

Cowey C., Sargent J., 1977. Lipid nutrition in fish. Comparative Biochemistry and Physiology 57B, 269-273.

Cripps G., Watkins J., Hill H., Atkinson A., 1999. Fatty acid content of Antarctic kril Euphausia superba at South Georgia related to regional populations and variations in diet. Marine Ecology Progress Series 181, 177-188.

Cripps G., Atkinson A., 2000. Fatty acid composition as an indicator of carnivory in Antarctic krill, Euphausia superba. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57, 31-37.

Dalsgaard J., St John M., Kattner G., Müller-Navarra D., Hagen W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Advences in marine biology 46, 225-340.

DeNiro M., Epstein S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimy and Cosmochimy Acta 42, 495-506.

Duhammel G., Koubbi P., Ravier C., 2000. Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). Polar biology 23, 106-112.

Falk-Petersen S., Sargent J., Tande K., 1987. Lipid Composition of Zooplankton in relation to the Sub-Artctic Food Web. Polar biology 8, 115-120.

Falk-Petersen S., Hagen W., Kattner G., Clarcke A., Sargent J., 2000. Lipids, trophic relationships and biodiversity in Artcic and Antarctic krill. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57, 178-191.

Farell L., Roman J., Sunquist M., 2000. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. Molecular Ecology 9, 1583-1590.

Fishbase: www.fishbase.org (Froese, R. and D. Pauly). World Wide Web electronic publication. 2007. version (10/2007).

France R., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae : foodweb implications. Marine Ecology Progress Series 124, 307-312.

François R., Altabet M., Goericke R., McCorkle D., Brunet C., Poisson A., 1993. Changes in the δ^{13} of surface water particular organic matter across the Subtropical Convergence in the SW Indian Ocean. Global Biogeochem. Cy.7, 627-644.

Frontier S., Pichot-Viale D., Lepêtre A., Davoult D., Luczak C., 2004. Ecosystèmes : Structure, Fonctionnement, Evolution. 3e édition, Dunod, Paris.

Furness R., Ainley D., 1984. Threats to seabird polpulations presented by commercial fisheries. ICBP Technical Report 2, 701-708.

Gaskett AC., Bulman C., He X., Goldsworthy S., 2001. Diet composition and guild structure of mesopelagic and bathypelagic fishes near Macquarie Island, Australia. New Zealand Journal of Marine and Freshwater 35 (3), 469-476.

Geistdoerfer P., 2002. Océanographie générale. Infomer. Chapitre 1, 2 et 10.

Graeve M., HagenW., Kattner G., 1994. Herbivorous or Omnivorous? On the significance of lipid compositions as trophic markers in Antarctic copepods. Deep Sea Research Part I 41(5/6), 915-924.

Graeve M., Kattner G., Pipenburg D., 1997. Lipids in Artic benthos : does the fatty acid and alcohol reflect feeding and trophic interactions. Polar Biology 18, 53-61.

Grahl-Nielsen O., Mjaavatten O., 1992. Discrimination of striped based shock: A new method based on chemometry of the fatty acid profile in heart tissue. Transactions of the American Fisheries Society 121, 307-314.

Henderson R., Sargent J., Hopkins C., 1984 Changes in the content and fatty acid composition in an isolated population of the capelin Mallostus villosus during sexual maturation and spawning. Marine biology 78, 255-263.

Hobson K., Ambrose W., Arnauld P., 1995. Sources of primary production, benthic-pelagic coupling and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from δ^{13} and δ^{15} analysis. Marine Ecology Progress Series 128: 1-10.

Hulley P., 1990. Family Myctophidae. Dans "Fishes of Southern Ocean" (Gon O., Heemstra P.) JLB Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, 146-178.

Iverson S., Arnould J., Boyd I., 1997. Milk fatty acid signatures indicate both major and minor shifts in the diet of lactating Antarctic fur seals. Canadian Journal of Zoology 75, 188-197.

Kayama M., Tsuchiya Y., Mead J.,1963. A model experiment of aquatic food chain with special significance in fatty acid conversion. Bulletin of Japanese Society of Scientific Fischeries 29, 452-458.

Kear A., 1992. The diet of Antarctic squid : comparison of conventional and serological gut content analyses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 156, 161-178.

Kirsch P., Iverson S., Bowen W., Stephen R., Ackman R., 1998. Dietary effects on the fatty acid signature of whole Atlantic cod (Gadus morhua). Canadian Fish Aquatic Sciences 55, 1378-1386.

Kozlov A., Tarverdiyeva M., 1989. Feeding of Different Species of Myctophidae in Different Parts of the Southern Ocean. Journal of Ichthyology 29, 160-167.

Lea MA., Nichols P., Wilson G., 2002. Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (Champsocephalus guannari) – Southern Ocean food-web implications. Polar biology 25, 843-854.

Lee R., Hirota J., Barnett A., 1971. Distribution and importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. Marine biology 9, 99-108.

Legendre P., Legendre L., 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.

Lovern., 1935. CCLVI. Fat metabolism in fishes.V. The fats of some plankton crustacean. Biochemical Journal 29, 847-849

Lund E., Sidell B., 1992. Neutral lipid compositions of Antarctic fish tissues may reflect use of fatty acyl substrates by catabolic systems. Marine Biology 112, 377-382.

Lutjerharms J-R.,Valentine H., 1984. Southern Ocean thermal fronts south of Africa. Deep Sea Research, 31, 1461-1476.

Lutjerharms J-R., Walters N., Allanson B., 1985. Oceanic frontal systems and biological enhancement. Dans "Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs" (Siefried W., Condy P., Laws R.). Springer-Verlag, Berlin, 11-21.

Mansour M., Volkmann J., Holdsworth D., Jackson A., Blackburn S., 1999a. Very long chain (C28) highly unsatured fatty acids in marine dinoflagellates. Pytochemistry 50, 541-548.

Mansour M., Volkmann J., Jackson A., Blackburn S., 1999b. The fatty acid and sterol composition of five marine dinoflagellates. Journal of phycology 35, 710-720.

Mayzaud P., Ackman R., 1976. Some empirical observations on the choice of carrier gas in the gas chromatographic analysis of fatty acid methyl esters using wall-coated open tubular columns. Chromatographia 9 (7), 321-324.

Mayzaud P., Claustre H., Augier P., 1990. Effect of variable nutrient supply on fatty acid composition of phytoplankton growth in an enclosed experimental ecosystem. Marine Ecology Progress Series 60, 123-140.

Mayzaud P., 1997. Spatial and life cycle changes in lipid and fatty acid structure of Antarctic euphausiid Euphausia superba. Dans "Antarctic communities. Species, structure and survival" (Battaglia B., Valencia J. Walton D.). Cambridge University Press, Cambridge. 284-294.

Mayzaud P., Errhif A., Bedo A., 1998. Distribution of plankton lipids and their role in the biological transformation of Antarctic primary production. Journal of Marine Systems 17, 391-410.

Mayzaud P., Laureillard J., Merien D., Brinis A., Godard C., Razouls S., Labat J-P., 2007. Zooplankton nutrition, storage lipid composition in different water masses associated with the Agulhas and Subtropical Fronts and resultant composition of the feces. Marine Chemistry 107, 202–213.

Michener R., Schnell D., 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. Dans "Stable isotopes in ecology and environmental science" (Ljatha K., Michener R.). Blackwell Scientific publications, London, 138-157.

Mjaavatten O., Levings C., Poon P., 1998. Variation in the fatty acid composition in juvenile chinook and coho calmon from Fraser River Estuary determined by multivariate analysis ; role of environment and genetic origin. Comparative Biochemstry and Physioology 120B, 291-309.

Moore J., Abbott M., Richman J., 1999. Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. Journal of Geophysical Research 104, 3059-3073.

Morrison W., Smith L., 1964. Preparation of fatty acids methyl esters and diméthylacétals from lipids with boron fluoride-methanol. Journal of Lipid Research (5), 600-608

Naumov A., 1985. System analysis of the structure of the Antarctic waters community. Dans" Biological Basis of the Commercial Utilization of the Open Regions of the Ocean (Vinogradov M., Flint M.). Nauka Press, Moscow, pp. 57–80.

Navarro J., Mc Evoy L., Amat F., Sargent J., 1995. Effects of diet on fatty acid composition of body zones in larvae of thr sea bass Dicentrarchus labrax : a chemometry study. Marine biology 124, 177-183.

Nevenzel J., Rodecker W., Robinson J., Kayama M., 1969. The lipids of some lantern fishes (family myctophidae). Comparative Biochemistry and Physiology 31, 25-36.

Nichols P., Jones G., de Leeuw J., Johns R., 1984. The fatty acid and sterol composition of two marine dinoflagellates. Phytochemistry 23, 1043-1047.

Pakhomov E., Perissinotto R., McQuaid C., 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. Marine Ecology Progress Series 134, 1-14.

Park H., 1989. Synthèse sur les caractères physiques du courant Circumpolaire Antarctique. Annales hydrographiques du Museum National d'Histoire Naturelle 763, 7-32.

Parrish C., McKenzie C., MacDonald B., Hatfield E., 1995. Seasonal studies of setson lipids in relation to microplankton species composition and scallop growth in South Broad Cove, Newfoundland. Marine Ecology Progress Series 129, 151-164.

Pascal J., Ackmann R., 1976. Long chain monethylenic alcohol and acid isomers in lipids of copepods and capelin. Chemistry and Physics of Lipids 19, 219-223.

Peterson B., Fry B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Revue of Ecological Systems 18, 293-320.

Pierce A., 1992. Birds and Lipids: living of the fats of the Earth. Poult Avian Biology Revue 7, 127-141.

Phleger C., Nichols P., Virtue P., 1997. The lipid, fatty acid and fatty alcohol composition of the myctophid fish Electrona antarctica: High level of wax esters and food-chain implications. Antarctic science 9 (3), 258-265.

Phleger C., Nichols, P., Virtue, P., 1998. Lipids and trophodynamics in Antarctic zooplancton. Coomparative Biochemistry and Physiology 120B, 311-323.

Phleger C., Nelson M., Mooney B., Nichols P., 1999. Wax esters versus triacylglycerols in myctophid fishes from the Southern Ocean. Antarctic Science 11 (4), 436-444.

Pusch C., Hulley P., Kock K., 2004. Community structure and feeding ecology of mesopelagic fishes in the slope waters of King George Island. (South Shetland Islands, Antarctica). Deep Sea Research Part I 51(11), 1685-1708.

Raclot T., Groscolas R., Cherel Y., 2003. Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. Marine Biology 132, 523-533.

Rakotomalala R., 2005. "TANAGRA : un logiciel gratuit pour l'enseignement et la recherche", in Actes de EGC'2005, RNTI-E-3, vol. 2, 697-702.

Rau G., Sweeney R., Kaplan I., 1982. Plankton ^{13}C:^{12}C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. Deep Sea Research 18,1035-1039.

Rau G., Ainley D., Bengston J., Torres J., Hopkins T., 1992. $^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$ in the Wedell Sea birds, seals and fish: implications for diet and trophic structure. Marine Ecology Progres Series 84, 1-8.

Reinhardt S., Van Vleet E., 1986. Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish. Marine Biology 91, 149-159.

Sabourenkov E., 1991. Mesopelagic fish of the southern ocean – summary results of recent soviet studies. Selected Scientific Papers (SC-CAMLR-SSP/7) CCAMLR, Hobart, 433-457.

Saito H., Murata M., 1996. Origin of the monoene fats in the lipid of midwater fishes relation ship between the lipids of myctophids and those of their prey. Marine Ecology Progress Series 168, 21-33.

Sargent J., 1976. The structure, metabolism and function of lipids in marine organisms. Dans "Biochemical and Physiological perspectives in marine biology", vol 3 (Malins D., Sargent vJ.). 150-212. Academic Press, London.

Sargent J., Whittle K., 1985. Lipids and hydrocarbons in the marine food web. Dans "Annalysis of marine ecosytems" (Longhurst A.). 491-533. Academic Press, London.

Sargent J., Henderson R., 1986. Lipids. Dans « The biological chemistry of marine copepods » vol 1 (Corner E., O'Hara S.). 59-108. Clarendon Press, Oxford.

Sargent J., Henderson R., Tocher D., 1989. The lipids. Dans "Fish Nutrition" (Halver J.). 153-218. Academic Press, San Diego.

Sargent J., Bell J., Bell M., Henderson R., Tocher D., 1993. The metabolism of phospholipids and polyunsaturated fatty acids in fish. In : Aquaculture: Fundamental and applied research. American Geophysical Union, Washington, D.C., 103-124.

Sargent J., Bell J., Bell M., Henderson R., Tocher D., 1995. Requirement criteria for essential fatty acids. Journal of Applied Ichtyology 11, 183-198

Secor D., Dean J., Laban E., 1991. Manual for Otolith Removal and Preparation for Microstructural Examination. The Electric Power Research Institute and the Belle W.Baruch Institute for Marine Biology and Costal Research, 15-23.

Sheridan M., 1988. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilisation. Comparative Biochemistry and Physiology 90B, 679-690.

Stiassny M., 1997. Myctophidae. Lanternfishes. Dans "The Tree of Life Web Project". http://tolweb.org.

St John M., Lund T., 1996. Lipid biomarkers: linking the utilization of frontal plankton biomass to enhanced condition of juvenile North Sea Cod. Marine Ecology Progress Series 131, 75-85.

Symodson W., 2002. Molecular identification of prey in predator diets. Molecular Ecology 11, 627-641.

Tarling G., Cuzin-Roudy J., Thorpe S., Shreeve R., Ward P., Murphy E., 2007. Recruitment of Antarctic krill Euphausia superba in the South Georgia region: adult fecundity and the fate of larvae. Marine Ecology Progress Series vol.331, 161-179

Theilacher G., lo N., Townsend A., 1993. An immunological approach to quantifying predation by euphausiids on the early stages of anchovy. Marine Ecology Progress Series 92, 35-50.

Van Freneker J., Bathmann U., Malhot S., 1997. Carbon fluxes to Antarctic top predators. Deep Sea Research Part II 44, 435-455.

Viso A., Marty J., 1993. Fatty acids from 28 marine microalgae. Phytochemistry 34, 1521-1533.

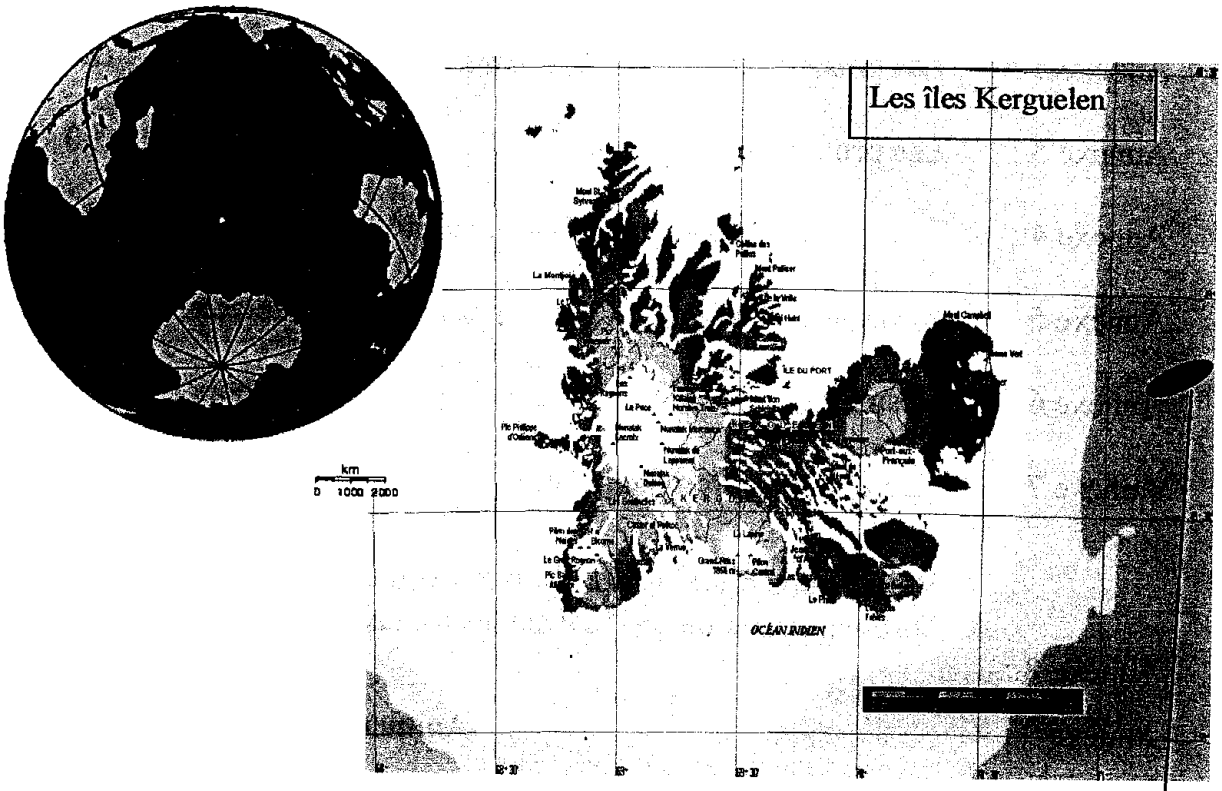
Volkman J., Nichols P., 1991. Applications of thin Layer Chromatography-Flame Ionisation Detection ti the Analtsis of Lipids and Polluants in Marine and Environmental Samples. Journal of Planar Chromatography 4, 19-26.

Zar J., 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

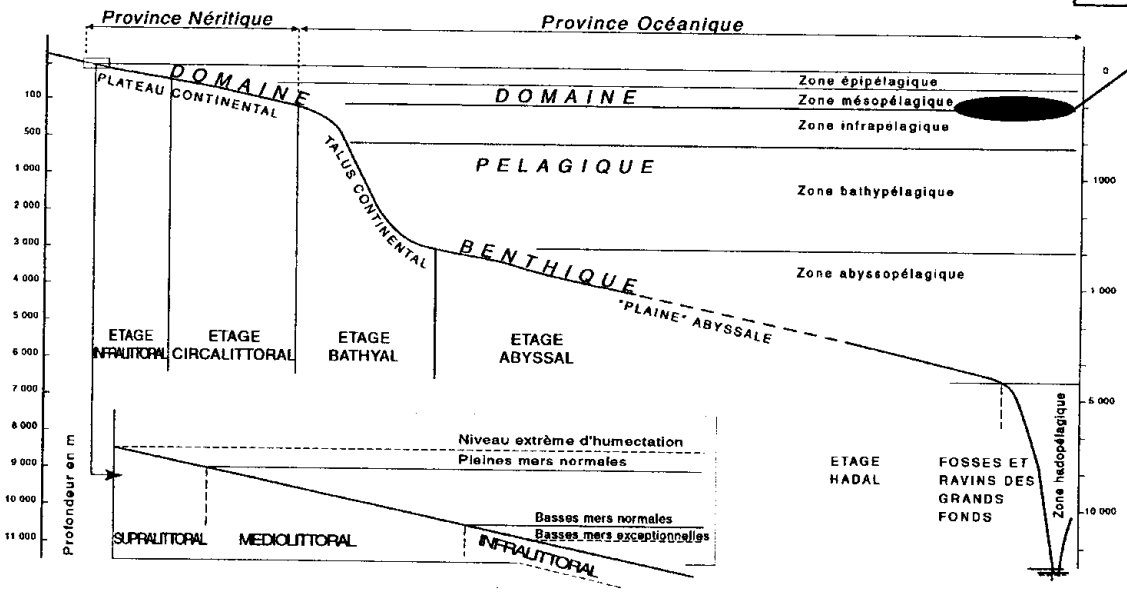
ANNEXES

Annexe 1 :	Localisation de la zone d'échantillonnage.	88
Annexe 2 :	Les poissons lanternes : éléments d'illustrations	89
Annexe 3 :	Les principales proies potentielles de *P.bolini*	90
Annexe 4 :	Données morphométriques et quantité de lipides extraits.	91
Annexe 5 :	Résultat du IATRSOSCAN en % des lipides totaux.	92
Annexe 6 :	Résultat du IATRSOSCAN en % des lipides totaux (2).	93
Annexe 7 :	Exemple de chromatogramme	94
	Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux) :	
Annexe 8 :	Animaux entiers	95
Annexe 9 :	Animaux sans estomacs	96
Annexe 10 :	Estomacs	97
Annexe 11 :	Viscères	98
Annexe 12 :	Filets	99
Annexe 13 :	Têtes et arêtes	100
Annexe 14 :	Contributions des acides gras dans les AFC des figures 17 et 18.	101
Annexe 15 :	Profils d'acides gras des triglycérides des proies potentielles de *P.bolini*	102
Annexe 16 :	Profils d'acides gras des cires des proies potentielles de *P.bolini*	103
Annexe 17 :	Profils d'alcools gras des cires des proies potentielles de *P.bolini*	104

Annexe 1
Localisation de la zone d'échantillonnage



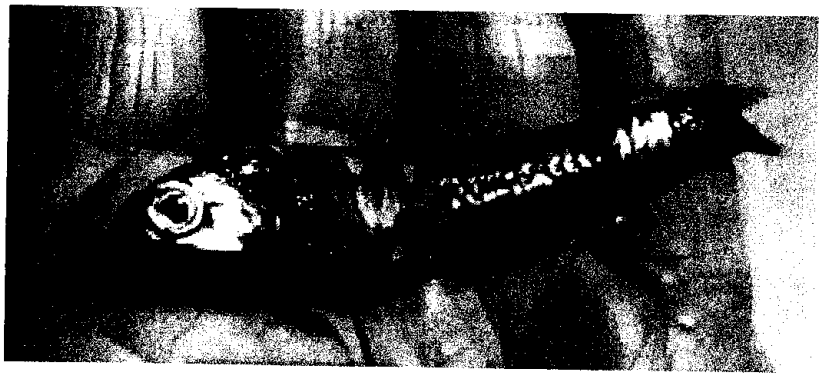
Site d'échantillonnage



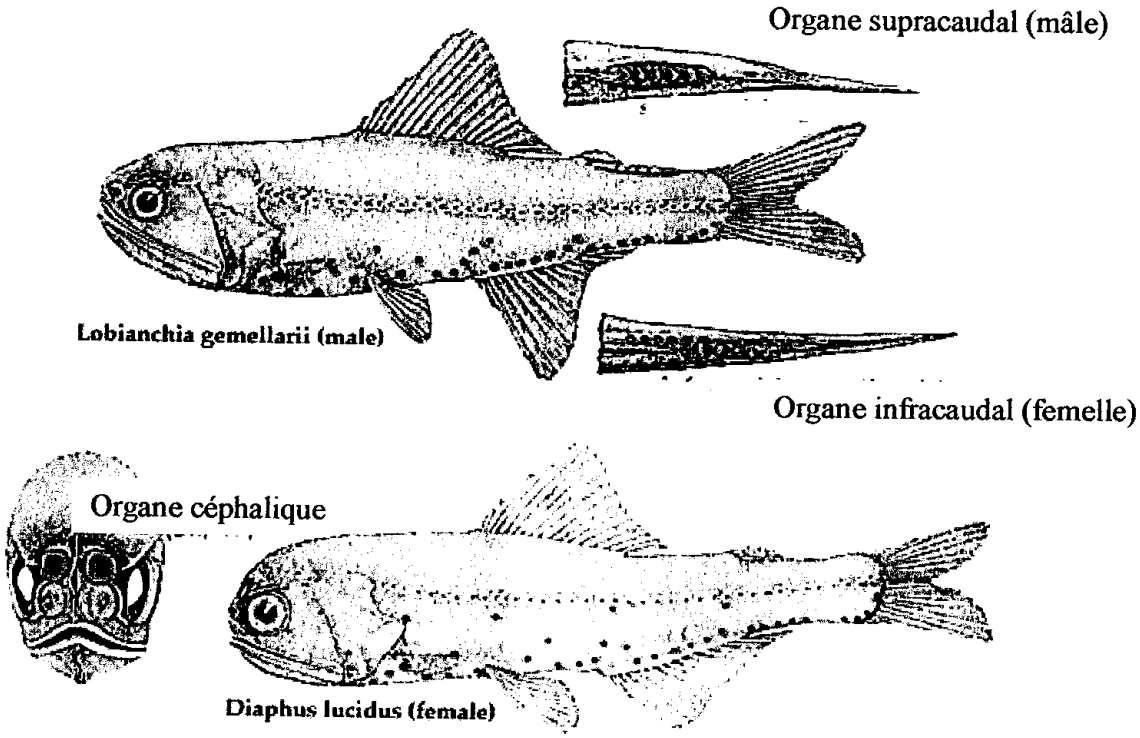
Grandes subdivisions, horizontales et verticales des milieux océaniques

Annexe 2
Les poissons lanternes : illustrations

(A) Exemple de myctophidé pélagique: Stenobrachius leucopsarus

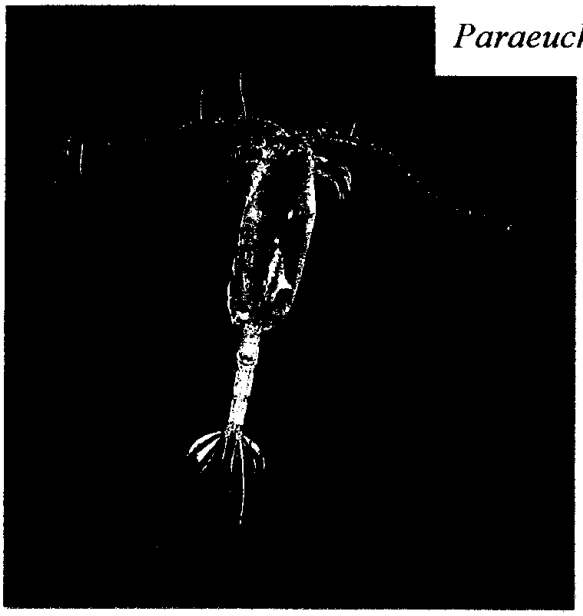


(B) Morpholgie détaillée d'un myctophidé. En jaune, les zones de photophores. Cas de myctophidés benthiques. D'après Stiassny, 1997.

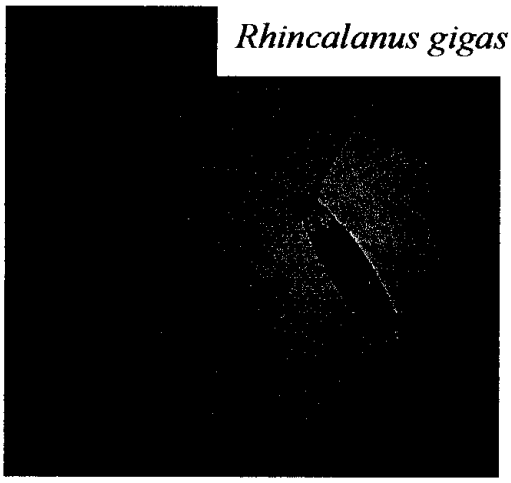


Annexe 3

Les principales proies potentielles de *P.bolini*

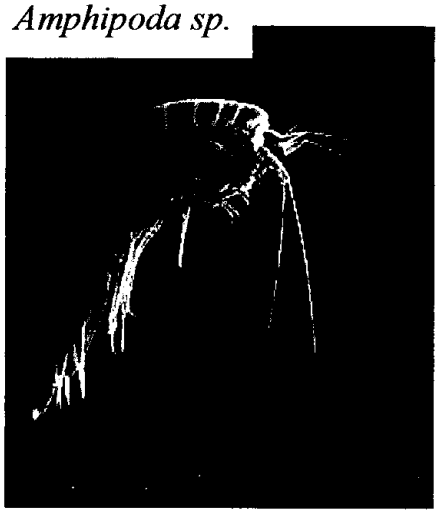


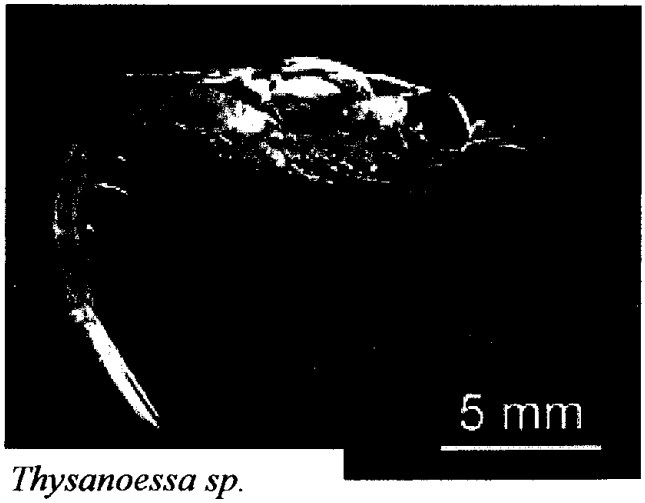
Paraeuchaeta Antarctica



Rhincalanus gigas

Amphipoda sp.





Thysanoessa sp.

Annexe 4 : Données morphométriques et quantité de lipides extraits

Donnée AVE

P.bolini	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Taille (en mm)	60,60	60,00	52,50	52,70	60,20	61,70	55,20	52,00	53,00	
Poids frais (en g)	2,37	2,00	1,83	1,91	2,38	2,48	2,15	2,15	1,75	
poids frais d'estomac (en mg)	90,10	80,10	92,85	60,28	90,85		80,06	229,55	203,10	poids frais des visceres (mg)
								876,63	837,44	poids frais des filets (mg)
								600,51	377,88	poids frais tete et aretes (mg)
								1,71	1,42	total à extraire
								20,6190698	18,9474286	% perte de masse à la dissection

Poids lipides (en mg)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
dans l'estomac	3,86	3,07	5,73	3,05	4,33		3,74	34,78	17,86	Visceres
% PF	4,28	3,83	6,17	5,06	4,77		4,67	15,15	8,79	%PF
% PS										
dans le reste	145,92	110,85	116,11	203,70	202,89	256,36	156,02	67,97	43,05	Muscles
% PF	6,40	5,77	6,68	11,01	8,86	10,34	7,54	7,75	5,14	%PF
% PS	21,33	19,25	22,28	36,71	29,54	34,46	25,12			
								54,06	33,78	Tete et Aretes
								9,00	8,94	%PF
Total	149,78	113,92	121,84	206,75	207,22	256,36	159,76	156,81	94,69	Total
% PF	6,32	5,70	6,66	10,82	8,71	10,34	7,43	9,19	6,68	
% PS	21,07	18,99	22,19	36,08	29,02	34,46	24,77	30,63	22,25	

Données Maelle Conan (Conan et al., 2005)

	Masse (g)	Lg (mm)	M lip. (mg)	% lip. (%)
Pb1	2,08178		252,31	12,12
Pb3	1,12360	43	125,73	11,19
Pb4	2,19380	50	217,73	9,92
Pb5	1,96348	46	157,65	8,03
Pb6	2,54316	56	188,66	7,42
Pb7	1,66130	48	165,94	9,99
Pb8	2,86670	56	261,10	9,11
Pb9	2,14930	57	314,72	14,64
Pb10	2,52506	57	208,59	8,26
Pb11	2,31844	53	273,86	11,81

Annexe 5: Résultat du IATRSOSCAN en % des lipides totaux.

	HC	CI	FFA	TG	Chol	DG	LP
1	0,00	1,20	0,00	81,03	2,50	0,00	15,28
1	0,00	2,08	0,52	79,77	2,67	0,00	14,96
1	0,00	1,33	1,63	79,50	2,65	0,00	14,90
Moyenne 1	0,00	1,53	0,71	80,10	2,61	0,00	15,05
ET 1	0,00	0,47	0,83	0,82	0,10	0,00	0,20
2	0,00	2,03	0,00	78,57	3,47	0,00	15,94
2	0,00	1,97	0,00	77,43	3,29	0,00	17,31
2	0,00	2,21	1,13	76,14	2,80	0,00	17,71
Moyenne 2	0,00	2,07	0,38	77,38	3,18	0,00	16,99
ecart type 2	0,00	0,13	0,65	1,21	0,35	0,00	0,93
3	0,00	1,84	0,00	77,41	1,13	0,00	19,61
3	0,00	1,75	0,00	76,52	2,92	0,00	18,81
3	0,00	1,94	0,00	77,05	1,91	0,00	19,09
moyenne 3	0,00	1,85	0,00	76,99	1,99	0,00	19,17
ecart type 3	0,00	0,09	0,00	0,45	0,90	0,00	0,41
% moy	0,00	1,82	0,36	78,16	2,59	0,00	17,07
ecart type	0,00	0,34	0,61	1,65	0,71	0,00	1,86
4 reste du corps	0,00	0,00	0,00	87,91	2,40	0,00	9,70
4 reste du corps	0,00	0,00	0,00	85,97	2,50	0,00	11,53
4 reste du corps	0,00	0,00	0,00	87,98	2,63	0,00	9,38
Moyenne 4 reste	0,00	0,00	0,00	87,29	2,51	0,00	10,20
ecart type 4 reste	0,00	0,00	0,00	1,14	0,12	0,00	1,16
5 reste du corps	0,00	0,00	0,00	87,14	2,27	0,00	10,59
5 reste du corps	0,00	0,00	1,88	84,66	2,31	0,00	11,15
5 reste du corps	0,00	0,00	0,94	85,10	2,11	0,00	11,86
Moyenne 5 reste	0,00	0,00	0,94	85,63	2,23	0,00	11,20
ecart ytpe 5 reste	0,00	0,00	0,94	1,32	0,11	0,00	0,64
6 reste du corps	0,00	0,00	0,00	87,17	3,25	0,00	9,58
6 reste du corps	0,00	1,57	0,00	85,56	3,15	0,00	9,72
6 reste du corps	0,00	1,28	0,00	84,80	3,67	0,00	10,24
Moyenne 6 reste	0,00	0,95	0,00	85,85	3,35	0,00	9,85
ecart type 6 reste	0,00	0,84	0,00	1,21	0,28	0,00	0,35
7 reste du corps	0,00	0,00	0,00	77,69	2,76	0,00	19,54
7 reste du corps	0,00	0,00	0,00	76,95	2,26	0,00	20,79
7 reste du corps	0,00	0,00	0,00	78,19	3,11	0,00	18,70
Moyenne 7 reste	0,00	0,00	0,00	77,61	2,71	0,00	19,68
ecart type 7 reste	0,00	0,00	0,00	0,63	0,42	0,00	1,05
% moy	0,00	0,24	0,23	84,09	2,70	0,00	12,73
ecart type	0,00	0,56	0,58	4,08	0,49	0,00	4,28
8 visceres	0,00	6,00	0,00	73,64	3,14	0,00	17,22
8 visceres	0,00	6,72	0,80	71,71	3,75	0,00	17,02
8 visceres	0,00	6,50	0,81	71,30	3,62	0,00	17,76
moyenne 8 visceres	0,00	6,41	0,54	72,22	3,50	0,00	17,34
ecart type 8 visceres	0,00	0,36	0,47	1,25	0,32	0,00	0,38
9 visceres	0,00	10,00	0,00	68,39	2,78	0,00	18,84
9 visceres	0,00	2,83	0,00	73,52	4,27	0,00	19,38
9 visceres	0,00	2,58	0,00	72,04	3,52	0,00	21,87
moyenne 9 visceres	0,00	5,14	0,00	71,32	3,52	0,00	20,03
ecart type 9 visceres	0,00	4,21	0,00	2,64	0,75	0,00	1,62
% moy	0,00	5,77	0,27	71,77	3,51	0,00	18,68
ecart type	0,00	2,76	0,42	1,91	0,51	0,00	1,81

Annexe 6 : Résultat du IATRSOSCAN en % des lipides totaux (2)

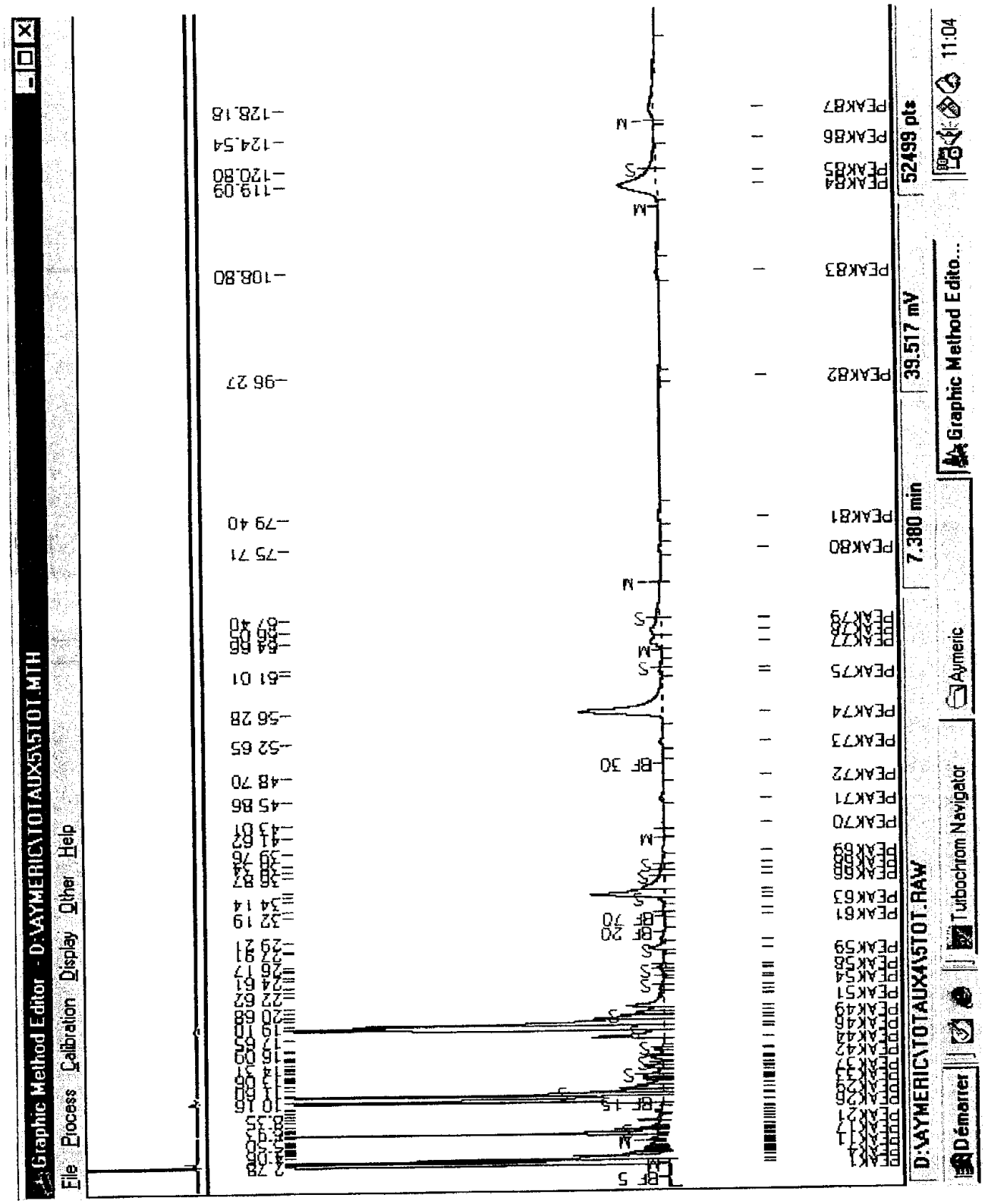
	HC	SE	FFA	TG	Chol	DG	LP
4 estomac	0,00	10,03	1,85	19,11	5,28	0,00	63,73
4 estomac	0,00	11,31	3,02	20,45	5,52	0,00	59,71
4 estomac	0,00	10,23	2,44	17,92	4,95	0,00	64,46
Moyenne 4 estomac	0,00	10,53	2,43	19,16	5,25	0,00	62,63
ecart type 4 estomac	0,00	0,68	0,59	1,27	0,29	0,00	2,56
5 estomac	0,00	21,62	1,74	23,07	4,89	0,00	48,69
5 estomac	0,00	24,59	1,96	22,41	4,78	0,00	46,26
5 estomac	0,00	24,35	1,46	23,45	4,88	0,00	45,87
Moyenne 5 estomac	0,00	23,52	1,72	22,98	4,85	0,00	46,94
ecart type 5 estomac	0,00	1,65	0,25	0,52	0,06	0,00	1,53
7 estomac	2,34	21,50	1,33	13,77	5,70	0,00	55,35
7 estomac	2,16	18,63	1,36	13,52	5,67	0,00	58,66
7 estomac	1,99	21,31	1,71	12,30	5,44	0,00	57,26
moyenne 7 estomac	2,16	20,48	1,47	13,20	5,60	0,00	57,09
ecart type 7 estomac	0,18	1,61	0,21	0,79	0,14	0,00	1,66
8 muscles	0,00	0,00	0,00	80,86	4,44	0,00	14,70
8 muscles	0,00	0,00	0,00	79,80	5,19	0,00	15,00
8 muscles	0,00	0,00	0,00	79,36	5,23	0,00	15,41
moyenne 8 muscles	0,00	0,00	0,00	80,01	4,96	0,00	15,04
ecart type 8 muscles	0,00	0,00	0,00	0,77	0,45	0,00	0,36
9 muscles	0,00	0,00	0,00	77,45	5,61	0,00	16,94
9 muscles	0,00	0,00	0,00	78,20	4,46	0,00	17,34
9 muscles	0,00	0,00	0,00	73,23	4,42	0,00	22,35
moyenne 9 muscles	0,00	0,00	0,00	76,29	4,83	0,00	18,88
ecart type 9 muscles	0,00	0,00	0,00	2,68	0,68	0,00	3,01

	HC	SE	FFA	TG	Chol	DG	LP
8 tête et aretes	0,00	0,00	1,23	73,83	6,26	0,00	18,68
8 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	71,72	9,09	0,00	19,19
8 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	72,91	8,61	0,00	18,48
moyenne 8 tête et aretes	0,00	0,00	0,41	72,82	7,99	0,00	18,78
ecart type 8 tête et artetes	0,00	0,00	0,71	1,06	1,52	0,00	0,37
9 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	71,76	7,90	0,00	20,33
9 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	72,19	7,96	0,00	19,85
9 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	72,18	7,72	0,00	20,10
moyenne 9 tête et aretes	0,00	0,00	0,00	72,05	7,86	0,00	20,09
ecart type 9 têtes et aretes	0,00	0,00	0,00	0,24	0,12	0,00	0,24

Annexe 7

Exemple de chromatogramme

(Lipides totaux estomac 5)



Annexe 8 :Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Animaux entier

composition	1 totaux	2 totaux	3 totaux	moy entier Totaux	1 LP	2 LP	3 LP	moy entier LP	1 TG	2 TG	3 TG	moy entier TG
C14:0	5,35	3,86	3,90	4,37	0,43	0,37	1,12	0,64	5,90	5,24	5,78	5,64
ISO17:0	1,01	0,62	0,75	0,79	0,42	0,46	0,70	0,53	0,88	0,75	0,89	0,84
C16:0	19,16	19,94	21,10	20,07	17,67	17,01	23,60	19,43	19,54	18,55	20,08	19,39
C16:1W7	8,38	8,16	8,00	8,18	2,43	2,38	3,93	2,91	9,05	8,60	8,81	8,82
C16:1W5	1,55	0,71	0,87	1,05	0,59	0,66	0,86	0,70	1,08	0,89	1,19	1,05
C18:0	2,45	3,18	2,75	2,79	4,05	3,80	4,02	3,96	2,29	2,50	2,14	2,31
C18:1W9	14,54	19,74	16,14	16,81	10,86	9,84	11,38	10,69	17,66	18,82	13,65	16,71
C18:1W7	8,33	5,85	5,84	6,68	5,43	5,23	6,12	5,59	7,04	6,32	7,14	6,83
C18:1W5	1,55	1,02	1,18	1,25	0,86	0,95	1,22	1,01	1,40	1,20	1,49	1,36
C18:2W9	0,94	0,33	0,31	0,52	0,32	0,42	0,49	0,41	0,62	0,40	0,57	0,53
C18:2W6	1,43	1,00	0,75	1,06	0,56	0,62	0,95	0,71	1,30	1,19	1,02	1,17
C18:4W3	0,58	0,63	0,75	0,65	0,14	0,13	0,20	0,16	0,65	0,64	0,63	0,64
C20:1W9	4,18	6,45	3,34	4,66	0,60	0,57	0,70	0,63	5,13	7,28	3,32	5,24
C20:1W7	1,19	0,87	0,66	0,91	0,24	0,24	0,27	0,25	0,79	0,94	0,74	0,82
C20:4W6	0,33	0,38	0,40	0,37	0,82	0,86	0,68	0,79	0,26	0,27	0,21	0,25
C20:5W3	8,56	8,20	10,98	9,25	10,88	10,09	12,34	11,10	7,64	7,59	7,83	7,69
C22:1W13+11	1,26	1,84	1,39	1,50	0,19	0,12	0,19	0,17	1,70	2,04	1,17	1,63
C22:1W9	1,43	1,38	1,12	1,31	0,17	0,12	0,18	0,16	1,82	1,92	1,65	1,80
C22:1W7	0,48	0,32	0,34	0,38	0,34	0,27	0,20	0,27	0,65	0,53	0,66	0,61
C22:5W3	0,40	0,39	0,57	0,45	1,06	0,97	0,87	0,97	0,32	0,25	0,30	0,29
C22:6W3	9,71	7,73	11,53	9,66	35,40	38,26	23,87	32,51	5,69	5,59	13,21	8,16
C24:1W9	0,89	1,58	1,39	1,29	2,36	2,38	1,41	2,05	1,79	2,22	1,28	1,76

Annexe 9 :Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Animaux sans estomac

composition	4 totaux	5 totaux	6 totaux	7 totaux	moy sans estomac Totaux	5 LP	6 LP	7 LP	moy sans estomac LP	4 TG	5 TG	6 TG	7 TG	moy sans estomac TG
C14:0	4,82	4,02	3,85	4,59	4,32	0,08	0,07	0,14	0,09	4,56	4,14	4,12	4,36	4,30
ISO17:0	1,18	1,22	1,24	1,16	1,20	0,26	0,33	0,66	0,42	0,98	0,95	0,83	0,87	0,91
C16:0	21,25	19,34	19,25	20,72	20,14	6,90	9,86	13,44	10,07	19,20	18,25	18,23	18,56	18,56
C16:1W7	8,84	9,04	9,28	10,34	9,38	0,85	1,46	2,72	1,68	8,39	8,98	9,22	9,95	9,13
C16:1W5	1,61	1,62	1,75	1,70	1,67	0,23	0,36	0,56	0,39	1,32	1,18	1,17	1,33	1,25
C18:0	2,43	2,49	2,45	2,51	2,47	4,19	4,23	4,81	4,41	2,23	2,05	2,12	2,04	2,11
C18:1W9	15,13	16,08	15,60	18,59	16,35	10,99	12,26	15,14	12,79	16,00	16,97	16,54	18,66	17,04
C18:1W7	8,59	9,32	9,73	10,15	9,45	5,87	6,14	9,92	7,31	7,81	7,66	8,25	9,39	8,28
C18:1W5	1,67	2,14	2,20	2,26	2,07	1,19	1,49	1,76	1,48	1,62	1,68	1,81	1,80	1,73
C18:2W9	0,87	0,98	0,92	0,87	0,91	0,48	0,62	0,84	0,65	0,75	0,67	0,70	0,74	0,72
C18:2W6	1,26	1,66	1,50	1,54	1,49	0,77	1,76	0,97	1,17	1,12	1,41	1,24	1,31	1,27
C18:4W3	0,73	0,58	0,57	0,36	0,56	0,20	0,20	0,19	0,20	0,71	0,66	0,62	0,29	0,57
C18:2W7	0,50	0,53	0,60	0,58	0,55	0,22	0,27	0,30	0,26	0,29	0,26	0,29	0,35	0,30
C20:1W9	2,70	3,72	3,88	0,45	2,69	1,18	1,15	2,75	1,69	3,25	4,14	4,49	4,74	4,15
C20:1W7	0,91	1,59	1,58	1,51	1,40	0,33	0,39	0,86	0,53	0,81	0,75	0,85	1,07	0,87
C20:5W3	8,81	7,08	8,45	5,69	7,51	12,29	7,34	4,00	7,88	10,02	7,95	8,23	4,26	7,61
C22:1W13+11	0,64	0,79	1,18	1,04	0,91	0,25	0,25	0,71	0,40	0,87	1,15	1,48	1,34	1,21
C22:1W9	1,21	1,31	1,54	1,50	1,39	0,26	0,28	0,72	0,42	1,62	1,35	1,66	1,60	1,56
C22:1W7	0,48	0,64	0,33	0,57	0,50	0,27	0,28	0,58	0,37	0,62	0,43	0,52	0,64	0,56
C22:5W3	0,30	0,23	0,26	0,14	0,23	1,25	0,59	0,28	0,71	0,45	0,26	0,35	0,20	0,31
C22:6W3	7,91	7,08	6,94	5,46	6,85	44,78	43,38	30,65	39,60	8,80	9,53	9,25	8,32	8,98
C24:1W9	1,31	1,37	0,72	1,39	1,20	2,56	2,92	2,59	2,69	1,85	2,29	1,45	1,48	1,77

Annexe 10 : Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Estomac

composition	4 totaux	5 totaux	7 totaux	moy sans estomac Totaux	4 LP	5 LP	7 LP	moy sans estomac LP	4 TG	5 TG	7 TG	moy sans estomac TG
ISO17:0	0,69	0,69	0,50	0,63	0,62	0,26	0,52	0,47	0,43	0,88	0,82	0,71
C16:0	14,38	11,38	10,95	12,24	12,50	9,57	17,95	13,34	7,91	19,67	19,39	15,66
C16:1W7	4,72	6,43	5,47	5,54	1,46	1,47	2,65	1,86	2,27	8,86	9,39	6,84
C18:0	3,89	3,09	3,64	3,54	4,91	3,79	4,66	4,45	3,94	2,76	3,16	3,29
C18:1W9	18,76	15,25	15,59	16,53	10,88	7,31	8,91	9,03	19,71	19,67	18,35	19,25
C18:1W7	9,47	8,31	5,57	7,79	4,57	4,79	4,98	4,78	9,50	8,36	8,74	8,87
C18:1W5	2,56	2,07	1,70	2,11	1,83	1,47	1,91	1,73	2,24	2,03	1,83	2,03
C18:2W9	0,94	0,75	0,42	0,70	0,35	0,57	0,45	0,45	0,91	0,63	0,62	0,72
C18:2W6	1,84	1,87	1,37	1,69	0,88	1,15	1,13	1,06	1,39	1,55	1,30	1,41
C18:3W6	0,42	0,27	0,27	0,32	0,26	0,21	0,15	0,21	0,40	0,66	0,85	0,63
C18:4W3	0,53	0,83	0,94	0,77	0,23	0,11	0,21	0,19	0,91	0,71	0,44	0,69
C20:1W9	2,46	2,56	1,60	2,21	0,64	0,50	0,44	0,53	4,42	4,89	4,25	4,52
C20:1W7	0,90	1,09	0,52	0,84	0,27	0,23	0,29	0,26	1,20	1,02	1,07	1,09
C20:4W6	0,91	0,97	1,46	1,11	1,02	1,35	1,56	1,31	0,26	0,25	0,30	0,27
C20:5W3	13,82	19,30	25,64	19,59	20,02	16,72	19,91	18,88	13,35	7,03	6,25	8,88
C22:1W13+11	0,98	1,21	1,04	1,08	0,13	0,00	0,04	0,06	2,86	1,94	2,21	2,33
C22:1W9	1,53	1,40	0,89	1,27	0,17	0,05	0,09	0,10	4,75	2,48	2,64	3,29
C22:1W7	0,07	0,43	0,17	0,22	0,20	0,00	0,03	0,08	1,89	0,24	0,92	1,02
C22:5W3	0,54	0,77	0,99	0,77	1,00	0,56	0,81	0,79	0,61	0,38	0,29	0,43
C22:6W3	12,94	13,17	13,07	13,06	30,40	41,61	25,55	32,52	10,42	5,00	3,92	6,44
C24:1W9	0,95	1,11	1,55	1,20	1,63	0,63	0,73	1,00	2,75	2,18	1,79	2,24

Annexe 11 :Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Visceres

composition	8v totaux	9v totaux	10v totaux	moy visceres Totaux	8v LP	9v LP	10v LP	moy visceres LP	8v TG	9v TG	10v TG	moy visceres TG
C14:0	3,90	3,90	2,02	3,90	0,94	1,54	1,60	1,24	5,05	4,63	6,63	4,84
ISO17:0	1,14	0,91	1,14	1,02	0,86	0,83	0,57	0,84	0,34	1,10	0,98	0,72
C16:0	17,27	15,76	16,10	16,51	21,52	19,01	22,29	20,27	16,47	11,84	16,09	14,16
C16:1W7	7,90	5,41	9,19	6,66	3,97	4,84	3,22	4,41	10,50	2,42	6,58	6,46
C16:1W5	1,59	1,30	1,92	1,44	1,13	1,13	0,63	1,13	1,08	14,15	1,60	7,62
C18:0	2,34	3,09	3,37	2,71	4,22	4,59	5,70	4,40	1,98	1,49	2,79	1,73
C18:1W9	13,54	10,39	18,38	11,97	8,63	12,97	12,09	10,80	13,72	19,97	11,07	16,84
C18:1W7	9,40	8,11	11,11	8,75	6,59	7,76	6,30	7,18	10,07	11,21	9,10	10,64
C18:1W5	2,14	1,67	2,37	1,91	1,60	1,61	1,22	1,60	2,80	2,20	1,98	2,50
C18:2W9	0,94	0,67	1,03	0,80	0,58	0,77	0,49	0,67	0,83	0,95	0,86	0,89
C18:2W6	1,48	1,08	1,41	1,28	1,29	0,99	0,86	1,14	1,53	1,43	1,20	1,48
C18:4W3	0,72	0,44	0,48	0,58	0,43	0,27	0,22	0,35	0,73	0,48	0,45	0,61
C18:2W7	0,41	0,38	0,59	0,40	0,29	0,33	0,20	0,31	0,49	0,63	0,40	0,56
C20:1W9	4,64	5,19	2,20	4,91	0,94	0,70	1,35	0,82	5,46	2,17	7,09	3,81
C20:1W7	2,04	1,78	0,93	1,91	0,34	0,21	0,42	0,28	0,98	2,68	1,64	1,83
C20:1W5	0,25	0,29	0,14	0,27	0,13	0,11	0,16	0,12	0,71	0,44	0,96	0,57
C20:2W9	0,26	0,24	0,12	0,25	0,06	0,09	0,11	0,08	0,72	0,47	0,92	0,60
C20:4W6	0,30	0,55	0,22	0,43	0,77	1,08	1,26	0,92	0,23	0,12	0,19	0,18
C20:5W3	11,64	13,47	6,51	12,55	19,59	18,97	21,45	19,28	9,40	5,58	8,74	7,49
C22:1W13+11	1,03	0,94	0,36	0,98	0,34	0,22	0,21	0,28	1,04	0,43	1,49	0,73
C22:1W9	1,32	1,27	0,61	1,29	0,58	0,17	0,20	0,38	1,61	0,81	1,70	1,21
C22:1W7	0,53	0,41	0,20	0,47	0,24	0,10	0,08	0,17	0,99	0,36	0,60	0,67
C22:5W3	0,39	0,92	0,30	0,65	0,78	1,04	1,12	0,91	0,34	0,22	0,79	0,28
C22:6W3	7,74	14,80	13,63	11,27	17,68	14,54	12,12	16,11	5,63	5,66	7,40	5,65
C24:1W9	0,53	0,53	0,40	0,53	1,51	1,19	1,09	1,35	0,98	1,08	1,46	1,03

Annexe 12: Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Filets

composition	8m totaux	9m totaux	10m totaux	moy filets Totaux	8m LP	9m LP	10m LP	moy filets LP	8m TG	9m TG	10m TG	moy filets TG
C14:0	4,22	2,41	4,82	3,31	0,35	0,33	0,55	0,34	6,08	6,27	7,51	6,17
ISO17:0	1,06	0,98	0,80	1,02	0,43	0,34	0,33	0,39	1,16	1,03	0,70	1,10
C16:1W7	7,50	7,65	5,45	7,57	2,16	1,92	1,47	2,04	7,81	8,92	6,15	8,36
C16:1W5	1,29	1,32	0,97	1,30	0,55	0,57	0,41	0,56	1,93	1,44	0,89	1,69
C18:0	2,61	2,60	3,23	2,61	3,61	2,63	2,79	3,12	2,23	2,27	3,18	2,25
C18:1W9	12,71	14,06	10,16	13,38	7,07	4,34	4,37	5,70	11,77	13,66	11,90	12,72
C18:1W7	8,46	8,40	7,71	8,43	5,02	4,07	3,20	4,54	8,79	8,16	7,43	8,47
C18:1W5	1,44	1,61	1,31	1,52	0,82	0,86	0,40	0,84	1,89	1,61	1,21	1,75
C18:2W9	0,87	0,69	0,66	0,78	0,32	0,27	0,21	0,30	0,92	0,73	0,50	0,82
C18:2W6	1,24	1,19	0,98	1,22	0,67	0,49	0,35	0,58	1,32	1,18	0,86	1,25
C18:4W3	0,56	0,56	0,38	0,56	0,17	0,10	0,08	0,13	0,60	0,56	0,03	0,58
C18:2W7	0,35	0,75	0,30	0,55	0,14	0,17	0,05	0,16	0,49	0,38	0,25	0,44
C20:1W9	5,69	4,44	7,09	5,06	1,12	0,35	0,79	0,73	5,14	4,47	8,94	4,81
C20:1W7	1,72	1,27	2,31	1,49	0,23	0,16	0,15	0,20	1,39	0,90	1,28	1,14
C20:1W5	0,30	0,20	0,36	0,25	0,13	0,10	0,05	0,11	1,00	0,64	0,60	0,82
C20:2W9	0,20	0,15	0,19	0,18	0,05	0,05	0,17	0,05	0,79	0,53	0,55	0,66
C20:5W3	9,41	10,95	12,91	10,18	12,29	9,00	11,35	10,64	8,97	8,74	12,15	8,85
C22:1W13+11	1,05	0,98	1,59	1,02	0,21	0,03	0,08	0,12	1,06	1,03	2,07	1,04
C22:1W9	1,32	1,07	1,60	1,20	0,17	0,06	0,16	0,11	1,47	1,30	1,57	1,38
C22:1W7	0,47	0,28	0,61	0,37	0,07	0,03	0,07	0,05	0,66	0,47	0,48	0,57
C22:5W3	0,27	0,37	1,23	0,32	0,68	0,48	1,95	0,58	0,25	0,28	1,41	0,27
C22:6W3	9,31	8,98	9,09	9,14	37,78	53,14	48,12	45,46	5,94	6,64	4,62	6,29
C24:1W9	1,17	1,18	1,06	1,18	1,45	1,82	1,59	1,64	1,55	0,76	0,49	1,15

Annexe 13: Proportions d'acides gras (> 0,5%) obtenues par chromatogramme (en % d'acides totaux)

Tête et arêtes

composition	8sn totaux	9sn totaux	10sn totaux	moy tete et aretes Totaux	8sn LP	9sn LP	10sn LP	moy tete et aretes LP	8sn TG	9sn TG	10sn TG
C14:0	3,37	4,14	2,04	3,75	0,95	0,55	0,49	0,75	5,90	6,79	6,23
ISO17:0	1,13	0,94	0,76	1,04	0,63	0,53	0,64	0,58	0,99	0,95	0,96
C16:0	18,98	19,30	15,62	19,14	18,48	17,31	15,14	17,90	19,81	20,97	17,13
C16:1W7	7,16	7,90	5,37	7,53	3,30	3,39	2,63	3,34	8,27	9,52	6,73
C16:1W5	1,29	1,40	0,82	1,34	0,75	0,87	0,83	0,81	1,38	1,14	1,19
C18:0	2,78	2,40	3,07	2,59	3,85	4,56	4,22	4,21	2,52	2,10	2,48
C18:1W9	14,06	14,72	14,72	14,39	14,63	17,81	17,61	16,22	14,07	15,51	10,78
C18:1W7	8,31	8,06	7,76	8,18	6,34	7,51	8,57	6,93	7,97	6,96	8,94
C18:1W5	1,95	1,66	1,41	1,80	1,15	1,70	1,52	1,42	1,49	1,35	1,70
C18:2W9	0,74	0,73	0,59	0,73	0,64	0,72	0,88	0,68	0,70	0,55	0,78
C18:2W6	1,33	1,23	1,12	1,28	0,79	0,82	0,76	0,81	1,28	1,12	1,28
C18:4W3	0,57	0,69	0,54	0,63	0,13	0,11	0,07	0,12	0,68	0,72	0,53
C20:1W9	4,73	3,38	7,19	4,05	1,05	0,39	0,84	0,72	5,41	4,34	7,44
C20:1W7	1,54	1,47	1,77	1,50	0,41	0,33	0,30	0,37	1,00	0,82	1,19
C20:4W6	0,44	0,43	0,44	0,43	0,69	0,86	0,73	0,78	0,24	0,24	0,21
C20:5W3	9,57	11,70	10,85	10,64	9,76	10,89	9,29	10,32	8,71	10,37	8,68
C22:1W13+11	1,23	1,02	2,67	1,13	0,26	0,12	0,09	0,19	1,59	1,56	2,07
C22:1W9	1,66	1,40	2,33	1,53	0,27	0,09	0,37	0,18	1,60	1,50	2,73
C22:1W7	0,57	0,52	0,69	0,54	0,49	0,11	0,40	0,30	0,51	0,52	1,21
C22:5W3	0,49	0,51	1,01	0,50	1,32	1,86	1,86	1,59	0,31	0,34	0,76
C22:6W3	10,04	8,68	9,32	9,36	25,09	20,38	22,43	22,74	6,35	3,96	5,54
C24:1W9	1,16	1,02	2,01	1,09	3,58	3,27	3,30	3,42	1,62	1,49	1,60

Annexe 14 : Contributions des acides gras dans les AFC des figures 17 et 18.

Figure 17 **Contributions**

Acides	Axe 1	Axe 2	Axe 3
C14_0	2,3	0,4	4
C15_0	0,2	0,2	1
i17_0	0,6	0,1	0,4
C16_0	2,8	0,4	35,7
C16_1n7	4	0,1	5,4
C16_1n5	0,8	0	1,5
C16_2n6	0,2	0,1	4,1
C16_2n4	0,1	0,1	0,1
C16_3n6	0,3	0,3	3,2
C17_0	0	0,4	1,3
ISO18_0	0	0,1	0
C16_3n3	0,1	1,2	0
C16_4n3	0,1	0,1	0
C16_4n1	0,8	4,8	4,6
C18_0	0,8	0,5	2
C18_1n9	12,7	15,5	15,2
C18_1n7	2,9	0,7	0,1
C18_1n5	0,5	0,8	2,6
C18_2n9	0,5	0,1	0,1
C18_2n6	0,2	1,2	0,2
C18_3n6	0	0,2	0
C18_3n3	0	0,1	0
C18_4n3	0,2	0,8	0,5
C18_4n1	0	0,3	0,1
C18_2n7	0,2	0	0
C18_2n4	0,1	0	0
C20_1n11	0,5	0,3	2,4
C20_1n9	0,1	0	2,3
C20_1n7	0,1	0,1	0
C20_1n5	0	0,5	0,6
C20_2n9	0	0	0,3
C20_3n6	0,1	0	0
C20_4n6	0,1	1,9	3
C20_4n3	0,1	0,1	0
C20_5n3	2,2	43,2	4,9
C21_5n3	0	0,5	0
C22_0	0,4	1,2	0,1
C22_1n9	0,4	0,2	2,4
C22_1n7	0,4	0,9	0,2
C22_5n6	0	0,5	0
C22_5n3	1,1	2,6	1,6
C22_6n3	63,5	1,9	0,1
C24_1n9	0,7	17,6	0

Figure 18 **Contributions**

Acides	Axe 1	Axe 2
14_0	7,8	0,5
i15_0	0	0
a15_0	0	0
15_0	0,6	0,1
i16_0	0,1	0
16_0	31,9	9,4
16_1n7	17,3	1
16_1n5	0	0,2
16_2n4	0,2	0,1
16_3n6	0,3	0,5
16_4n3	0	0
16_4n1	0,3	0
17_0	0,1	0
18_0	5,1	0,3
18_1n9	27,3	1,8
18_1n7	0,3	1
18_1n5	0	0
18_2n6	0,1	0
18_3n6	0	0
18_3n3	0	0
18_4n3	0,7	0,2
18_4n1	0	1,1
20_0	0,1	0,6
20_1n9	1,8	47,6
20_1n7	0,2	1,3
20_1n5	0	0,1
20_2n6	0	0,8
20_3n6	0	0,2
20_4n6	0	0
20_4n3	0,1	1,5
20_5n3	2,3	0,8
21_5n3	0	0
22_0	0,1	0,1
22_1n13+11	1	13,1
22_1n9	0,1	6,3
22_1n7	0	0
22_5n3	0,1	2,4
22_6n3	1,3	8,7
24_1	0,6	0

Annexe 15 : Profils d'acides gras des triglycérides des proies potentielles de *P.bolini*

	14:0	16:0	18:0	16:1	18:1(n-9)	18:1(n-7)	18:1(n-5)	20:1	22:1	24:1	18:2(n-6)	20:2(n-6)	18:4(n-3)	20:4	20:5(n-3)	22:5(n-3)	22:6(n-3)	**C16PUFA**
Calanus propinquus 1	4,1	15,2	1,4	5,3	2,9	1,2	0,0	3,8	43,3	0,0	1,0	0,0	3,2	0,9	8,7	0,7	5,6	0,5
Calanus propinquus 2	3,0	10,0	1,0	5,0	2,0	1,0	0,0	4,0	24,0	0,0	1,0	0,0	2,0	0,0	18,0	1,0	12,0	0,0
Calanus propinquus 3	3,5	13,0	1,3	4,5	2,8	1,1	0,0	3,3	36,9	0,0	1,1	0,0	4,1	1,2	13,9	0,9	10,5	1,1
Calanus propinquus 4	3,6	12,2	1,3	3,6	3,1	1,0	0,0	3,5	40,8	0,0	1,2	0,0	4,0	1,1	12,4	0,9	9,6	0,7
Calanus propinquus 5	5,6	14,9	1,2	5,5	3,5	2,7	0,0	2,6	17,7	0,0	1,4	0,0	4,3	1,0	18,2	1,0	17,4	1,0
Euchirella rostromagna 1	2,8	21,4	2,4	7,3	26,3	10,5	0,0	5,6	4,0	0,0	1,4	0,0	3,0	0,2	8,8	1,2	2,6	0,2
Euchirella rostromagna 2	2,2	17,8	0,0	5,8	25,1	11,6	0,0	4,4	3,8	0,0	1,1	0,0	2,5	0,5	13,1	2,0	8,3	0,0
Euchirella rostromagna 3	1,7	19,1	2,4	3,7	23,7	9,8	0,0	4,7	4,2	0,0	1,1	0,0	2,5	0,0	12,1	1,8	10,3	0,0
Euphausia crystallorophias 1	16,0	22,0	2,0	14,0	19,0	6,0	0,0	1,0	0,0	0,0	2,0	0,0	4,0	0,0	4,0	0,0	1,0	6,0
Euphausia crystallorophias 2	18,0	22,0	2,0	13,0	18,0	6,0	0,0	1,0	0,0	0,0	2,0	0,0	4,0	0,0	4,0	0,0	1,0	7,0
Euphausia crystallorophias 3	6,3	14,5	3,7	7,9	11,4	8,5	0,0	2,0	0,0	0,0	2,7	0,0	5,5	0,0	20,1	0,0	8,6	0,0
Euphausia crystallorophias 4	4,0	10,1	3,1	9,0	12,5	6,0	0,0	3,5	0,4	0,0	3,5	0,0	15,4	0,3	16,9	0,0	6,4	0,0
Euphausia crystallorophias 5	4,0	24,9	4,7	2,1	39,9	12,8	0,0	1,4	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	1,4	4,1	0,0	2,3	0,0
Euphausia crystallorophias 6	9,4	18,5	2,1	15,2	20,3	6,5	0,0	1,4	0,1	0,0	1,2	0,0	7,2	0,1	8,6	0,0	4,5	0,0
Paraeuachata antarctica 1	12,6	16,2	1,7	12,6	18,8	8,9	0,0	9,8	3,2	0,0	0,8	0,0	1,3	0,4	3,7	0,2	3,3	1,0
Paraeuachata antarctica 2	12,9	21,2	3,2	11,3	15,7	1,8	2,2	1,9	0,4	1,6	0,7	0,2	6,1	0,4	7,0	0,4	3,3	1,4
Euphausia superba	24,0	22,9	1,4	13,4	15,1	8,0	0,2	0,9	0,0	0,0	2,4	0,0	1,2	0,4	1,9	0,1	1,5	1,5
Euphausia vallentini	11,5	28,9	1,2	18,1	14,9	5,7	0,3	1,9	0,3	0,0	0,9	0,0	2,1	0,2	2,6	0,2	1,5	3,2
Thysanoessa macrura	25,3	25,16	1,54	11,6	11,89	4,90	0,00	0,5	0,0	0,0	3,31	0,00	0,94	0,0	3,65	0,00	5,65	1,2
Orchomene plebs	1,2	14,1	16,4	0,70	13,60	0,00	0,00	19,10	0,00	0,00	1,00	17,30	0,00	4,90	4,20	0,90	0,00	0,00
Orchomene plebs	0,6	11,8	13,6	0,50	14,50	0,00	0,00	33,20	0,00	0,00	1,50	5,40	0,00	6,90	4,80	0,10	0,00	0,00
Themisto gaudichaudii 1	4,8	13,56	0,86	8,64	12,60	5,29	0,00	5,61	1,72	0,27	1,15	0,26	3,49	0,00	19,66	nd	11,62	1,56
Themisto gaudichaudii 2	4,0	17,60	1,80	4,90	12,50	5,40	0,70	2,70	0,00	0,00	2,30	0,60	4,20	0,00	19,20	0,60	14,90	0,00
Themisto gaudichaudii 3	4,6	15,00	1,00	4,80	8,70	4,00	0,70	3,10	0,30	0,00	2,50	0,90	3,80	0,90	24,00	0,80	20,40	0,00

Annexe 16 : Profils d'acides gras des cires des proies potentielles de *P.bolini*

	14:0	16:0	18:0	16:1	18:1(n-9)	18:1(n-7)	20:1	22:1	24:1	18:2(n-6)	18:3(n-3)	18:4(n-3)	20:4	20:5(n-3)	22:5(n-3)	22:6(n-3)	**C16PUFA**
Calanus acutus 1	3,60	1,80	0,40	7,50	4,40	1,10	24,40	10,70	0,00	1,60	0,90	13,00	1,90	17,20	1,10	6,40	4,60
Calanus acutus 2	5,00	2,00	0,01	10,00	6,00	1,00	18,00	9,00	0,00	3,00	1,00	9,00	2,00	20,00	1,00	8,00	1,01
Calanus acutus 3	4,00	4,00	1,00	9,00	7,00	1,00	20,00	8,00	0,00	2,00	1,00	8,00	2,00	22,00	0,00	7,00	2,00
Calanus acutus 4	2,00	4,00	6,00	7,00	4,00	1,00	15,00	6,00	0,00	1,00	1,00	10,00	2,00	30,00	2,00	7,00	1,00
Calanus acutus 5	0,01	11,00	6,00	5,00	10,00	2,00	17,00	12,00	0,00	3,00	0,01	3,00	0,00	12,00	1,00	5,00	1,00
Calanus acutus 6	3,00	4,00	0,01	6,00	3,00	1,00	20,00	10,00	0,00	1,00	0,01	7,00	0,00	23,00	2,00	10,00	9,00
Calanus acutus 7	3,00	4,00	0,01	7,00	3,00	1,00	20,00	8,00	0,00	1,00	0,01	5,00	0,00	26,00	1,00	8,00	9,00
Calanus acutus 8	2,80	3,10	0,00	5,30	4,00	1,30	22,40	12,60	0,00	1,20	0,70	10,20	2,00	19,20	1,30	11,10	2,90
Calanus acutus 9	4,90	3,80	0,30	8,50	5,90	1,40	28,70	14,70	0,00	1,90	0,70	3,20	1,50	14,90	0,60	8,20	0,60
Calanus acutus 10	5,70	3,40	0,00	6,30	5,50	1,20	36,50	21,40	0,00	1,50	0,60	1,40	0,70	7,30	0,00	8,20	0,40
Paraeuachata antarctica 1	1,20	1,10	0,20	24,40	48,20	0,00	2,10	0,10	0,00	1,60	0,60	2,40	0,20	7,90	0,10	7,20	1,70
Paraeuachata antarctica 2	2,20	7,70	0,80	12,00	16,70	1,20	1,30	0,00	0,00	1,20	0,60	3,80	0,30	20,30	0,60	25,30	0,60
Paraeuachata antarctica 3	1,30	3,10	0,60	20,20	22,30	1,20	0,80	0,00	0,00	1,10	0,70	5,10	0,40	19,00	0,70	19,90	0,80
Paraeuachata antarctica 4	1,10	1,50	0,50	17,20	49,30	1,30	2,70	0,20	0,00	1,60	0,50	1,60	2,40	7,40	0,40	9,70	1,50
Paraeuachata antarctica 5	2,10	0,60	0,50	18,10	50,10	1,30	3,00	0,00	0,00	1,50	0,40	1,50	2,10	7,40	0,40	8,90	1,50
Paraeuachata antarctica 6	1,60	1,70	0,20	24,80	39,00	1,70	2,50	0,90	0,00	1,80	0,50	2,60	2,30	8,30	0,10	9,80	1,80
Paraeuachata antarctica 7	1,50	0,80	0,50	21,50	48,40	0,90	2,40	0,00	0,00	1,60	0,60	2,30	2,70	5,30	0,30	9,00	1,90
Paraeuachata antarctica 8	1,90	1,30	0,60	20,70	47,80	0,70	2,10	0,00	0,00	1,40	0,50	2,30	3,00	5,10	0,00	9,50	1,40
Paraeuachata antarctica 9	6,45	0,43	0,06	30,43	34,70	0,37	0,68	0,00	0,14	1,31	1,25	4,56	0,35	7,36	0,26	5,75	2,34
Rhincalanuc gigas 1	1,30	7,50	0,60	5,70	8,10	4,20	2,20	0,50	0,00	2,60	1,90	23,80	0,00	23,90	0,90	14,40	2,40
Rhincalanuc gigas 2	1,10	5,80	0,50	6,60	8,70	4,10	0,60	0,00	0,00	2,30	1,80	23,80	0,90	25,40	0,80	13,00	4,00
Rhincalanuc gigas 3	0,60	2,80	0,20	10,40	18,90	3,40	0,70	0,00	0,00	1,50	1,00	16,80	0,50	26,40	0,40	9,00	6,50
Rhincalanuc gigas 4	1,00	6,10	0,20	13,00	18,10	2,90	0,60	0,00	0,00	2,60	0,60	6,10	1,70	32,60	0,20	8,20	5,50
Rhincalanuc gigas 5	0,70	3,70	0,40	12,40	17,70	3,30	0,50	1,40	0,00	1,80	0,90	12,90	0,70	28,10	0,20	8,60	5,90
Rhincalanuc gigas 6	1,00	6,20	0,30	14,20	20,70	3,20	0,70	0,00	0,00	2,60	0,80	9,50	1,60	24,40	0,10	10,80	3,30
Rhincalanuc gigas 7	0,90	12,60	0,90	13,40	21,30	2,10	0,90	0,00	0,00	2,40	0,50	4,80	1,10	26,10	0,00	6,40	5,80
Thysanoessa macrura 1	38,00	26,20	1,10	7,50	16,70	5,00	1,20	0,20	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	2,30	0,00	0,50	0,00
Thysanoessa macrura 2	31,30	26,30	1,70	7,90	14,40	4,70	2,30	0,20	0,00	0,80	0,00	0,50	0,00	4,60	0,00	0,00	1,20
Thysanoessa macrura 3	38,00	27,00	1,00	8,00	13,00	4,00	1,00	0,02	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,01	2,00
Thysanoessa macrura 4	35,00	25,00	2,00	7,00	12,00	4,00	2,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	10,00	0,00	0,00	1,00
Thysanoessa macrura 5	14,00	30,00	3,00	9,00	19,00	6,00	4,00	0,00	0,00	2,00	0,00	0,00	0,00	7,00	0,00	0,00	2,00
Thysanoessa macrura 6	38,00	23,00	1,00	8,00	14,00	5,00	3,00	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
Thysanoessa macrura 7	55,45	18,14	0,53	7,22	7,25	5,03	0,52	0,00	0,00	0,64	0,00	0,68	0,00	0,51	0,00	0,23	0,00
Thysanoessa macrura 8	47,71	21,61	0,64	6,10	10,16	4,37	1,73	0,56	0,21	0,47	0,00	0,49	0,00	1,21	0,00	0,33	0,00

Annexe 17 : Profils d'alcools gras des cires des proies potentielles de *P.bolini*

	14 : 0	16 : 0	18 : 0	20 : 0	22 : 0	16 : 1	18 : 1	20 : 1	22 : 1	24 : 1
Acanthephyra pelagica 1	25,1	25,7	2,4	10,9	7,7	3,2	8,6	0,0	0,0	0,0
Acanthephyra pelagica 2	24,3	31,4	2,2	6,4	5,6	3,4	8,0	0,0	0,0	0,0
Calanus acutus 1	10,8	9,9	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	56,1	20,8	0,0
Calanus acutus 2	10,0	11,0	1,0	0,0	0,0	3,0	3,0	47,0	22,0	0,0
Calanus acutus 3	7,0	10,0	0,0	0,0	0,0	3,0	5,0	53,0	21,0	0,0
Calanus acutus 4	8,0	11,0	1,0	0,0	0,0	3,0	3,0	52,0	18,0	0,0
Calanus acutus 5	6,3	7,1	0,0	0,0	0,0	2,1	1,4	57,8	25,4	0,0
Calanus acutus 6	6,7	8,1	0,0	0,0	0,0	2,2	1,3	55,1	26,6	0,0
Calanus acutus 7	7,5	8,4	0,0	0,0	0,0	4,3	1,6	49,5	28,7	0,0
Calanus acutus 8	6,3	7,9	0,0	0,0	0,0	2,1	1,4	55,7	26,7	0,0
Calanus acutus 9	12,0	15,1	0,0	0,0	0,0	6,9	2,6	40,0	23,4	0,0
Calanus acutus 10	4,0	4,9	0,0	0,0	0,0	0,9	0,7	59,1	30,4	0,0
Euchirella rostromagna 1	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euchirella rostromagna 2	44,1	55,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 1	72,5	25,3	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 2	69,2	28,0	2,2	0,5	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 3	63	28,0	0,0	0	0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 4	45,1	54,9	0,0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 5	74,1	25,9	0,0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 6	71,1	28,0	0,0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 7	63,2	33,6	0,0	0	0	0,0	0,0	1,9	0,2	0,0
Euphausia crystallorophias 8	62,6	35,6	0,0	0	0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 9	56,5	40,1	0,0	0	0	0,0	0,0	1,5	1,7	0,0
Euphausia crystallorophias 10	64,0	34,7	0,0	0	0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 11	64,1	33,1	0,0	0	0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 12	56,4	37,3	0	0	0	0,0	0,0	1,2	1,9	0,0
Euphausia crystallorophias 13	60,6	37,5	0	0	0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 14	48,9	51,1	0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 15	66,9	33,1	0	0	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 16	66,9	30,7	0	0	0	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 17	61,1	35,8	0	0	0	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 18	64,6	34,8	0	0	0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
Euphausia crystallorophias 19	63,9	33,2	0	0	0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0
Metridia gerlachei	50,6	45,9	0,0	0	0	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 1	64,5	27,1	0,0	0	0	3,0	0,0	4,0	1,4	0,0
Paraeuachata antarctica 2	51,2	44,7	0,0	0	0	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 3	51,9	44,9	0,0	0	0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 4	52,8	42,9	0,0	0	0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 5	54,9	42,9	0,0	0	0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 6	65,4	30,8	0,0	0	0	3,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 7	69,1	27,6	0,0	0	0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 8	56,7	39,0	0,0	0	0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 9	54,9	35,6	5,5	0	0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 10	59,0	36,9	0,0	0	0	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Paraeuachata antarctica 11	50,5	35,4	0,6	0,1	0,0	3,9	3,3	0,4	0,2	1,3
Pasiphaea scotiae 1	29,4	23,2	1,1	0	0	16,9	7,7	6,6	3,8	0,0
Pasiphaea scotiae 2	17,7	32,1	1,4	0	0	4,3	8,1	8,5	6,3	0,0
Pasiphaea scotiae 3	4,2	27,9	2,6	0	0	2,0	10,6	14,2	10,8	0,0
Rhincalanuc gigas 1	41,0	51,0	0,0	0	0	5,6	2,4	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 2	42,6	48,8	0,0	0	0	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 3	40,9	49,3	0,0	0	0	6,7	3,1	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 4	44,2	44,1	0,0	0	0	11,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 5	44,1	50,0	0,0	0	0	3,9	2,0	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 6	46,6	46,5	0,0	0	0	6,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 7	46,8	46,8	0,0	0	0	4,6	1,9	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 8	51,4	42,2	0,0	0	0	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Rhincalanuc gigas 9	47,5	48,2	0,0	0	0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Thysanoessa macrura 1	0,0	0,0	0,0	0	0	0,0	66,1	25,9	8,0	0,0
Thysanoessa macrura 2	0,7	0,0	0,0	0	0	0,0	78,9	17,6	2,8	0,0
Thysanoessa macrura 3	0,0	0,0	0,0	0	0	0,0	80,2	15,9	4,0	0,0
Thysanoessa macrura 4	0,7	0,8	1,3	0	0	0,0	66,7	21,0	1,8	0,0
Thysanoessa macrura 5	0,0	0,0	2,0	0	0	0,0	75,0	17,0	1,0	0,0
Thysanoessa macrura 6	1,0	1,0	1,0	0	0	0,0	67,0	19,0	2,0	0,0
Thysanoessa macrura 7	1,0	2,0	2,0	0	0	0,0	63,0	20,0	3,0	0,0
Thysanoessa macrura 8	1,0	1,0	1,0	0	0	0,0	61,0	29,0	5,0	0,0
Thysanoessa macrura 9	0,16	0,81	1,11	0	0	0,3	65,1	23,8	5,2	0,2

CONCLUSION

Protomyctophum bolini est une espèce clé de l'écosystème pélagique Antarctique, pourtant ce poisson est peu connu. L'étude présentée ici apporte sur cette espèce des informations nécessaires pour aborder les relations trophiques. En effet, sur le poisson en entier et sur plusieurs de ses organes, les classes de lipides ont été quantifiées. La composition en acides gras de chacune de ces classes a ensuite été précisée.

Ces renseignements ont un impact sur différentes étapes de l'utilisation des acides gras en tant que marqueurs trophiques.

Le travail présenté a d'abord confirmé l'abondance des TG chez *P. bolini* et caractérisé la composition en acides gras de ces TG ce qui a permis de différencier cette espèce des autres espèces de myctophidés. Ensuite, la comparaison des individus avec et sans estomac a prouvé que les lipides des dernières proies consommées ne modifiaient pas la signature de l'individu et par conséquent qu'il n'était pas nécessaire de retirer le contenu stomacal des individus pour déterminer leur signature. Enfin, pour la première fois chez *P. bolini*, une analyse lipidique des différents organes a été réalisée. Ce travail vient compléter les renseignements obtenus sur *E.antarctica* et constitue une étape préliminaire dans l'étude du métabolisme des lipides chez les myctophidés.

Bien que l'utilisation des acides gras en tant que marqueur trophique en Antarctique soit moins évidente qu'en Arctique, l'analyse des lipides neutres de *P. bolini* a permis de déterminer que cette espèce consomme essentiellement les gros copépodes tels que *Paraeuchaeta antarctica* et *Rhincalanus gigas*. Des études sur l'éthologie alimentaire de *P. bolini,* sur le métabolisme lipidique des myctophidés et l'acquisition des profils du mésoplancton à Kerguelen permettraient de confirmer et/ou de préciser ces conclusions.

Le Professeur responsable
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon
Lyon

Germaine EGRON
Docteur Vétérinaire
Alimentation/Nutrition

Vu : Le Directeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de

Pour le Directeur et par délégation,
LA DIRECTRICE DE L'ENSEIGNEMENT

Professeur Françoise GRAIN

Le Président de la thèse

HOPITAL NEUROLOGIQUE
Consultation de Neuro-Ophtalmologie
Docteur TILIKETE

Vu et permis d'imprimer

Lyon, le 01 DEC. 2007

Pour le Président de l'Université,
Le Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales,
Professeur F.N. GILLY

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON I

AVE Aymeric

TITRE : Etude des relations trophiques d'un poisson (*Protomyctophum bolini*) à travers son profil d'acides gras

Thèse Vétérinaire : Lyon, *le 21 décembre 2007*

RESUME :

Malgré l'importance de *Protomyctophum bolini* (Fraser-Brunner, 1949) dans les écosystèmes pélagiques Antarctique peu d'études ont été menées pour déterminer le régime alimentaire de cette espèce. Le présent travail vise à caractériser la composition en classe de lipides et en acides gras de *P.bolini,* ceci pour l'animal entier et aussi pour différentes composantes corporelles (l'estomac, les viscères, les filets et le squelette). La composition de *P.bolini* est largement dominée par les triglycérides dont les acides gras majoritaires sont principalement l'acide palmitoléique (16:1 (n-7)), oléique (18:1 (n-9)) puis les acides palmitique (16:0), ecosapentaènoique (20:5(n-3)) et docohexaènoique (22:6 (n-3)). La comparaison des individus avec et sans estomac montre que le contenu de l'estomac ne modifie pas la signature de l'individu, c'est-à-dire que l'on peut déterminer la composition en acides gras d'un individu sans avoir à enlever le contenu stomacal. Les profils d'acides gras des lipides neutres sont ensuite utilisés en tant que marqueurs trophiques pour caractériser le régime alimentaire de cette espèce. L'étude a ainsi montré que les copépodes sont les proies dominantes. Compte tenu de l'analyse du contenu stomacal et des données biogéographiques associées aux îles Kerguelen, les gros copépodes tels que *Paraeuchaeta antarctica* et *Rhincalanus gigas* semblent être les proies dominantes.

MOTS CLES :

- *Protomyctophum bolini*
- acides gras
- relation trophique
- Antarctique

JURY :

Président :	Madame le Professeur Tilikete
1er Assesseur :	Docteur Morand-Egron
2ème Assesseur :	Madame Delignette-Muller (Maître de Conférence)

DATE DE SOUTENANCE : Le 21 décembre 2007

ADRESSE DE L'AUTEUR :

601 chemin des marseillais
13122 VENTABREN