

Caractérisation fonctionnelle des coraux noirs (Hexacorallia : Antipatharia) du sud-ouest de Madagascar.

Auteur : Wejieme, Noreen

Promoteur(s) : Sturaro, Nicolas

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2018-2019

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/8216>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

CARACTÉRISATION FONCTIONNELLE DES CORAUX NOIRS (HEXACORALLIA : ANTIPATHARIA) DU SUD-OUEST DE MADAGASCAR

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU
DIPLOME DE MASTER EN OCÉANOGRAPHIE

Présenté par :
Noreen WEJIEME

Sous la direction du :
Dr Nicolas STURARO

ANNÉE ACADÉMIQUE 2018-2019

« Conformément aux règles imposées à la rédaction, ce mémoire ne doit pas dépasser
50 pages, rédigées en Times 12 ou équivalent »

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas pu voir le jour sans la participation de certaines personnes que je tiens particulièrement à remercier.

Je voudrais, en premier lieu, exprimer ma sincère gratitude à mon promoteur, le Docteur Nicolas Sturaro pour l'accueil qu'il m'a réservé au sein du laboratoire d'océanologie, sa patience, sa disponibilité et les connaissances qu'il a su me transmettre. Je le remercie également pour la qualité de ses conseils, les relectures et les corrections de ce mémoire.

Je remercie également le Docteur Gilles Lepoint qui a été l'auteur principal de certaines idées du projet et dont l'implication a été d'une importance majeure pour son développement. Je voudrais le remercier pour ses nombreux conseils, son aide et la relecture de ce mémoire.

Je voudrais remercier le Docteur Lucas Terrana pour l'aide non négligeable qu'il m'a apportée au cours de la rédaction de ce mémoire. Merci pour les réponses apportées à mes questions ainsi que pour la relecture du mémoire.

Un grand Merci aussi à tous les membres du projet COBICO pour leur extrême gentillesse à mon écart, ainsi qu'à tous ceux qui ont travaillé sur le terrain à Madagascar pour collecter les échantillons, et également au personnel de l'Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM, Madagascar). Le projet COBICO bénéficie du soutien du Fonds National pour la Recherche Scientifique (FNRS).

Je tiens à remercier le professeur Sylvie Gobert, Directrice du Laboratoire d'océanologie pour l'accueil réservé au sein du laboratoire et pour m'avoir permis d'utiliser les équipements présents.

Je tiens également à remercier l'ensemble des membres du laboratoire d'océanologie qui m'ont accueilli avec sympathie et qui ont instauré une ambiance de travail très agréable. Merci à mes camarades « Océanos » pour tous les moments d'échanges que nous avons eus au cours des deux années de Master et plus particulièrement, à Julien pour l'entraide et les fous rires que nous avons partagés. Le voyage à Madagascar ne sera pas oublié !

Ma plus grande reconnaissance est adressée à mes parents et à ma grand-mère, pour leur confiance et leur soutien inconditionnel. Je remercie de tout mon cœur, ma petite sœur et mon petit frère ainsi que l'ensemble de ma famille qui n'ont jamais cessé de me soutenir tout au long de ces deux dernières années.

Je remercie également mes amis laissés en Nouvelle-Calédonie parce qu'ils ont toujours été présents dans les bons, comme dans les mauvais moments.

“With God nothing shall be impossible”

RÉSUMÉ

Les coraux noirs sont des organismes coloniaux qui présentent une grande hétérogénéité dans la morphologie de leurs colonies et de leurs polypes, ainsi qu'au niveau de certaines caractéristiques écologiques telles que leurs stratégies trophiques. Cette diversité écomorphologique soutient, fort probablement, des fonctions variées qui n'ont pas encore été identifiées et caractérisées à l'heure actuelle. L'objectif général de ce travail était d'appliquer une approche fonctionnelle sur les coraux noirs présents en eaux peu profondes le long de la côte sud-ouest de Madagascar en utilisant des traits morphologiques et écologiques. Au total, 131 colonies réparties en 12 espèces de coraux noirs ont été examinées et caractérisées avec 17 traits fonctionnels catégoriels et continus. La description des traits fonctionnels a montré une grande variabilité des caractéristiques écomorphologiques au niveau interspécifique et intraspécifique. Sur cette base, une sélection plus fine des traits fonctionnels a été réalisée afin de refléter au mieux les fonctions d'acquisition de nourriture et de fourniture d'habitat. La caractérisation fonctionnelle a été réalisée sur les six espèces les plus abondantes (*Cirrhipathes anguina*, *Cirrhipathes densiflora*, *Cirrhipathes spiralis*, *Stichopathes maldivensis*, *Cupressopathes abies*, *Cupressopathes cf. pumila*). L'étude des niches fonctionnelles, a démontré la présence d'une dissociation claire de la position entre les différentes espèces, exceptées pour deux espèces où les niches se chevauchent (*C. anguina* et *S. maldivensis*). De plus, le volume des niches varie en fonction de l'espèce, ce qui est mis en évidence également au niveau intraspécifique par une variation individuelle importante pour les grands volumes de niches (*C. anguina* et *C. abies*). Ces résultats démontrent l'habilité des coraux noirs à fournir une large gamme d'habitats pour la faune environnante, ainsi qu'une certaine flexibilité dans l'acquisition des ressources alimentaires. Enfin, le calcul de plusieurs indices fonctionnels appliqué sur deux sites aux conditions environnementales similaires montrent que la diversité fonctionnelle est identique. Par conséquent, l'exploration de la diversité fonctionnelle entre plusieurs champs de coraux noirs aux conditions environnementales différentes est nécessaire afin de mieux comprendre le rôle joué par ces espèces dans le fonctionnement des écosystèmes marins.

Mots-clefs : Antipathaires, coraux noirs, Madagascar, diversité fonctionnelle, traits fonctionnels, niche fonctionnelle, variabilité interspécifique et intraspécifique.

ABSTRACT

Black corals are colonial organisms that are highly heterogeneous in the morphology of their colonies and polyps, as well as in certain ecological characteristics such as their trophic strategies. This ecomorphological diversity most likely supports a variety of functions that have not yet been identified and characterized at this time. The overall objective of this work was to apply a functional approach to black corals in shallow waters along the southwest coast of Madagascar using morphological and ecological features. A total of 131 colonies divided into 12 species of black corals were examined and characterized with 17 categorical and continuous functional traits. The description of functional features shows a high variability of ecomorphological characteristics at the interspecific and intraspecific level. On this basis, a finer selection of functional traits was made to best reflect the functions of food acquisition and habitat provision. Functional characterization was performed on the six most abundant species (*Cirripathes anguina*, *Cirripathes densiflora*, *Cirripathes spiralis*, *Stichopes maldivensis*, *Cupressopaths abies*, *Cupressopaths cf. pumila*). The study of functional niches shows the presence of a clear dissociation of the position between the different species, except for two species where the niches overlap (*C. anguina* and *S. maldivensis*). In addition, the volume of niches varies according to the species, which is also highlighted at the intraspecific level by a significant individual variation for large volumes of niches (*C. anguina* and *C. abies*). These results demonstrate the ability of black corals to provide a wide range of habitats for surrounding wildlife, as well as flexibility in the acquisition of food resources. Finally, the calculation of several functional indices applied to two sites with similar environmental conditions shows that the functional diversity is identical. Consequently, the exploration of functional diversity between several black coral fields with different environmental conditions is necessary to better understand the role played by these species in the functioning of marine ecosystems.

Keywords: Antipatharians, black corals, Madagascar, functional diversity, functional traits, functional niche, interspecific and intraspecific variability.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BCBs	Black coral beds
FDiv	La divergence fonctionnelle
FEve	La régularité fonctionnelle
FRic	La richesse fonctionnelle
PCOA	L'analyse en coordonnées principales
PERMANOVA	Analyse multivariée des variances par permutations
Ratio base/ haut	Rapport entre la mesure du diamètre de la base d'une colonie et la mesure du diamètre du haut de la colonie.

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements.....	i
Résumé.....	ii
Abstract	iii
Liste des abréviations.....	iv
Table des matières.....	v
Table des figures	vii
Table des tableaux.....	viii
Table des annexes	ix
Préface.....	x
I. Introduction	1
1.1 Morphologie générale	2
1.2 Écologie générale	4
1.2.1 Répartition géographique et habitat	4
1.2.2 Densités de population, faunes associées et prédateurs	5
1.2.3 Stratégies alimentaires	6
1.2.4 Reproduction, croissance et longévité	7
1.3 L'approche fonctionnelle	8
1.3.1 Les niches fonctionnelles	8
1.3.2 La diversité fonctionnelle	9
1.3.3 Mesures de la diversité fonctionnelle	10
1.3.4 Caractérisation fonctionnelle des coraux	10
1.4. Objectifs du travail.....	11
II. Matériels et méthodes	12
2.1 Site d'étude	12
2.2 Collecte des échantillons et des données	13
2.3 Mesures des traits écomorphologiques	14
2.4 Caractérisation fonctionnelle des coraux noirs	18
2.4.1 Sélection de traits fonctionnels	18
2.4.2 Espace fonctionnel	19
2.4.3 Analyse des niches fonctionnelles réalisées	19

2.5 Analyse de la diversité fonctionnelle	19
III. Résultats	21
3.1 Caractérisation écomorphologique	21
3.2 Niches fonctionnelles	26
3.2.1 Variation interspécifique.....	26
3.2.2 Variation intraspécifique.....	27
3.3 Diversité fonctionnelle	29
IV. Discussion	30
4.1 Variation écomorphologique chez les coraux noirs	30
4.2 Sélection et pertinence des traits fonctionnels	31
4.3 Les niches fonctionnelles : variation interspécifique et intraspécifique	34
4.4 La diversité fonctionnelle des assemblages	37
4.5 Limitations de l'étude et perspectives futures	38
V. Conclusion	40
Références bibliographiques	41
Annexes.....	A

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Diversité des morphologies rencontrées au sein des colonies d'antipathaires. (A) En forme de buisson, (B) en forme d'éventail, (C) en forme de fil, (D) en forme de plume et (E) en forme de brosse à bouteilles selon Wagner <i>et al.</i> , (2012)	2
Figure 2 : (a) Photo des polypes situés sur une branche de <i>Myriopathes ulex</i> , la flèche indiquant le sens vers l'extrémité distale de la branche portant les polypes. Échelle (a) : 1 mm. d – diamètre du polype ; tld – tentacules latéraux distaux ; tlp – tentacules latéraux proximaux ; ts – tentacules sagittaux ; co – cône orale (Terrana, 2018). (b) Photo des polypes situés sur une branche de <i>Cupressopathes abies</i> . (c) Photo des polypes situés sur une branche de <i>Stichopathes maldivensis</i> , entourant le cône buccal et la bouche	3
Figure 3 : Carte de la répartition biogéographique des antipathaires. Cette carte a été réalisée à partir des documents de la littérature et des spécimens de musée conservés au Musée national d'histoire naturelle, Smithsonian Institution selon Wagner <i>et al.</i> , (2012)	4
Figure 4 : (a) Un champ de coraux noirs en eau peu profonde à Toliara (Madagascar) présentant une grande abondance de coraux noirs appartenant aux genres <i>Cirrhipathes</i> et <i>Cupressopathes</i> . (Photo de Terrana L.), (b) Photo d'un plongeur réalisant des mesures sur l'espèce <i>Cirrhipathes anguina</i>	5
Figure 5 : Carte de la côte du sud-ouest de Madagascar montrant le grand récif barrière de Tuléar bordé par le fleuve Fiherenana et donnant accès au canal du Mozambique avec une indication sur les sites d'études (site 1 et site 2) présents au nord du Grand Récif de Toliara	13
Figure 6 : Image satellite du Grand Récif de Tuléar. Les deux points représentent les deux sites d'échantillonnages : Site 1 (LUC-TRAN-003 (23° 21.012' S ; 43° 36.835' E)) et site 2 (LUC-TRAN-004 (23° 20.978' S ; 43° 36.885' E)) (Google Earth)	13
Figure 7 : Comptage du nombre de polypes pour une espèce non branchue <i>Cirrhipathes anguina</i> (a) sur une surface d'environ 3 cm ² et une espèce branchue <i>Myriopathes ulex</i> (b) sur une surface 1 cm ² à l'aide du logiciel ImageJ	14
Figure 8 : (a) Description d'un polype (Terrana, 2018). Photos des mesures des polypes situés sur une branche de <i>Cupressopathes abies</i> , (b) les flèches noires indiquent les axes transversal et sagittal, (c) mesure de l'espace interpolypaire, (d) mesure de la longueur d'un polype et (e) mesure de la longueur d'une bouche d'un polype	15
Figure 9 : Régressions linéaires entre différents traits fonctionnels : hauteur et longueur (graphique a), hauteur et surface (graphique b), taille du polype et mesure de l'espace interpolypaire (graphique c), taille du polype et mesure de la bouche d'un polype (graphique d), $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique e), $\delta^{34}\text{S}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique f) et $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{34}\text{S}$ (‰) (graphique g)	25

Figure 10 : Les volumes relatifs des niches fonctionnelles de 6 espèces de coraux noirs (<i>C. spiralis</i> , <i>S. maldivensis</i> , <i>C. densiflora</i> , <i>C. pumila</i> , <i>C. abies</i> , <i>C. anguina</i>). Les barres indiquent le pourcentage d'espace de niches occupé par une espèce par rapport à l'espace de niche total des 6 espèces	26
Figure 11 : Volumes des niches fonctionnelles de <i>C. spiralis</i> (vert), <i>C. densiflora</i> (rouge), <i>C. anguina</i> (noir), <i>S. maldivensis</i> (mauve), <i>C. pumila</i> (bleu clair) et <i>C. abies</i> (bleu foncé) à travers les quatre axes d'une analyse en coordonnées principales (PCoA). Les lignes solides contournent les colonies les plus extrêmes à partir desquels les volumes des niches (volumes de l'enveloppe convexe) sont représentés.....	27
Figure 12 : Volumes des niches fonctionnelles de <i>C. anguina</i> (graphique a) et <i>C. abies</i> (graphique b) à travers les quatre axes d'une analyse en coordonnées principales (PCoA). Les vecteurs sont représentés par les traits de mesures : Ratio base/haut, Densité des polypes, Hauteur, $\delta^{13}C$ (‰) et $\delta^{15}N$ (‰)	28
Figure 13 : Histogramme montrant les divers indices qui reflètent des facettes complémentaires de la diversité fonctionnelle : la richesse fonctionnelle (<i>FRic</i>), l'uniformité fonctionnelle (<i>FEve</i>) et la divergence fonctionnelle (<i>FDiv</i>) des coraux noirs présents sur les deux sites d'étude	29

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste des 17 traits fonctionnels associés à l'acquisition de la nourriture et la fourniture d'habitat. La lettre entre parenthèses indique la fonction principale associée à chaque trait (A, acquisition alimentaire et H, habitat)	16
Tableau 2 : Description générale (moyennes, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV (coefficient de variation en %) des mesures réalisées sur les 16 traits fonctionnels continus de l'ensemble des colonies de coraux noirs	21
Tableau 3 : Matrice de corrélation de Pearson présentant les traits fonctionnels continus des coraux noirs.....	23

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1 : Description générale (valeurs moyennes, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV (coefficient de variation en %)) des mesures effectuées sur les 16 traits fonctionnels des espèces branchues (<i>A. virgata</i> , <i>A. flabellum</i> , <i>C. abies</i> , <i>C. pumila</i> , <i>C. nsp</i> , <i>M. ulex</i>)	A
Annexe 2 : Description générale (valeurs moyennes, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV (coefficient de variation en %)) des mesures effectuées sur les 16 traits fonctionnels des espèces non branchues (<i>C. anguina</i> , <i>C. contorta</i> , <i>C. densiflora</i> , <i>C. rumphii</i> , <i>C. spiralis</i> , <i>S. maldivensis</i>)	D
Annexe 3 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>C. anguina</i>	G
Annexe 4 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>C. densiflora</i>	H
Annexe 5 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>C. spiralis</i>	I
Annexe 6 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>S. maldivensis</i>	J
Annexe 7 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>C. abies</i>	K
Annexe 8 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce <i>C. pumila</i>	L
Annexe 9 : Les espèces de coraux noirs branchus présents dans l'étude sont : <i>A. virgata</i> , <i>A. flabellum</i> , <i>C. abies</i> , <i>C. pumila</i> , <i>Cupressopathes nsp</i> et <i>M. ulex</i>	M
Annexe 10 : Les espèces de coraux noirs non branchus présents dans l'étude sont : <i>C. anguina</i> , <i>C. contorta</i> , <i>C. densiflora</i> , <i>C. rumphii</i> , <i>C. spiralis</i> et <i>S. maldivensis</i>	N

PRÉFACE

Dans le monde entier, les écosystèmes marins changent. Les activités anthropogéniques modifient, à la fois, la diversité biologique et la structure des habitats, conduisant à des changements dans les écosystèmes. En conséquence, les fonctions fournies par un écosystème peuvent se modifier ou se perdre. Les coraux noirs (ou antipathaires) sont des organismes coloniaux présents dans tous les océans du globe et à toutes les profondeurs. Ils présentent une grande hétérogénéité dans la morphologie de leurs colonies et de leurs polypes, ainsi qu'au niveau de certaines caractéristiques écologiques telles que leurs stratégies trophiques. Cette diversité écomorphologique soutient, fort probablement, des fonctions variées qui n'ont pas encore été identifiées et caractérisées à l'heure actuelle.

Les coraux noirs sont le groupe cible du projet de recherche COBICO (Conservation Biology of Black Corals), initié en 2018 et financé par le Fonds National de la Recherche Scientifique (FRS-FNRS). L'objectif général de ce projet est de combler de nombreuses lacunes sur la compréhension des champs de coraux noirs des eaux peu profondes le long de la côte sud malgache. Il est divisé en quatre « *work packages* » (WP) : 1. Décrire les champs de coraux noirs et leur communauté associée, évaluer leur stock et la génétique de leurs populations (WP1), 2. Évaluer le fonctionnement écologique des écosystèmes des champs de coraux noirs, ainsi que leur écologie trophique (WP2), 3. Déterminer l'effet du réchauffement et de l'acidification des océans sur le métabolisme du corail noir, sa croissance et ses propriétés mécaniques (WP3), 4. Évaluer la faisabilité pratique et socioéconomique de la culture du corail noir selon un modèle d'aquaculture villageoise (WP4).

Le sujet de ce mémoire s'intègre dans le deuxième WP et inclut les données de la première et la deuxième campagne de terrain de l'année 2018. Il présente les premiers résultats de l'application d'une approche fonctionnelle sur les coraux noirs utilisant des traits morphologiques et écologiques.

I. INTRODUCTION

Les antipathaires, communément appelés coraux noirs (Cnidaria, Hexacorallia, Antipatharia), sont des organismes coloniaux présents dans tous les océans du globe, aussi bien à des latitudes tropicales qu'aux latitudes polaires (Wagner *et al.*, 2012). Ils représentent un ordre taxonomique au sein de la sous-classe Hexacorallia qui comprend 7 familles, près de 50 genres et 260 espèces (Daly *et al.*, 2007 ; Bo, 2008 ; Molodtsova & Opresko, 2018). La classification des coraux noirs reste compliquée, notamment en raison de l'absence de traits taxonomiques clairs pour définir une hiérarchie au niveau de la famille et du genre (Opresko & Sanchez, 2005 ; Lapan *et al.*, 2007), du manque d'expertise taxonomique (Cairns, 2007), de la perte de certains types de matériel et la description inadéquate des espèces (Bo, 2008). De plus, les antipathaires ont d'abord été inclus dans le même ordre que les gorgones par Linnaeus (Daly *et al.*, 2007), et ils sont encore souvent confondus en raison de la même couleur noire de leur squelette. L'inclusion des coraux noirs dans la sous-classe des Hexacorallia s'est produite au 18^{ème} siècle, lorsque Peter Simon Pallas a séparé les antipathariens des gorgones (Opresko, 1972).

Le nom de l'ordre Antipatharia est dérivé des mots grecs "*anti*" et "*pathos*" qui signifie littéralement contre le mal ou la maladie (Kenyon, 1984 ; Romero, 1997). Depuis la nuit des temps, les coraux noirs attirent les hommes et sont utilisés à des fins religieuses et médicinales (Bruckner *et al.*, 2008). Au Paléolithique, certaines populations les utilisaient comme monnaie d'échange (Tescione, 1968) et depuis l'antiquité jusqu'à nos jours, ils sont utilisés dans le monde entier principalement pour la bijouterie. Les petites pêcheries de coraux noirs ont toujours existé partout dans le monde, mais elles se sont multipliées avec le développement de l'équipement et des techniques de plongée sous-marine jusqu'à devenir une source importante de revenus dans plusieurs régions et pays, tels que les îles Caïmans, Cuba, Mexique, Taiwan, les Philippines et la République Dominicaine et Madagascar (Castorena & Metaca, 1979 ; Todinanahary *et al.*, 2016). En plus de la pêche à des fins commerciales, ils sont également collectés par inadvertance comme prise accessoire des chaluts de fond. Le commerce illégal du corail noir est susceptible d'affecter considérablement le fonctionnement de certains écosystèmes benthiques et risque, à moyen et long terme, d'entraîner l'extinction de plusieurs espèces.

Suite à la surexploitation des populations de coraux noirs dans plusieurs régions du monde, le commerce et l'importation/exportation internationale de corail noir sont désormais réglementés à l'échelle mondiale par l'Annexe II de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES). Malgré l'importance des coraux noirs dans la culture et l'économie de certains pays, on en sait très peu sur la biologie et l'écologie fondamentale de ces organismes.

1.1 Morphologie générale

Les antipathaires sont des organismes exclusivement coloniaux et présentent une grande hétérogénéité dans la morphologie de leurs colonies et dans la taille de leurs polypes (Wagner *et al.*, 2012). Les colonies sont soit non branchues (c'est-à-dire des coraux en forme de fouet ou de fil de fer), soit branchues en forme de buisson, d'éventail, de plume ou de brosse à bouteilles (Figure 1). Les colonies présentent une variation importante au niveau des caractéristiques morphologiques tels que le diamètre de la base, la hauteur, la longueur et la surface. Contrairement aux coraux scléractiniaires, leur exosquelette n'est pas composé de calcaire mais d'une substance organique nommée antipathine, qui est un mélange de chitine et de sléroprotéines (Goldberg, 1976 ; Ellis *et al.*, 1980). La couleur du squelette varie du noir au brun doré et est recouvert de minuscules épines squelettiques, qui représentent un des critères taxonomiques principaux (Opresko, 1972 ; Lapian *et al.*, 2007 ; Brugler *et al.*, 2013). Les tissus des antipathaires ne contiennent pas de structures minéralisées telles que des spicules ou des sclérites et varient en couleur (entre le brun, rouge, orange, rose, vert, jaune, blanc et gris).

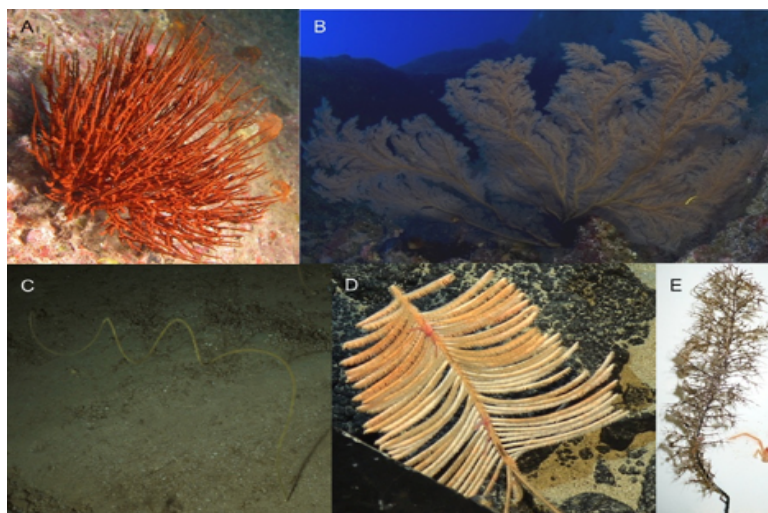


Figure 1 : Diversité des morphologies rencontrées au sein des colonies d'antipathaires. (A) En forme de buisson, (B) en forme d'éventail, (C) en forme de fil, (D) en forme de plume et (E) en forme de brosse à bouteilles selon Wagner *et al.*, (2012).

La taille des polypes varie généralement de quelques millimètres à environ un centimètre de largeur, tandis que la taille des tentacules varie en fonction de leur état de contraction (Brugler *et al.*, 2013). Ces derniers sont toujours non ramifiés et au nombre de 6, entourant le cône buccal et la bouche (Opresko & Sanchez, 2005 ; Daly *et al.*, 2007). Les polypes sont symétriques sur le plan bilatéral et possèdent six mésentères primaires et zéro, quatre ou six mésentères secondaires (Opresko & Sanchez, 2005 ; Daly *et al.*, 2007). La paire de tentacules dirigée vers la partie distale de la colonie porte le nom de tentacules distaux latéraux, celle située vers la partie basale de la colonie est appelée tentacules proximaux latéraux, tandis que ceux situés dans le plan sagittal portent le nom de tentacules sagittaux (Figure 2) (Terrana, 2018). Les polypes peuvent être denses ou éparpillés : l'espace interpolypaire, c'est-à-dire l'espace situé entre la paire de tentacules distaux latéraux d'un polype et la paire de tentacules proximaux latéraux du polype voisin, varie en fonction de l'espèce. Ces polypes présentent également différents arrangements autour du corallum, ils peuvent se trouver alignés en une rangée (qui peut tourner autour de l'axe qui les portent) ou être arrangés de façon irrégulière autour de l'axe (Terrana, 2018). La diversité de la morphologie de leurs colonies ainsi que la taille des polypes peuvent être liées à des différences dans leur comportement trophique (Martin Cabrera, 2019) et à la composition de leur alimentation, et indique probablement des adaptations et des stratégies trophiques diverses.

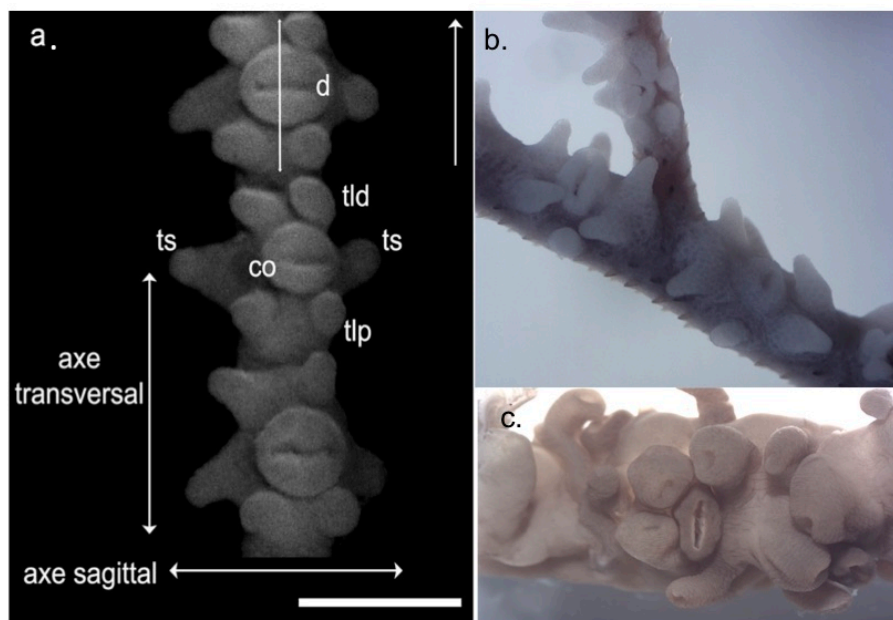


Figure 2 : (a) Photo des polypes situés sur une branche de *Myriopathes ulex*, la flèche indiquant le sens vers l'extrémité distale de la branche portant les polypes. Échelle (a) : 1 mm. d – diamètre du polype ; tld – tentacules latéraux distaux ; tlp – tentacules latéraux proximaux ; ts – tentacules sagittaux ; co – cône oral (Terrana, 2018). (b) Photo des polypes situés sur une branche de *Cupressopathes abies*. (c) Photo des polypes situés sur une branche de *Stichopathes maldivensis*, entourant le cône buccal et la bouche.

1.2 Écologie générale

1.2.1 Répartition géographique et habitat

Les coraux noirs se retrouvent dans la majorité des environnements de la planète (Figure 3). Ils sont particulièrement abondants dans les régions tropicales et subtropicales sur un large gradient de profondeur qui s'étend des eaux peu profondes de 2 à 4m dans le Pacifique tropical (Davis & Cohen, 1968 ; Parrish & Baco, 2007 ; Bo, 2008), jusqu'à une profondeur de 8600m pour l'espèce *Bathypathes patula* dans le Pacifique Nord-Ouest (Pasternak, 1977 ; Molodtsova *et al.*, 2008). Malgré la grande diversité géographique et bathymétrique, il existe un certain nombre de similitude concernant les habitats des coraux noirs.

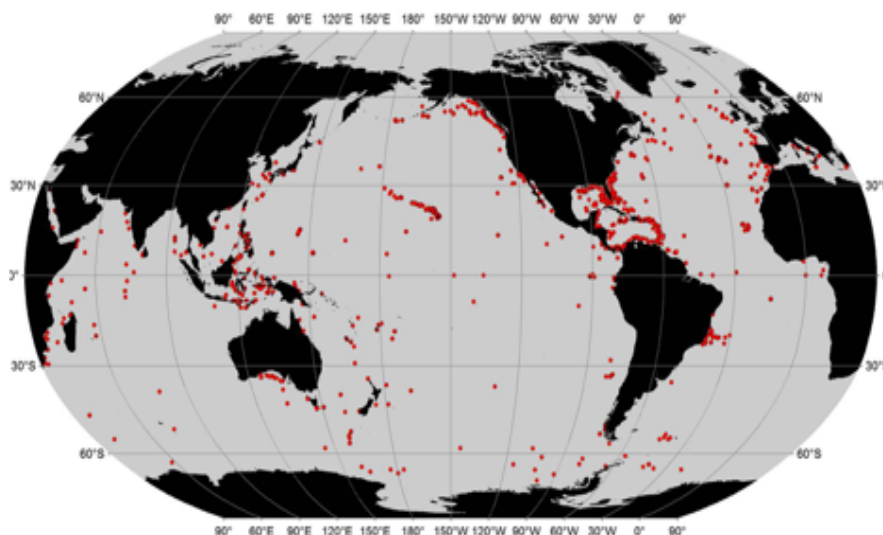


Figure 3 : Carte de la répartition biogéographique des antipathaires. Cette carte a été réalisée à partir des documents de la littérature et des spécimens de musée conservés au Musée national d'histoire naturelle, Smithsonian Institution selon Wagner *et al.*, (2012).

Contrairement à leur proche parent les scléractiniaires, les antipathaires ne construisent pas de structures récifales et sont considérés ahermatypiques. Étant des organismes suspensivores, les colonies se trouvent généralement dans des zones où la topographie environnante est caractérisée par des courants forts (Opresko & Genin, 1990 ; Mortensen *et al.*, 2007 ; Parrish & Baco, 2007) et où le substrat est dur sur lequel ils peuvent s'attacher fermement, à l'exception de certains genres (*Bathypathes* et *Schizopathes*) qui créent un crochet pour s'ancrer dans le sédiment (Opesko, 2002). Les coraux noirs sont principalement présents dans des environnements peu éclairés sous la zone photique. Plus de 75 % des espèces actuellement répertoriées se trouvent à des profondeurs inférieures à 50 m (Cairns, 2007 ; Wagner *et al.*, 2012), et lorsqu'ils sont présents dans des eaux moins profondes (< 50 m), il est

possible de les retrouver dans des zones où l'intensité lumineuse est réduite (Tazioli *et al.*, 2007; Lam & Morton, 2008 ; Monteiro *et al.*, 2008).

1.2.2 Densités de population, faunes associées et prédateurs

Dans les régions où les conditions sont favorables, certaines espèces d'antipathaires peuvent atteindre des densités particulièrement élevées et construire des agrégats qui s'étendent sur de grandes superficies. Ces agrégats sont communément appelés « champs de coraux noirs » (Figure 4). Ils représentent d'importants réservoirs de biodiversité, car ils abritent généralement une myriade d'organismes appartenant à de nombreux taxa (allant des polychètes aux poissons en passant par de nombreux crustacés, tuniciers, ou mollusques) (Bo, 2008 ; Bo *et al.*, 2008). De nombreux organismes utilisent les coraux noirs de façon opportuniste ou transitoire. Les coraux noirs peuvent servir de refuge pour de nombreux organismes mobiles notamment les poissons qui se cachent parmi leurs branches (Tazioli *et al.*, 2007) mais également pour de nombreux autres organismes comme les éponges, les bryozoaires, les amphipodes, les hydroides et les algues envahissent les colonies mortes (Love *et al.*, 2007 ; Bo *et al.*, 2009b).

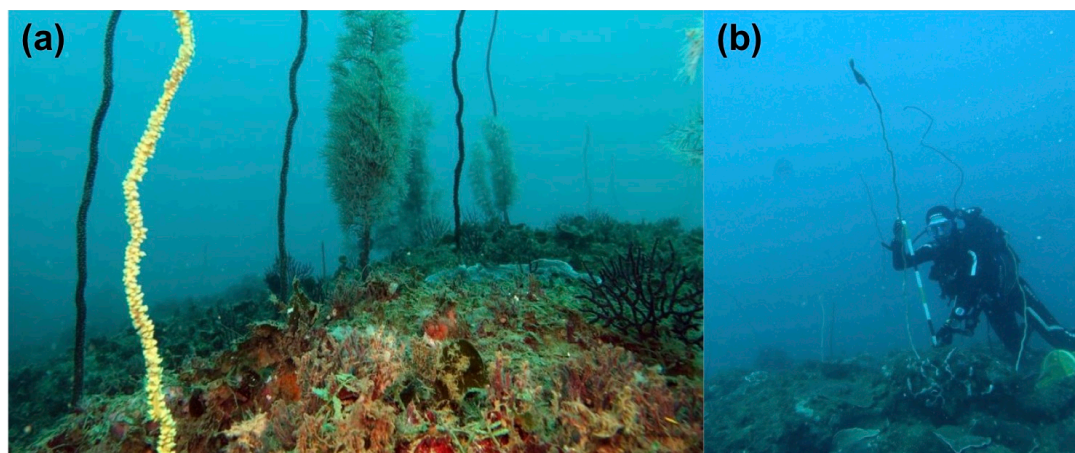


Figure 4 : (a) Un champ de coraux noirs en eau peu profonde à Toliara (Madagascar) présentant une grande abondance de coraux noirs appartenant aux genres *Cirrhipathes* et *Cupressopathes*. (Photo de Terrana L.). (b) Photo d'un plongeur réalisant des mesures sur l'espèce *Cirrhipathes anguina*.

Les coraux noirs échappent partiellement à la compétition avec les scléractinaires hermatypiques car ils occupent généralement les zones profondes du système récifal (Bo, 2008). Étant des organismes sessiles, ils ont une capacité limitée d'interaction avec les autres organismes pour les ressources. Les seules défenses connues à ce jour sont la formation de tentacules de balayage extrêmement longues et l'utilisation de métabolites secondaires afin de limiter la compétition avec les organismes voisins (Fautin & Mariscal, 1991 ; Williams, 1991).

Il y a très peu d'informations concernant les prédateurs directs des antipathaires, mais il a déjà été observé que des tortues marines vertes, des gastéropodes et un certain nombre de crustacés décapodes sembleraient se nourrir de coraux noirs (Seminoff *et al.*, 2006).

1.2.3 Stratégies alimentaires

On sait peu de choses sur le régime ou le comportement alimentaire spécifique de la plupart des espèces d'antipathaires. Certains ont tiré des conclusions sur la biologie de l'alimentation des antipathaires à partir de l'orientation des colonies par rapport au régime d'écoulement dominant (Tazioli *et al.*, 2007). Les observations limitées disponibles sur le terrain suggèrent que les coraux noirs sont des suspensivores dont l'interception directe est le mode dominant de capture de nourriture et que le zooplancton est une composante majeure de leur alimentation. Cependant, Lewis (1978) a remarqué que les antipathaires peuvent avoir divers mécanismes pour capturer la nourriture, comme l'interception directe avec leurs tentacules ou grâce à la sécrétion de mucus. De même, Warner (1981) a suggéré que plusieurs polypes peuvent coopérer dans la capture de proies plus grosses. En plus d'être des suspensivores, les coraux noirs peuvent être des filtreurs (Grigg, 1993) et utiliser leurs polypes pour créer un courant qui attire les particules vers eux (Lewis, 1978). Cette stratégie a été observée chez les coraux noirs filiformes avec de grands polypes appropriés pour capturer de grandes proies, tandis que les coraux noirs ramifiés qui ont de plus petits polypes peuvent être plus favorables à la stratégie de capture de particules en suspension par sécrétion de mucus.

Un aspect important de l'écologie alimentaire des coraux noirs est la morphologie et la taille des polypes, qui déterminent les particules alimentaires que les coraux sont capables de capturer (Lewis, 1982), ainsi que le rythme circadien de leur épanouissement (Grigg, 1965 ; Goenaga, 1977 ; Lewis, 1978 ; Terrana, 2018). Par exemple, des polypes de *Cirripathes spp.* et de *Stichopathes spp.* ont été observés en pleine expansion pendant la nuit et contractés pendant le jour (Terrana, 2018). Pendant ce temps, des polypes de coraux noirs en éventail, tels que *Antipathes spp.* et *Rhipidipathes spp.* ont été observés en pleine expansion, de jour comme de nuit (Grigg, 1965 ; Tazioli *et al.*, 2007). L'hypothèse émise est que ces différences sont dues à des stratégies visant à économiser les dépenses énergétiques, tels qu'observés chez d'autres hexacoralliaires (Dai & Lin, 1993 ; Rossi *et al.*, 2019). Les polypes peuvent se contracter pendant la journée lorsque le plancton est moins abondant, alors que, pour les espèces qui ne se contractent pas, les polypes se trouvent généralement dans les zones à faible courant, où la dépense énergétique ne constitue pas un problème majeur (Tazioli *et al.*, 2007).

Les observations directes ne permettent pas d'établir la proportion de phytoplancton ou de matière organique particulaire dans le régime alimentaire des coraux noirs. De ce fait, les rapports isotopiques s'avèrent importants pour comprendre les réseaux tropiques liés aux antipathaires et aux organismes qui leur sont associés. Les rapports isotopiques d'un consommateur sont directement liés à son régime alimentaire (DeNiro & Epstein, 1981). Les données obtenues dans le mémoire de Martin Cabrera (2019), révèlent qu'une combinaison de plancton, de détritus et de matières organiques particulaires benthiques (BPOM), contribue de façon importante à l'alimentation des coraux noirs de Madagascar, sans distinction majeure entre le jour et la nuit. Les résultats sont cohérents avec les recherches antérieures sur les coraux noirs dans le Grand Récif de Toliara, confirmant que la morphologie des colonies influence leur comportement alimentaire (Terrana, 2018 ; Martin Cabrera, 2019).

1.2.4 Reproduction, croissance et longévité

Les antipathaires se reproduisent de façon sexuée et asexuée. Selon les espèces, ils peuvent se reproduire avec une seule période de ponte par année (Grigg, 1976 ; Parker *et al.*, 1997) ou avec plusieurs périodes de ponte (Bo, 2008) ou pendant toute l'année (Goenaga, 1977). En général, les polypes et les colonies sont gonochoriques, la fécondation et le développement larvaire étant externes. Cependant, à ce jour, des larves d'antipathaires n'ont été observées que pour une seule espèce (Wagner *et al.*, 2011 ; Wagner *et al.*, 2012). Comme chez les cnidaires la reproduction asexuée revêt une grande importance (Richmond & Hunter, 1990 ; Fautin, 2002), et les antipathaires ne font pas exception à cette tendance (Miller, 1997, 1998). Les modes de reproduction asexuée signalés pour les coraux noirs comprennent le bourgeonnement de nouveaux polypes (Pax *et al.*, 1987), la rupture de fragments de la colonie mère qui peuvent ensuite se rattacher au substrat (Bo *et al.*, 2009c) et la production de larves asexuées en aquarium dans des conditions difficiles (Miller & Grange, 1995 ; Parker *et al.*, 1997).

Les informations disponibles suggèrent que les antipathaires sont généralement des organismes à croissance lente et à longue durée de vie, avec des longévités variant de plusieurs décennies à plusieurs millénaires (Wagner *et al.*, 2012). Leur squelette croît en longueur (verticalement par rapport au substrat) et en épaisseur (croissance radiale) ce qui donne naissance à des stries de croissance (Terrana, 2018). La croissance radiale et verticale, varie énormément au sein de l'ordre des antipathaires et dépend de la profondeur ainsi que des conditions environnementales (Wagner *et al.*, 2012 ; Terrana, 2018).

1.3 L'approche fonctionnelle

La diversité du vivant ne peut se résumer à son nombre d'espèces. L'approche fonctionnelle de la biodiversité est relative aux activités réalisées par les organismes dans les communautés et les écosystèmes (Petchey & Gaston, 2006). Elle permet d'acquérir une connaissance spécifique sur la façon dont les organismes interagissent entre eux ainsi qu'avec leur environnement. En d'autres termes, elle caractérise la biodiversité de manière beaucoup plus précise, à l'aide de différents traits d'histoires de vie des espèces et associe des fonctions à ces traits pour mieux intégrer les divergences sur la façon dont chaque organisme utilise ses ressources, comme par exemple la façon dont ils se reproduisent (Petchey & Gaston, 2006). Cette approche est de plus en plus utilisée pour caractériser un certain nombre d'assemblages et de communautés végétales et animales (notamment chez les poissons ; Mouillot *et al.*, 2013 ; Brandl & Bellwood, 2014 ; Gajdzik *et al.*, 2018). Chez les coraux, quelques études sur les scléractiniaires ont été réalisées ces dernières années (Madin *et al.*, 2016 ; Denis *et al.*, 2017) mais un déficit important de compréhension existe sur les relations entre les traits et les fonctions associées, ainsi que la non prise en compte de la variabilité intra-spécifique (Zhao *et al.*, 2014 ; Denis *et al.*, 2017). Dans le cadre de ce mémoire, afin de caractériser fonctionnellement les assemblages et les espèces de coraux noirs, nous utiliserons deux méthodes d'analyse : celle des niches fonctionnelles et celle de la diversité fonctionnelle.

1.3.1 Les niches fonctionnelles

La diversité biologique est un élément fondamental pour déterminer les fonctions d'un écosystème (Hooper *et al.*, 2005). Cependant, la diversité d'une communauté ou d'un assemblage animal ne pourrait se résumer à un indicateur comme le nombre d'espèces, et il est essentiel d'aborder la diversité sous un autre angle qui intègre les caractéristiques biologiques des différentes espèces. Dans ce contexte, le rôle fonctionnel des espèces est souvent considéré comme un équivalent de sa niche écologique (Mouillot *et al.*, 2011).

En 1957, G.E Hutchinson définit la niche écologique, comme étant un hypervolume à n dimensions où chaque axe définit un type de ressources et/ou des conditions environnementales. Si ce volume est basé sur l'impact d'une espèce sur l'écosystème, la niche est habituellement décrite comme étant la niche fonctionnelle d'une espèce (Hutchinson, 1957 ; Rosenfeld, 2002). La classification de la niche d'une espèce peut être étendue à sa niche fondamentale ou réalisée.

La niche fondamentale fait référence au volume potentiel le long de tous les axes qu'une espèce pourrait théoriquement occuper, si les caractéristiques intrinsèques propres à l'espèce, tels que les attributs morphologiques ou physiologiques, étaient les seuls déterminants (Hutchinson, 1957). En revanche, la niche réalisée est le volume qu'une espèce occupe réellement lorsqu'elle est contrainte par des facteurs biotiques et abiotiques (Hutchinson, 1957 ; Devictor *et al.*, 2010). Plus généralement, il est intéressant de noter que la notion de niche est particulièrement bien adaptée à l'approche fonctionnelle. Il suffit, en effet, de décrire chaque axe de la niche par un trait fonctionnel, la niche fonctionnelle d'une espèce étant sa position dans l'espace des traits fonctionnels (Rosenfeld, 2002).

1.3.2 La diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle est un concept qui peut être défini comme étant une composante de la biodiversité concernant les activités réalisées par les organismes dans les communautés et les écosystèmes (Petchey & Gaston, 2006). Elle permet une connaissance spécifique sur la façon dont les organismes interagissent entre eux et avec leur environnement, ainsi que leur impact sur ce dernier (Violle *et al.*, 2007). Pour démontrer les liens entre la diversité fonctionnelle, les processus écosystémiques, et les assemblages biologiques, il faut pouvoir mesurer la diversité fonctionnelle avec une série de variables. La mesure de la diversité fonctionnelle consiste à répertorier différents « traits fonctionnels ». Le terme « trait » a été utilisé avec des sens différents en fonction du domaine d'étude en écologie (Violle *et al.*, 2007).

Dans le cadre de ce travail, nous retiendrons qu'un trait est un concept défini comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu » (Violle *et al.*, 2007). Cette définition démontre qu'un trait est un concept défini au niveau de l'individu et est indépendant des caractéristiques du milieu externe. Les traits fonctionnels peuvent être des traits morphologiques qui représentent des adaptations à différents régimes alimentaires ou habitats, des traits physiologiques (p. ex. tolérance à la température), des traits reproductifs (p. ex. nombre d'œufs et diamètre des œufs) ou des traits comportementaux (p. ex. comportement migratoire ou soin parental) (Bremner *et al.*, 2003 ; Dumay *et al.*, 2004). Les traits peuvent être continus et catégoriels. Ils sont le reflet de stratégies de survie ou de colonisation des espèces.

1.3.3 Mesures de la diversité fonctionnelle

Au cours de la dernière décennie, des efforts importants ont été réalisés dans le but de proposer une standardisation des mesures de traits chez les coraux (Madin *et al.*, 2016 ; Bellwood *et al.*, 2019) et une expansion des méthodes pour l'analyse fonctionnelle (Mouillot *et al.*, 2013, 2014 ; Parravicini *et al.*, 2014). Deux approches principales ont émergé : d'une part, des groupes fonctionnels peuvent être définis en fonction de quelques caractéristiques comportementales/morphologiques (p. ex. affinités alimentaires) et les espèces observées sont classées dans différentes catégories fonctionnelles (Petchey et Gaston, 2006). D'autre part, la diversité fonctionnelle peut être calculée sur la base de traits fonctionnels spécifiques mesurés pour chaque espèce (ce qui est réalisé dans cette étude). Les indices de diversité des espèces ont été transposés aux mesures de la diversité fonctionnelle et plusieurs nouveaux indices ont été proposés (p. ex. Mason *et al.*, 2005 ; Petchey & Gaston, 2006 ; Villéger *et al.*, 2008). La diversité fonctionnelle d'une communauté abordée par la mesure des traits est habituellement décrite par trois types d'indices qui peuvent être combinés pour calculer différentes facettes de la diversité fonctionnelle (Mason *et al.*, 2005 ; Villéger *et al.*, 2008 ; exemples d'application, Mason *et al.*, 2007, 2008) : la richesse fonctionnelle (FRic), l'uniformité fonctionnelle (FEev), et divergence fonctionnelle (FDiv). Les indices FRic mesurent généralement la quantité d'espace de niche occupée, tandis que les indices FEev et FDiv décrivent comment cet espace est occupé.

1.3.4. Caractérisation fonctionnelle des coraux

Les coraux noirs, groupe cible du présent travail, n'ont pas encore fait l'objet d'une caractérisation fonctionnelle basée sur des traits écologiques et morphologiques, encore moins d'une réflexion sur les traits pertinents à mesurer. Néanmoins, une analyse de la diversité fonctionnelle a déjà fait l'objet de plusieurs études sur les coraux scléractiniaires (Madin *et al.*, 2016 ; Denis *et al.*, 2017). Malgré des décennies de recherche, beaucoup de questions restent en suspens à propos de la biologie fondamentale des populations coralliennes. Madin *et al.*, (2016) proposent dans leur étude de combler les lacunes constatées dans les données en priorisant les traits faciles à mesurer sur les coraux et en répertoriant ceux pour lesquels il manque des données. Ces traits sont souvent utilisés pour déterminer, par exemple, l'approximation de la vitesse à laquelle se produisent des processus particuliers du cycle de vie. Ainsi, la taille des polypes est considérée comme une approximation de l'alimentation hétéro-

trophe (Madin *et al.*, 2016). S'agissant des coraux, leur analyse est plus complexe que pour d'autres groupes animaux (ex. poissons) parce qu'ils sont coloniaux. Il est important de quantifier comment les traits des individus interagissent avec la taille de la colonie et comment des traits multiples se combinent pour influencer la condition physique des individus et de la population. La morphologie des coraux scléractiniaires est le principal déterminant des stratégies d'adaptation et l'un des meilleurs prédicteurs des réactions des assemblages coralliens aux perturbations (Denis *et al.*, 2017). Récemment, les caractéristiques morphologiques des colonies ont été proposées comme base pour déduire des taux de croissance non mesurés et comme élément clé d'un supertrait (c'est-à-dire une combinaison de traits qui saisit une grande quantité de variation pour un large éventail de processus biologiques, écologiques et évolutifs (Madin *et al.*, 2016)) corallien, car elles peuvent englober de grandes variations dans un large éventail de processus biologiques, écologiques et évolutionnaires (Denis *et al.*, 2017). Par conséquent, la morphologie pourrait être l'un des indicateurs les plus pertinents de l'état des récifs et un déterminant majeur de leur fonctionnement (Denis *et al.*, 2017).

1.4 Objectifs du travail

L'objectif général de ce travail est d'apporter de nouvelles connaissances sur l'éco-morphologie et le rôle des coraux noirs présents en eaux peu profondes le long de la côte sud-ouest de Madagascar. Les objectifs spécifiques sont de :

- (1) Caractériser au niveau écologique et morphologique (traits) les différentes espèces de coraux noirs d'un champ du Grand Récif de Tuléar,
- (2) Déterminer les traits éco-morphologiques pertinents pour la réalisation d'une analyse fonctionnelle,
- (3) Caractériser les niches fonctionnelles de six espèces abondantes (position relative et étendue),
- (4) Évaluer la diversité fonctionnelle des assemblages de deux sites d'étude d'un champ du Grand Récif de Tuléar, présentant des conditions environnementales supposées similaires.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Site d'étude

Le Grand Récif de Tuléar (Toliara) est situé à 2 km au large de la ville de Tuléar (Sud-Ouest de l'Océan Indien ; 23°20'-23°30' Sud de latitude et 43°30'E de longitude) (Figure 5). Sa longueur est estimée à environ 18 km et sa largeur varie entre 950 et 3 000 m (Pichon, 1978). Il est bordé au nord par le delta de la rivière Fiherenana et au sud par l'estuaire de la rivière Onilahy (Andréfouët *et al.*, 2013). Un lagon peu profond sépare le Grand Récif de la côte : la profondeur de ce lagon ne dépasse pas 10m à l'exception des deux passes (Harmelin-Vivien, 1979). Le champ de corail noir étudié est situé dans la passe Nord à environ 1700 m de la côte (Figure 6). Le champ s'étend sur environ 500 m de longueur et 300 m de largeur, où tous les coraux noirs se retrouvent entre 10 et plus de 50 m de profondeur (Terrana, 2018). Deux sites d'échantillonnage séparés d'environ 116 m ont été sélectionnés (Figure 6). La distance entre les deux sites et l'expérience des plongeurs pendant les campagnes de terrain supposent des conditions environnementales similaires au niveau de la courantologie, de la turbidité et de la topographie.

Le climat est subtropical, avec deux saisons distinctes : une saison des pluies chaude de novembre à avril et une saison plus fraîche de mai à octobre. La région est exposée au débit turbide d'eau douce de la rivière Fiherenana et se caractérise par une présence élevée de sédiments boueux (Sheridan *et al.* 2014). Le régime d'écoulement du fleuve est plus élevé pendant la saison des pluies et absent ou faible pendant la saison sèche. La vitesse du courant est de $0,05 \pm 0,03$ m/s (moyenne \pm SD) (Arfi *et al.*, 2007). Le courant côtier dominant s'écoule vers le nord, renforcé par les vents dominants du sud. Les marées sont semi-diurnes avec une moyenne de 2,1 m, atteignant un maximum de 4,2 m (Bouvy *et al.*, 2016).

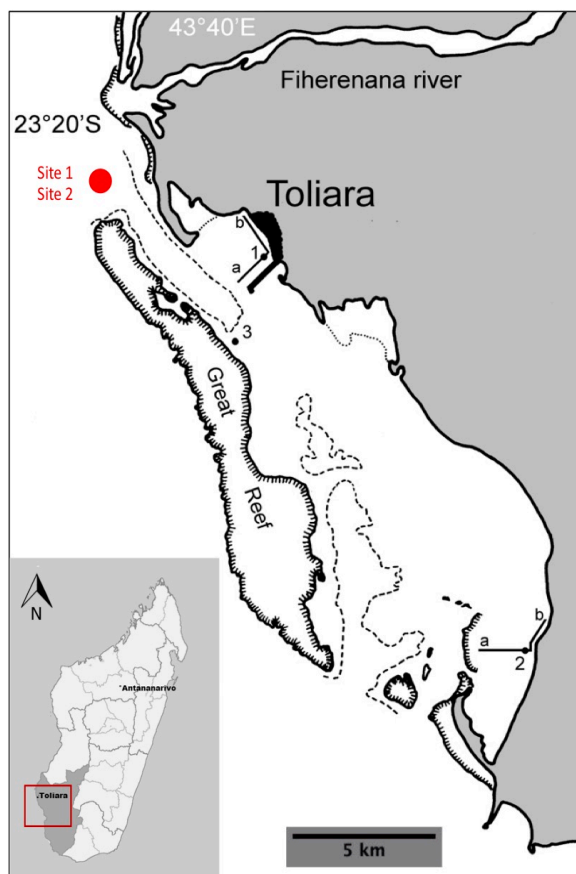


Figure 6: Image satellite du Grand Récif de Tuléar. Les deux points représentent les deux sites d'échantillonnages : Site 1 (LUC-TRAN-003 (23° 21.012' S ; 43° 36.835' E)) et site 2 (LUC-TRAN-004 (23° 20.978' S ; 43° 36.885' E)) (Google Earth).

Figure 5 : Carte de la côte du sud-ouest de Madagascar montrant le grand récif barrière de Tuléar bordé par le fleuve Fiherenana et donnant accès au canal du Mozambique avec une indication sur les sites d'études (site 1 et site 2), présents au nord du Grand Récif de Toliara.

2.2 Collecte des échantillons et des données

Au total, 133 colonies de coraux noirs, comprenant 12 espèces différentes ont été inspectées en plongée sous-marine, à des profondeurs variant entre 13 et 24 mètres, au cours de deux campagnes de terrain réalisées en 2018 : en mai-juin et en novembre (inspection de 60 et 73 colonies, respectivement). Lors des plongées, toutes les colonies ont été « étiquetées » et photographiées, avec à côté de chacune d'entre-elles un mètre (précision 1 cm) et un pied à coulisse (vernier 0,05 mm - 1/128") comme références. L'échantillonnage a été réalisé en ayant maximisé le temps de plongée et le nombre d'échantillons collectés. De ce fait, les effectifs obtenus reflètent l'abondance des colonies rencontrées. La profondeur à laquelle chaque colonie se trouvait a également été relevée. Deux colonies n'ont pas pu être caractérisées à cause du manque de photographies. Les prélèvements et les photographies ont été réalisées dans le cadre du projet COBICO (PDR, FRS-FNRS) par les docteurs Nicolas Sturaro et Lucas Terrana.

Pour les colonies non branchues, un fragment de tissu (1 à 3 cm²) a été collecté à la base de la colonie avec une lame de scalpel, afin de ne pas tuer des colonies entières. Pour les colonies branchues, les tissus étant très fins et difficiles à séparer de l'exosquelette, des branches fines ont été sectionnées à l'aide d'une pince coupante. Chaque échantillon a été subdivisé en deux parties. D'une part, les échantillons destinés aux analyses isotopiques ont été placés à l'étuve 50°C pour au moins 48 heures. D'autre part, les échantillons destinés à la morphologie ont été placés dans du formaldéhyde 10% et ils ont ensuite été transférés dans de l'éthanol à 70 %.

2.3 Mesures des traits écomorphologiques

En laboratoire, sur la base des photographies *in situ*, la forme générale des colonies de coraux a été déterminée. Les formes coloniales présentes ont été décrites en six catégories : en forme de fil de fer (filiforme), contorsionné, spiralé, en forme d'éventail, de buisson, ou de brosse à bouteilles (annexe 9 et 10). Différentes mesures ont été réalisées à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider *et al.*, 2012) sur les photographies : la longueur, la hauteur et la surface totale de chaque colonie. La densité des polypes a été estimée sur la base de l'examen d'une surface de 3 cm² pour chaque colonie non branchue et de 1 cm² pour les espèces branchues (figure 7). Afin de diminuer l'erreur potentielle associée à chaque comptage, trois sous répliques ont été réalisés pour chaque colonie. Le diamètre de la base et du haut de chaque colonie a également été relevé sur les photographies.

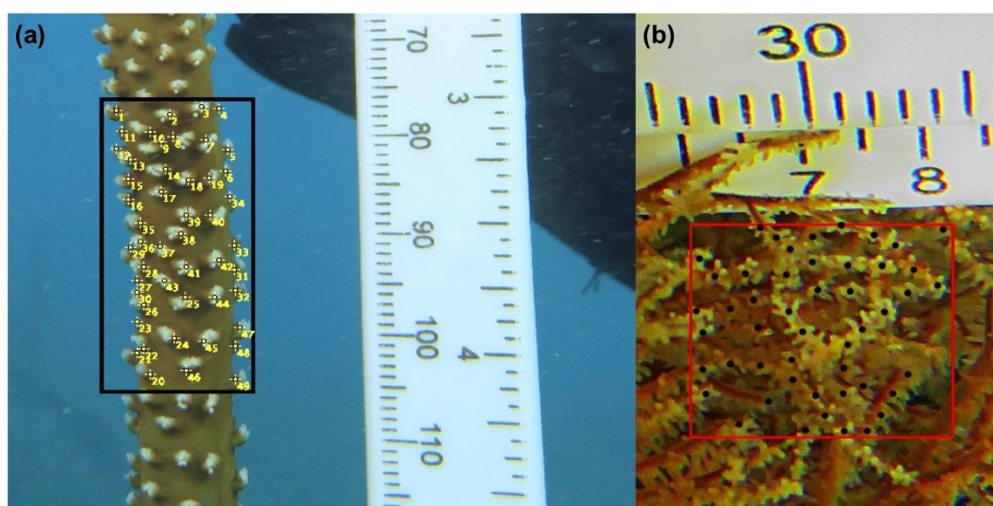


Figure 7 : Comptage du nombre de polypes pour une espèce non branchue *Cirrhipathes anguina* (a) sur une surface d'environ 3 cm² et une espèce branchue *Myriopathes ulex* (b) sur une surface de 1 cm² à l'aide du logiciel ImageJ.

Sur les échantillons conservés dans l'éthanol, d'autres mesures ont été réalisées à l'aide d'une loupe binoculaire (Zeiss Stemi 2000 C) surmontée d'une caméra et du logiciel IS-Capture (figure 8) : la taille des polypes (mesure réalisée entre les limites externes des tentacules distaux latéraux et proximaux latéraux), la taille des bouches (mesure réalisée d'une extrémité à l'autre de l'ouverture de la bouche) et l'espace interpolypaire (mesure réalisée entre le centre des bouches de deux polypes adjacents). Pour chacune de ces mesures, entre 5 et 10 relevés ont été réalisés par espèce.

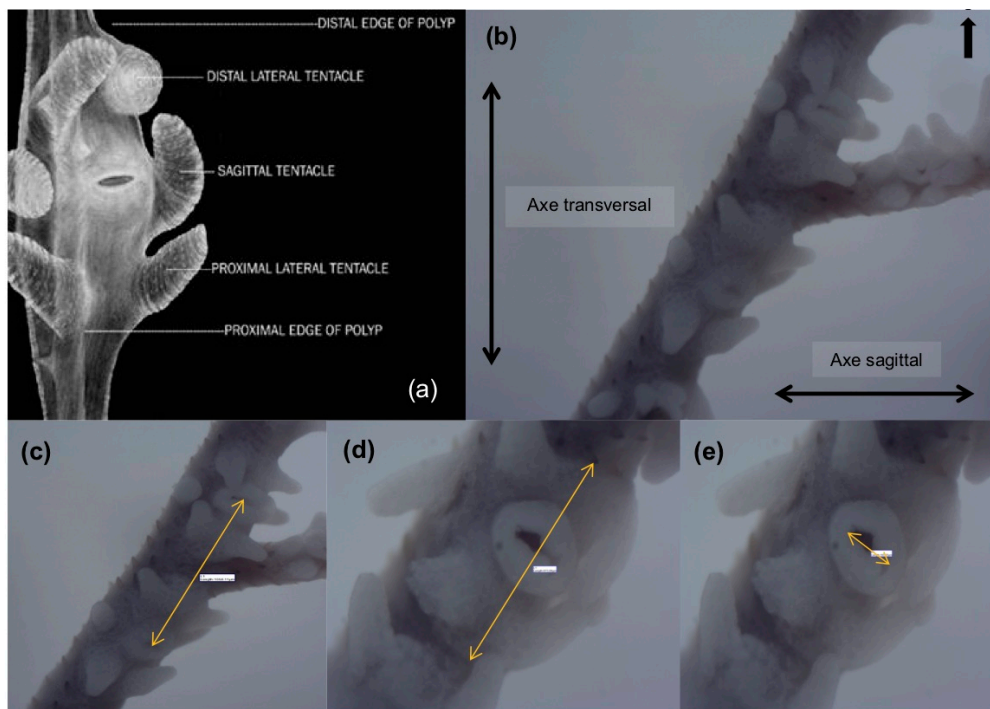


Figure 8 : (a) Description d'un polype (Terrana, 2018). Photos des mesures des polypes situés sur une branche de *Cupressopathes abies*, (b) les flèches noires indiquent les axes transversal et sagittal, (c) mesure de l'espace interpolypaire, (d) mesure de la longueur d'un polype et (e) mesure de la longueur d'une bouche d'un polype.

Les échantillons séchés ont été réduits en poudre pour l'analyse du contenu en carbone et en azote (%) ainsi que pour des mesures des rapports isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre (exprimés sous forme de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$ respectivement ; en ‰ (Coplen, 2011)). Ces données obtenues dans le cadre d'un autre travail de mémoire (voir Martin Cabrera, 2019 pour des détails sur le traitement des échantillons), ont été utilisées comme traits dans ce travail car elles reflètent une fonction importante des coraux noirs (l'acquisition de la nourriture).

Au total, 17 traits fonctionnels ont été identifiés à partir des mesures effectuées sur les colonies de coraux noirs (Tableau 1), afin de refléter principalement deux fonctions écologiques

d'intérêt (c.-à-d. la fourniture de l'habitat et l'acquisition de nourriture). Les traits fonctionnels qui décrivent l'acquisition de nourriture sont le $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{34}\text{S}$, N (%), C (%), C/N ratio, la taille du polype (μm), la mesure de la taille de la bouche du polype (μm) et le ratio taille de la bouche / taille du polype). Ceux qui décrivent la fourniture d'habitat pour des animaux associés sont la morphologie de la colonie, la hauteur (cm), la longueur (cm), la surface (cm^2), la mesure interpolypaire (μm) et le ratio base / haut. La densité des polypes (nombre de polypes/ cm^2) et la profondeur (en m) auxquelles se trouvent les colonies peuvent être associées aux deux fonctions. Par exemple, la taille de la bouche d'un polype est associée à la forme et à la taille de la proie. Plus précisément, la taille des proies choisies varie en fonction de l'espace buccal des coraux (Tazioli *et al.*, 2007). D'autre part, les ratios isotopiques du carbone et du soufre renseignent sur l'origine de la source de nourriture utilisée. Le soufre peut renseigner si l'origine de la source, proviendrait du lagon ou de la colonne d'eau océanique (McCutchan *et al.*, 2003). Les ratios isotopiques de l'azote déterminent la position trophique du consommateur (Post, 2002). Le tableau 1 résume l'ensemble des traits fonctionnels identifiés et indique leur signification écologique supposée.

Tableau 1 : Liste des 17 traits fonctionnels associés à l'acquisition de la nourriture et la fourniture d'habitat. La lettre entre parenthèses indique la fonction principale associée à chaque trait (A, acquisition alimentaire et H, habitat).

Traits fonctionnels	Unités de mesure	Signification écologique
Profondeur (A/H)	m	<i>La profondeur à laquelle se retrouvent les différentes espèces de coraux noirs est essentielle dans la détermination des niches écologiques. La profondeur pourrait influencer les proies potentielles disponibles et l'impact des coraux sur le transfert de nutriments dans la colonne d'eau.</i>
Morphologie de la colonie (H)		<i>La morphologie d'une colonie de corail détermine les interactions avec l'environnement physique et les autres organismes. Elle permet de promouvoir la richesse spécifique et l'abondance (Graham & Nash, 2013) via des processus écologiques critiques tels que le recrutement, la prédation et la compétition. (Hixon & Beets, 1993).</i>
Ratio diamètre base / haut (H)		<i>Le ratio du diamètre de la base sur le diamètre du haut de la colonie pourrait déterminer la résistance et la longévité d'une colonie et reflète un aspect de la morphologie.</i>
Hauteur (H)	cm	<i>La hauteur d'une colonie reflète les besoins énergétiques, ainsi que sa résistance, sa croissance et sa longévité (Jackson, 1979).</i>

Longueur (H)	cm	<i>Reflète les besoins énergétiques d'une colonie, ainsi que sa résistance, sa croissance et sa longévité (Jackson, 1979).</i>
Surface (H)	cm ²	<i>Reflète les besoins énergétiques d'une colonie, ainsi que sa résistance, sa croissance et sa longévité (Jackson, 1979).</i>
$\delta^{13}\text{C}$ (A)	‰	<i>L'acquisition de l'origine de la source nourriture est reflétée via l'utilisation des ratios isotopiques du carbone (exprimé en delta). L'alimentation est une composante essentielle de la niche écologique des organismes (Gravel et al., 2016). Le régime alimentaire détermine l'impact des coraux sur le fonctionnement des écosystèmes à travers les interactions trophiques et le recyclage des nutriments (Hempson et al., 2017).</i>
$\delta^{15}\text{N}$ (A)	‰	<i>Le rapport des isotopes stables en azote révèle la position trophique du consommateur.</i>
$\delta^{34}\text{S}$ (A)	‰	<i>Le rapport isotopique du soufre permet de différencier les sources alimentaires de la colonne d'eau (la source de soufre pour les producteurs primaires planctoniques) et du soufre sédimentaire (la source de soufre pour plusieurs organismes benthiques) (Peterson, 1999).</i>
N% (A)	%	<i>Détermine le contenu en azote d'un individu.</i>
C% (A)	%	<i>Détermine le contenu en carbone d'un individu et, potentiellement, la présence de réserves énergétiques.</i>
C/N ratio (A)		<i>Détermine le rapport entre les contenus en azote et carbone d'un individu.</i>
Densité des polypes (A/H)	Nombre polypes/cm ²	<i>Renseigne sur la quantité de nutriments pouvant être capturés et pourrait indiquer une complexité additionnelle de la structure de l'habitat.</i>
Taille polype (A)	μm	<i>Taille maximale des proies ou capacité à filtrer.</i>
Mesure bouche polype (A)	μm	<i>Forme de la proie et acquisition de nourriture.</i>
Mesure interpolypaire (H)	μm	<i>Ce trait pourrait fournir un indicateur additionnel de l'habitat à une échelle plus fine que celle de la morphologie générale.</i>
Ratio taille de la bouche / Taille du polype (A)		<i>Taille, forme maximale des proies et mode d'acquisition de nourriture (filtration).</i>

2.4 Caractérisation fonctionnelle des coraux noirs

2.4.1 Sélection de traits fonctionnels

La sélection des traits fonctionnels est souvent un moment critique dans les études (Petchey & Gaston, 2006). Le choix des traits, de leur nombre et de leur type (catégoriel vs continu), doit être guidé par la nécessité de décrire au mieux chaque fonction tout en évitant les redondances entre elles. En particulier, lorsque l'on utilise des traits fonctionnels dérivés d'autres caractères (exemple : les ratios), les caractères originaux ne doivent pas être utilisés dans le calcul de la diversité fonctionnelle puisque les caractères originaux et dérivés peuvent être liés.

Dans cette étude, sur les 17 traits initiaux (tableau 1), après obtention et analyses des résultats, il n'a été sélectionné pour l'analyse fonctionnelle que 6 traits qui reflètent au mieux les fonctions écologiques d'intérêts (les fonctions d'acquisition de la nourriture et de fourniture de l'habitat). Il s'agit de la morphologie de la colonie, de la hauteur du ratio diamètre base/haut, de la densité des polypes, du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$. La sélection des traits a été réalisée à partir d'une réflexion sur leur intérêt écologique mais également à l'aide d'analyses de corrélations de Pearson qui a permis d'évaluer la force et la direction de la relation entre deux variables continues. Il a été considéré qu'il y a une forte corrélation si le coefficient de corrélation est supérieur à 0,8 et une faible corrélation si le coefficient de corrélation est inférieur à 0,5. Parmi les 6 traits sélectionnés, un seul trait catégorique a été inclus dans la sélection car l'utilisation de ceux-ci pourrait sous-représenter le spectre de la variation interspécifique présent dans un assemblage (Kohli & Rowe, 2019). Les traits catégoriques peuvent fournir un degré de résolution approprié pour les études globales (à large échelle spatiale) prenant en compte un grand nombre de taxa, mais des données continues plus fines sont nécessaires pour capturer la variation entre espèces à des échelles spatiales et taxonomiques plus petites (Kohli & Rowe, 2019). Considérant les fonctions d'intérêt de l'étude et les autres traits sélectionnés, la morphologie de la colonie a été choisie comme trait catégorique. La taille des polypes, la mesure de la bouche des polypes et la mesure interpolypaire n'ont donc pas été prises en compte dans la suite des analyses. Pour l'analyse intra-spécifique, les mesures ont été réalisées à partir des mêmes traits, exceptée la morphologie.

2.4.2. Espace fonctionnel

Une matrice de dissimilarité fonctionnelle a été calculée entre toutes les paires de colonies en utilisant la distance de Gower (Gower, 1971). Cette distance permet d'utiliser des variables de différentes natures (catégorielles et continues), tout en leur donnant un poids égal (Buisson *et al.*, 2013 ; Villéger *et al.*, 2008). La matrice ainsi obtenue a ensuite été utilisée pour calculer une analyse en coordonnées principales (PCoA), en utilisant la correction de Cailliez afin de limiter l'effet des valeurs propres négatives. Cela a permis de représenter la répartition des colonies dans un espace fonctionnel multidimensionnel. L'espace fonctionnel de chaque espèce est représenté graphiquement par un nuage de points défini par ses traits fonctionnels et où les quatre premiers axes (nommés PCoA1, PCoA2, PCoA3 et PCoA4) ont été considérés.

2.4.3 Analyse des niches fonctionnelles réalisées

Pour évaluer la niche fonctionnelle réalisée d'une espèce, un espace de niche fonctionnelle multidimensionnelle peut être créé en utilisant les observations ou mesures faites sur les individus ou les colonies des organismes étudiés (Brandl & Bellwood, 2014). Le volume de la niche (volume de l'enveloppe convexe) est délimité par les individus ou les colonies ayant les positions les plus extrêmes dans l'espace multidimensionnel. Ainsi, le calcul de l'enveloppe convexe de chaque espèce a permis de mesurer le volume de la niche fonctionnelle occupée. En pratique, cela signifie que les espèces ayant de grands volumes de niches ont des sommets qui sont largement dispersés dans l'espace multidimensionnel, ce qui suggère que les individus ou les colonies de cette espèce présentent un degré élevé de variation dans leur niche fonctionnelle réalisée (Brandl & Bellwood, 2014). En revanche, le volume de niche est faible lorsque les colonies des espèces ne remplissent qu'une gamme restreinte de fonctions. Le chevauchement entre les volumes des niches fonctionnelles des espèces peut également être examiné.

2.5 Analyse de la diversité fonctionnelle

Afin d'analyser la diversité fonctionnelle, le nombre d'indices proposés dans la littérature est important : « Functional Group Richness », « Functional Attribute Diversity » (Walker *et al.*, 1999), FDvar (Mason *et al.*, 2003), « Functional Regularity » (Mouillot *et al.*, 2005). Chaque indice proposé se base sur différentes manières de mesurer la biodiversité et sur l'utilisation d'un ou plusieurs traits pour réaliser la mesure. Trois indices fonctionnels communs et complémentaires ont été utilisés dans le cadre de ce travail :

La **richesse fonctionnelle** (*FRic*) a été calculée dans les quatre dimensions. Elle est définie comme le volume occupé par l'assemblage dans l'espace fonctionnel (Cornwell *et al.*, 2004 ; Villéger *et al.*, 2008). Elle exprime pour l'assemblage des coraux dans chaque site, la proportion du volume de l'enveloppe convexe (*convex hull*) (%) que l'espèce occupe (Cornwell *et al.*, 2006).

L'**uniformité fonctionnelle** (*FEve*) décrit l'équitabilité de la distribution des espèces et leur abondance dans l'espace fonctionnel (Villéger *et al.*, 2008). Les variations de l'uniformité fonctionnelle mesurent les modifications de l'uniformité des distributions d'abondance dans l'espace fonctionnel. L'indice d'uniformité fonctionnel est supposé diminuer avec les perturbations (Mouillot *et al.*, 2013).

La **divergence fonctionnelle** (*FDiv*) est définie comme la déviation des espèces, pondérée par leur abondance, à la distance moyenne du centre de gravité de l'enveloppe convexe. Elle reflète la proportion de l'abondance totale qui est soutenue par les espèces ayant les fonctions les plus extrêmes. L'évolution de la divergence fonctionnelle reflète les changements dans l'écart d'abondance pondérée des valeurs des traits des espèces de l'espace fonctionnel rempli par la communauté (Laliberté & Legendre, 2010).

Toutes les analyses de données ont été effectuées dans le logiciel R en utilisant les packages *vegan* (Oksanen *et al.*, 2016), *worms* (Holstein, 2018), *ape* (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004), *cluster* (Maechler, Rousseeuw, Struyf, Hubert, & Hornik, 2017) et *FD* (Laliberté & Legendre, 2010) ainsi que les fonctions “*quality_funct_space*” et “*multidimFD*” (Mouillot, Graham, *et al.*, 2013b) disponible à l'adresse <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>.

III. RÉSULTATS

Au total, 131 colonies réparties en 12 espèces de coraux noirs (Annexe 9 et 10) ont été examinées : 2 colonies pour l'espèce *Antipathes cf. virgata*, 1 colonie pour l'espèce *Antipathes flabellum*, 45 colonies pour l'espèce *Cirripathes anguina*, 4 colonies pour l'espèce *Cirripathes contorta*, 12 colonies pour l'espèce *Cirripathes densiflora*, 1 colonie pour l'espèce *Cirripathes rumphii*, 8 colonies pour l'espèce *Cirripathes spiralis*, 28 colonies pour l'espèce *Cupressopathes abies*, 13 colonies pour l'espèce *Cupressopathes cf. pumila*, 1 colonie pour l'espèce *Cupressopathes nsp*, 5 colonies pour l'espèce *Myriopathes cf. ulex* et 11 colonies pour l'espèce *Stichopathes maldivensis*.

3.1 Caractérisation écomorphologique

La description générale des traits fonctionnels de l'ensemble des espèces de coraux noirs est présentée dans le tableau 2. On note la présence d'une grande variabilité des données écomorphologiques au niveau interspécifique (le coefficient de variation qui est le rapport entre l'écart-type et la moyenne, varie entre 2.4% et 246,5% ; Tableau 2), excepté pour les valeurs isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) (coefficient de variation faible de 2.8% et de 2.4% respectivement ; Tableau 2). Une grande variation des traits fonctionnels est également observée au niveau intraspécifique (Annexes 1 et 2).

Tableau 2 : Description générale (moyenne, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV (coefficient de variation en %) des mesures réalisées sur les 16 traits fonctionnels continus de l'ensemble des colonies de coraux noirs.

	Moyenne	Écart-type	Min	Max	CV (%)
<i>Profondeur (m)</i>	19,0	2,4	13,0	24,1	12,9
<i>Ratio base / haut</i>	7,17	17,68	0,25	145,00	246,5
<i>Hauteur (cm)</i>	104	78	18	344	74,4
<i>Longueur (cm)</i>	113	82	18	353	72,8
<i>Surface (cm²)</i>	382	615	29	5526	160,7
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	43,2	35,0	4,7	357,7	81,0
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-19,6	0,5	-20,6	-17,8	-2,8
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	7,7	1,3	5,1	11,8	17,2
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	19,5	0,5	18,3	21,0	2,4
<i>N (%)</i>	9,9	1,4	7,1	13,5	13,9

<i>C (%)</i>	36,0	2,9	27,9	41,6	8,1
<i>Ratio C/N</i>	3,7	0,4	2,8	4,7	9,9
<i>Taille polype (μm)</i>	906	454	422	2112	50,1
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	162	77	51	438	47,4
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	1346	590	639	2888	43,8
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	0,18	0,07	0,07	0,31	36,1

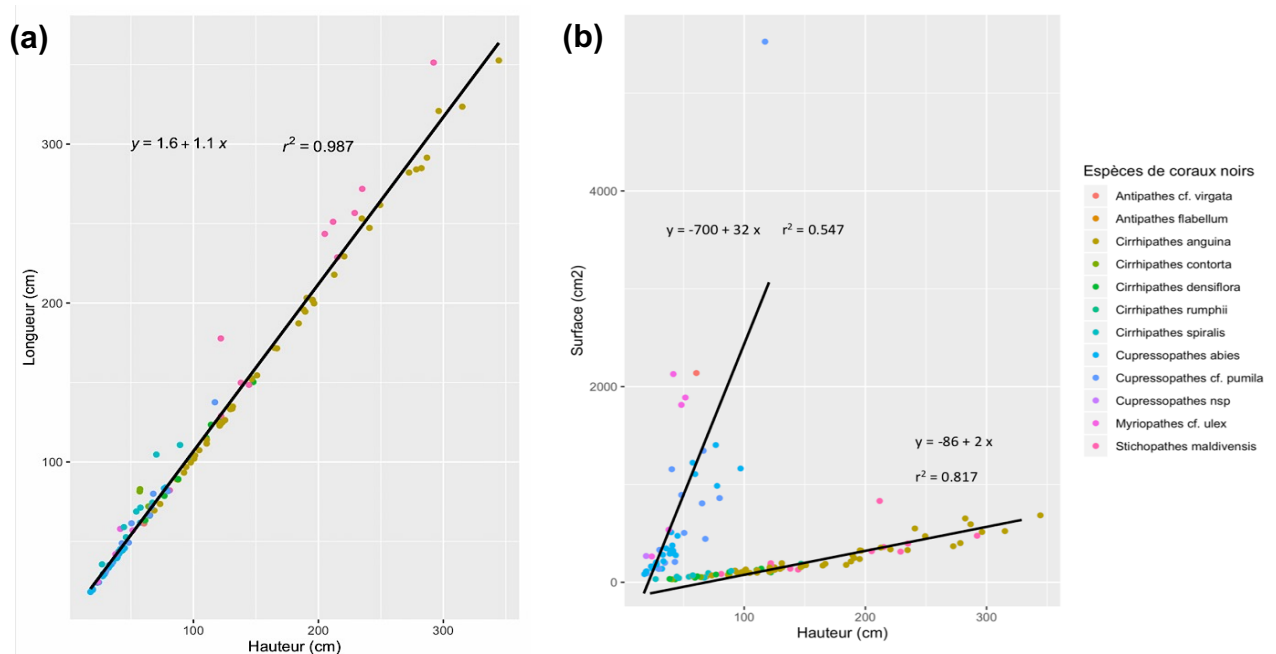
Une analyse de corrélation de Pearson a été réalisée sur les 16 traits fonctionnels continus. Les résultats de l'analyse sont présentés dans le Tableau 3. Les paires de variables ayant de fortes corrélations positives sont : la longueur et la hauteur (0,99), la taille du polype et le ratio C/N (0,78), la taille du polype et la mesure interpolypaire (0,86). Le rapport C/N est, quant à lui, modérément corrélé à la variable de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (0,68), ce qui est également le cas pour la taille de la bouche qui est modérément corrélée à la taille du polype (0,65). La paire de variables ayant une assez forte corrélation négative est le N (%) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (-0,73).

Tableau 3 : Matrice de corrélation de Pearson présentant les traits fonctionnels continus des coraux noirs.

	<i>Profondeur (m)</i>	<i>Ratio base/ haut</i>	<i>Hauteur (cm)</i>	<i>Longueur (cm)</i>	<i>Surface (cm²)</i>	<i>Densité (nbr polypes /cm²)</i>	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	$\delta^{34}S$ (‰)	<i>N</i> (%)	<i>C</i> (%)	<i>Ratio C/N</i>	<i>Taille polype (μm)</i>	<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	<i>Mesure inter- polypaire (μm)</i>	<i>Ratio taille bouche / polype</i>
<i>Profondeur (m)</i>	1,00															
<i>Ratio base/haut</i>	0,20	1,00														
<i>Hauteur (cm)</i>	-0,04	-0,24	1,00													
<i>Longueur (cm)</i>	-0,04	-0,22	0,99	1,00												
<i>Surface (cm²)</i>	0,00	0,21	0,03	0,05	1,00											
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	-0,04	0,13	-0,46	-0,47	0,19	1,00										
$\delta^{13}C$ (‰)	-0,07	-0,01	-0,05	-0,05	-0,11	0,01	1,00									
$\delta^{15}N$ (‰)	-0,09	-0,34	0,52	0,51	-0,30	-0,45	0,03	1,00								
$\delta^{34}S$ (‰)	0,07	-0,29	0,30	0,30	-0,13	-0,27	0,19	0,38	1,00							
<i>N</i> (%)	0,06	0,33	-0,44	-0,46	0,25	0,41	0,00	-0,73	-0,52	1,00						
<i>C</i> (%)	0,21	0,25	-0,28	-0,32	0,12	0,24	-0,22	-0,42	-0,50	0,72	1,00					
<i>C/N ratio</i>	0,08	-0,26	0,38	0,37	-0,24	-0,39	-0,21	0,68	0,30	-0,80	-0,18	1,00				
<i>Taille polype (μm)</i>	0,32	-0,33	0,62	0,67	-0,27	-0,41	-0,07	0,64	0,31	-0,69	-0,40	0,78	1,00			
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	0,15	-0,29	0,32	0,35	-0,18	-0,25	-0,05	0,38	0,30	-0,42	-0,20	0,46	0,65	1,00		
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	0,27	-0,35	0,48	0,51	-0,39	-0,34	0,31	0,68	0,45	-0,58	-0,35	0,61	0,86	0,50	1,00	
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	-0,30	0,07	-0,20	-0,23	0,27	0,32	-0,45	-0,43	-0,15	0,30	0,16	-0,35	-0,42	0,34	-0,48	1,00

Des régressions linéaires (Figure 9) ont été réalisées entre certains traits fonctionnels afin d'établir une relation linéaire entre deux variables quantitatives continues. L'analyse graphique démontre qu'entre les traits de hauteur et de longueur (graphique a) il y a la présence d'une pente positive et une très forte corrélation des points ($r^2=0,99$). De même que pour les traits de hauteur et de surface (graphique b) mais avec la présence de deux droites de régression à pentes positives ayant de fortes corrélations des points pour chacune d'elle ($r^2=0,55$ et $r^2=0,82$). La présence des deux droites permet de dissocier les espèces branchues et les espèces non branchues.

L'analyse graphique entre les traits de mesure de la taille des polypes et la mesure de l'espace interpolypaire (graphique c) et la taille des polypes et la bouche des polypes (graphique d) révèle une tendance linéaire, mais avec une forte variabilité autour de la droite. A l'inverse, l'analyse graphique du $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et du $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique e.) et du $\delta^{34}\text{S}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique f) indique une très faible corrélation des points ($r^2 = 0,00$ et $r^2 = 0,15$) mais suggère également une dissociation entre les espèces branchues en haut de la droite et les espèces non branchues en bas de la droite. Enfin, l'analyse graphique du $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et du $\delta^{34}\text{S}$ (‰) (graphique g) démontre une très faible corrélation des points ($r^2=0,04$).



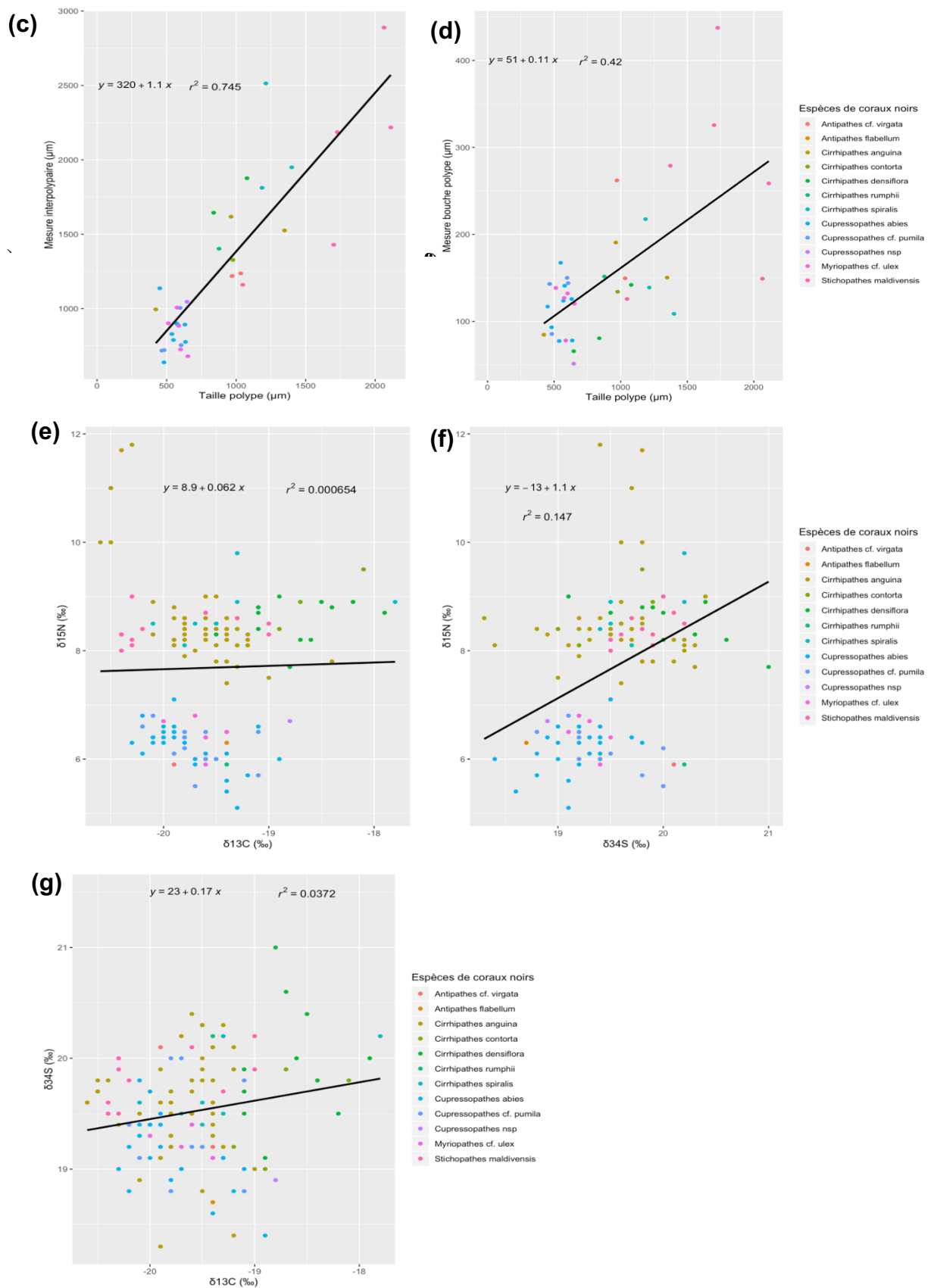


Figure 9 : Régressions linéaires entre différents traits fonctionnels : hauteur et longueur (graphique a), hauteur et surface (graphique b), taille du polype et mesure de l'espace interpolypaire (graphique c), taille du polype et mesure de la bouche d'un polype (graphique d), $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique e), $\delta^{34}\text{S}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (graphique f) et $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{34}\text{S}$ (‰) (graphique g).

Ces mesures de corrélation (tableau 3) et de régression (figure 1) ont fait l'objet d'une analyse préliminaire, qui a permis par la suite de sélectionner les principaux traits fonctionnels utilisés pour l'analyse fonctionnelle et ainsi éviter une redondance au niveau de l'information transmise. Les principaux traits pertinents sélectionnés sont : la morphologie, la hauteur, $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰), la densité de polypes et le ratio diamètre base /haut.

3.2 Les niches fonctionnelles

3.2.1 Variation interspécifique

Les volumes des niches ont été représentés pour les 6 espèces de coraux noirs pour lesquelles nous avons un nombre suffisant de mesures (figure 10) : *C. spiralis* (5,7%), *S. maldivensis* (8,1%), *C. densiflora* (12,5%), *C. pumila* (14,3%), *C. abies* (32,2%), *C. anguina* (47,1%). Le volume des niches varie considérablement en fonction des espèces.

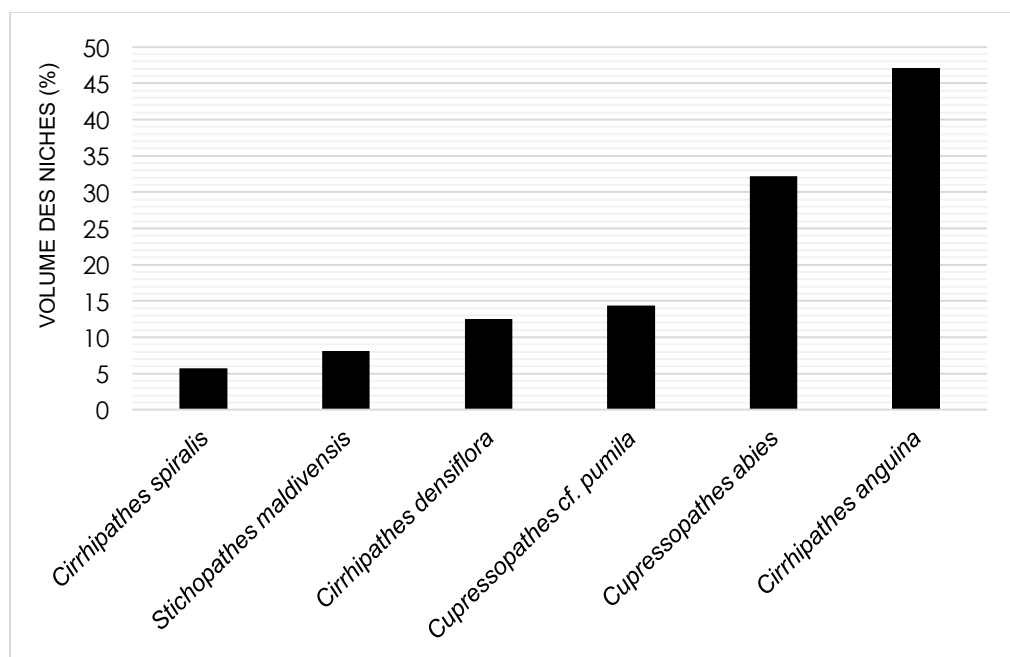


Figure 10 : Les volumes relatifs des niches fonctionnelles de 6 espèces de coraux noirs (*C. spiralis*, *S. maldivensis*, *C. densiflora*, *C. pumila*, *C. abies*, *C. anguina*). Les barres indiquent le pourcentage d'espace de niche occupé par une espèce par rapport à l'espace de niche total des 6 espèces.

Les résultats de l'analyse en coordonnées principales sont représentés graphiquement sur la figure 11. Dans l'espace multidimensionnel, les quatre premiers axes expliquent 62.7% de la variance totale (PCoA 1 = 18,6%, PCoA2 = 16.9%, PCoA3 = 15,1%, PCoA4 = 12,1% ; Figure 2).

En se basant sur les deux premiers axes (PCoA1 et PCoA2), on observe que les espèces *S. maldivensis* (mauve) et *C. anguina* (noir) possèdent des niches fonctionnelles qui se chevauchent. Les espèces *C. densiflora* (rouge), *C. spiralis* (vert), *C. pumila* (bleu clair) et *C. abies* (bleu foncé) sont toutes caractérisées par de petits volumes de niches fonctionnelles séparées. La partie gauche (avec les points de couleur mauve, noir, rouge et vert) reprend les espèces non branchues tandis que la partie de droite (avec les points de couleur bleu clair et bleu foncé) reprend les espèces branchues. Sur les deux autres axes (PCoA3 et PCoA4), on distingue les espèces *C. anguina* (noir), *S. maldivensis* (mauve), *C. densiflora* (rouge), *C. abies* (bleu foncé) qui possèdent des niches fonctionnelles qui se chevauchent. Les espèces *C. pumila* (bleu clair) et *C. spiralis* (vert) ont des niches fonctionnelles séparées.

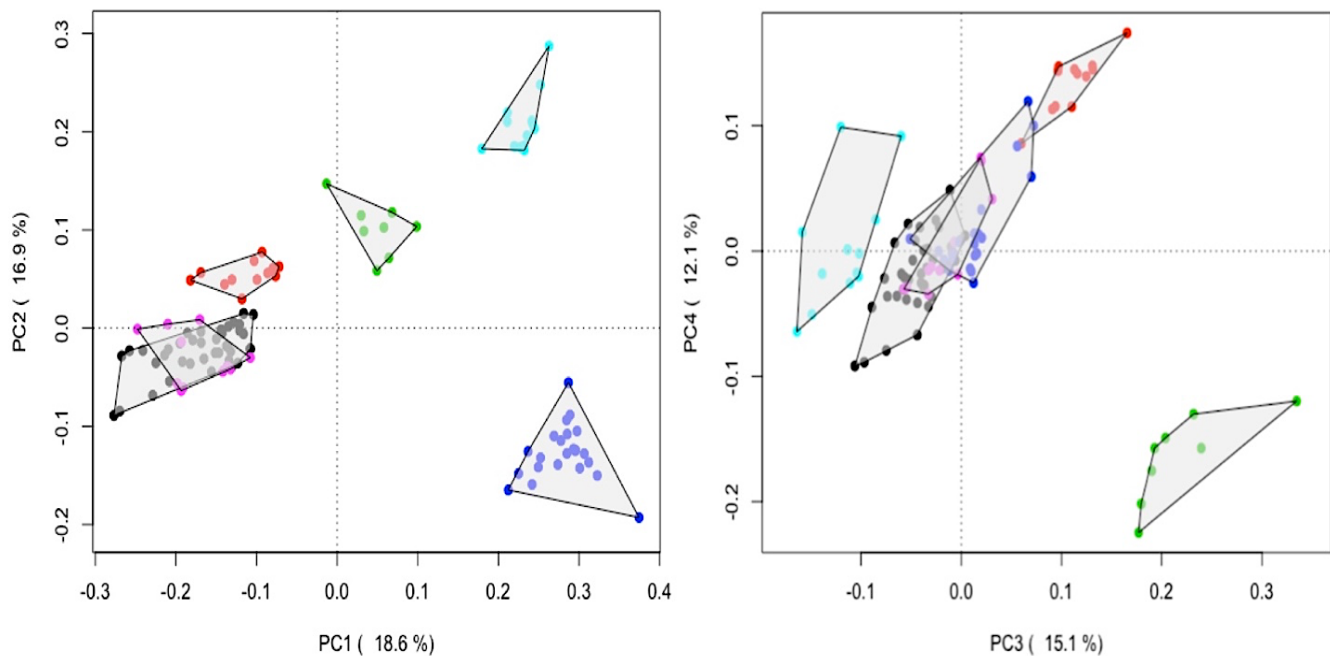


Figure 11 : Volumes des niches fonctionnelles de *C. spiralis* (vert), *C. densiflora* (rouge), *C. anguina* (noir), *S. maldivensis* (mauve), *C. pumila* (bleu clair) et *C. abies* (bleu foncé) à travers les quatre axes d'une analyse en coordonnées principales (PCoA). Les lignes solides contourment les colonies les plus extrêmes à partir desquels les volumes des niches (volumes de l'enveloppe convexe) sont représentés.

3.2.2 Variation intraspécifique

L'analyse des niches fonctionnelles au niveau intraspécifique concerne les espèces *C. anguina* (Figure 12a) et *C. abies* (Figure 12b) pour lesquelles nous disposons d'un nombre suffisant de mesures. Les résultats de l'analyse de l'espèce *C. anguina* (Figure 11a) indique que les quatre

premiers axes expliquent 95,73% de la variance totale (PCoA 1 = 39,03%, PCoA2 = 31,5%, PCoA3 = 18,2%, PCoA4 = 7%). Les résultats de l'analyse de l'espèce *C. abies* (Figure 11b) indique que les quatre premiers axes expliquent 91,2% de la variance totale (PCoA 1 = 35,9%, PCoA2 = 23,6%, PCoA3 = 20,6%, PCoA4 = 11,1%). Spécifiquement, pour les deux espèces, l'axe PCoA1 est essentiellement fonction de la hauteur et du $\delta^{15}\text{N}$. L'axe PCoA2 est principalement associé à des traits fonctionnels relatifs à l'acquisition alimentaire ; les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et à la densité des polypes.

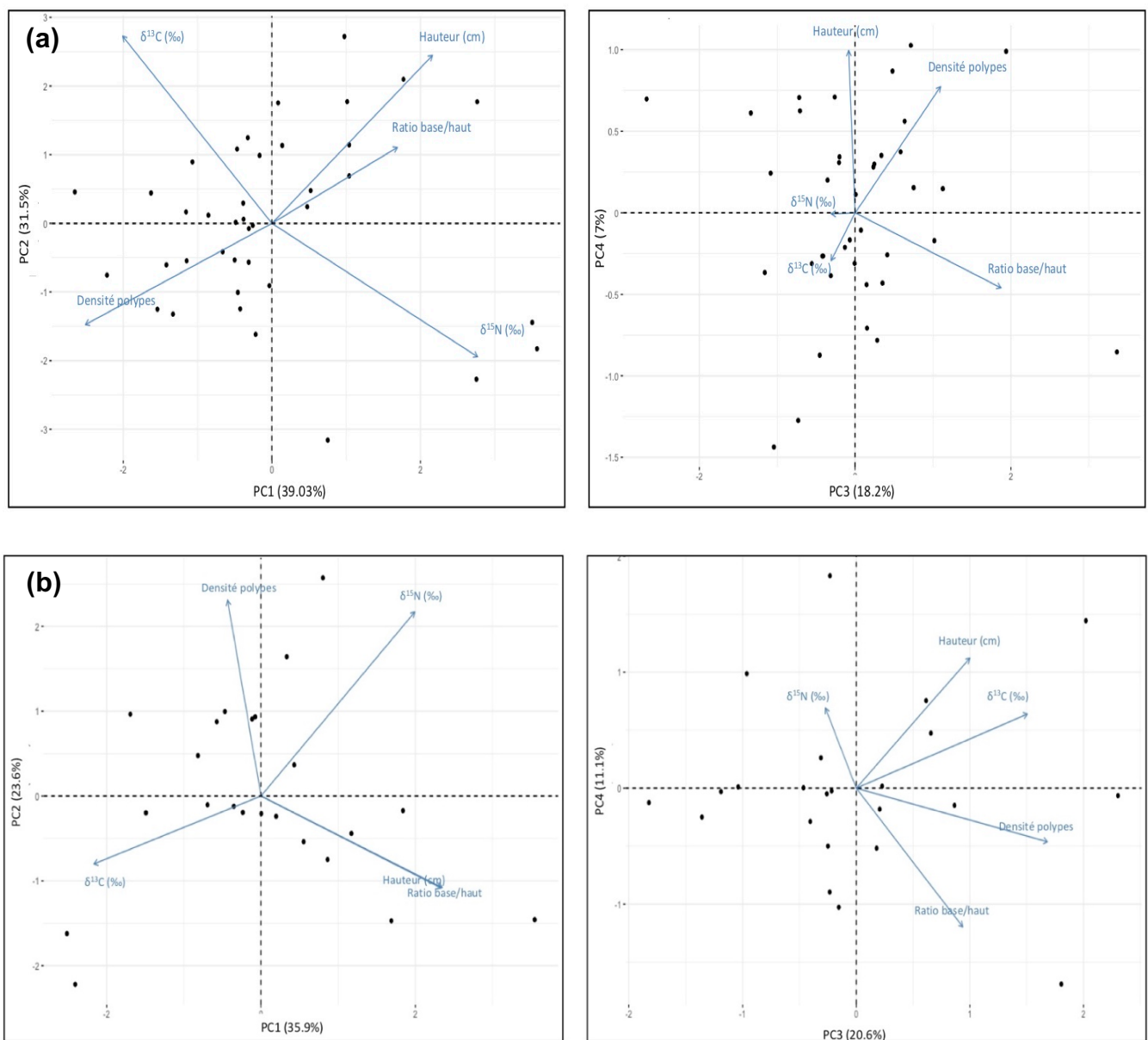


Figure 12 : Volumes des niches fonctionnelles de *C. anguina* (graphique a) et *C. abies* (graphique b) à travers les quatre axes d'une analyse en coordonnées principales (PCoA). Les vecteurs sont représentés par les traits de mesures : Ratio base/haut, Densité des polypes, Hauteur, $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰).

3.3 La diversité fonctionnelle

La richesse spécifique est de 10 espèces (sur 67 colonies explorées) pour le site 1 et de 10 espèces (sur 64 colonies explorées) pour le site 2 (figure 13). La richesse fonctionnelle (FRic) est relativement similaire pour les deux sites ; la valeur est de 0,451 pour le premier site et de 0,369 pour le deuxième site. L'uniformité fonctionnelle (FEve) est également similaire pour les deux sites, 0,958 pour le premier site et 0,974 pour le deuxième site. Leurs valeurs étant plus proches d'un que de zéro, ce qui indique que les assemblages sont plutôt caractérisés par une distribution uniforme des espèces dans l'espace fonctionnel. La divergence fonctionnelle (FDiv) varie aussi très légèrement pour les deux sites, 0,903 pour le premier site et 0,870 pour le deuxième site.

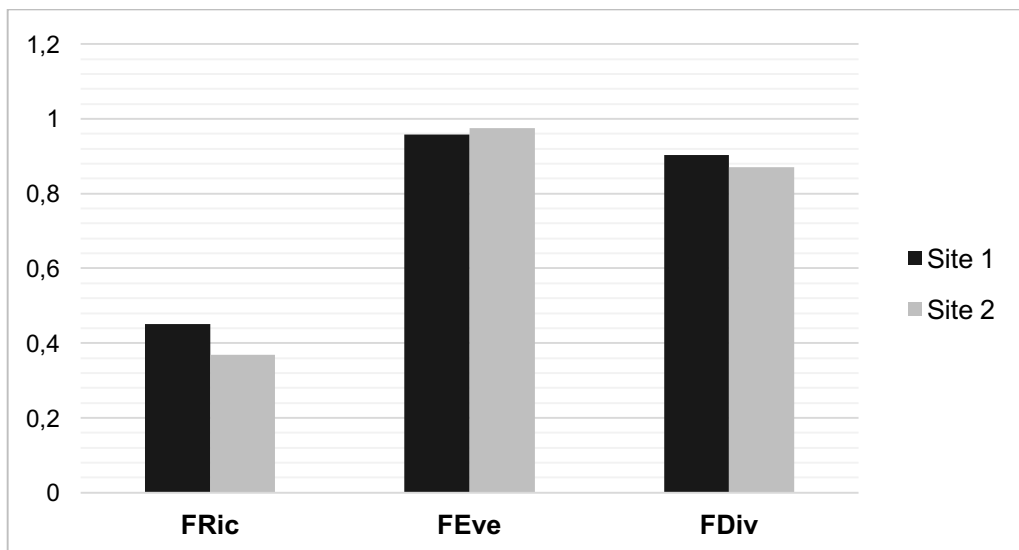


Figure 13 : Histogramme montrant les divers indices qui reflètent des facettes complémentaires de la diversité fonctionnelle : la richesse fonctionnelle (*FRic*), l'uniformité fonctionnelle (*FEve*) et la divergence fonctionnelle (*FDiv*) des coraux noirs présents sur les deux sites d'étude

IV. DISCUSSION

Lors de cette étude, des traits fonctionnels catégoriques et continus ont été sélectionnés, afin de refléter au mieux les fonctions d'acquisition de nourriture et de fourniture d'habitat. Sur cette base, l'étude des niches fonctionnelles au niveau interspécifique indique la présence d'une dissociation claire de la position entre les espèces, exceptées pour deux espèces où les niches se chevauchent. De plus, le volume des niches varie considérablement en fonction de l'espèce, ce qui est reflété également au niveau intraspécifique par une variation individuelle importante. Le calcul de plusieurs indices fonctionnels (la richesse fonctionnelle, l'uniformité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle) appliqué sur deux sites aux conditions environnementales similaires montrent que la diversité fonctionnelle est identique.

4.1 Variation écomorphologique chez les coraux noirs

La description des traits fonctionnels de l'ensemble des espèces de coraux noirs montre une grande variabilité des caractéristiques écomorphologiques au niveau interspécifique et intraspécifique. Au niveau interspécifique, il existe une grande variété dans la morphologie des colonies de coraux noirs (par exemple en forme de spirale, de buisson, de bouteille). Plus simplement, ces morphologies peuvent être catégorisées en deux groupes principaux (les espèces branchues et les espèces non branchues). Dans la littérature, au niveau fonctionnel, ces deux groupes présentent des stratégies alimentaires différentes (Terrana, 2018 ; Martin Cabrera, 2019) et des niches trophiques distinctes : les espèces branchues se situent à un niveau trophique inférieur à celui des espèces non branchues. Les espèces ont également des hauteurs différentes : l'espèce *C. abies* a une hauteur moyenne de 40 cm alors que l'espèce *S. maldivensis* possède une hauteur moyenne de 181 cm. Dans la littérature, certaines colonies du genre *Stichopathes* peuvent atteindre des hauteurs extrêmes allant jusqu'à 5 m (Grigg, 1964). Le constat est identique en ce qui concerne les surfaces des colonies, *C. densiflora* possède une surface moyenne de 87 cm² et l'espèce *C. pumila* présente une surface moyenne de 961 cm². S'agissant de la taille des polypes, des variations existent aussi en fonction des espèces, par exemple, l'espèce *C. pumila* possède une taille moyenne de 538 μm et l'espèce *S. maldivensis* possède une taille moyenne de 1671 μm . Comparativement, dans la littérature, l'espèce *S.*

maldivensis possède des polypes qui mesurent jusqu'à 2470 μm (Terrana, 2018). De plus, la disposition des polypes, ou la taille de la bouche des polypes peuvent être totalement différentes selon les espèces (environ 51 μm en moyenne chez l'espèce *Cupressopathes nsp* et 438 μm en moyenne chez l'espèce *S. maldivensis*). Par exemple, l'espèce *C. abies* présente des colonies monopodiales en forme de brosse à bouteilles, les polypes sont situés sur un seul côté de la branche. De même, l'espèce *C. anguina* est une espèce de coraux noirs non branchue, de couleur jaune pâle et dont les polypes sont situés tout autour de la branche de façon irrégulière (Terrana, 2018).

Les coraux noirs présentent également une grande variabilité des mesures au niveau intraspécifique, pouvant conduire à la description de morphotypes différents pour une même espèce. Par exemple, l'espèce *C. anguina* peut présenter des morphotypes de couleurs différentes. Bien que la variation intraspécifique observée pourrait obscurcir le choix des traits pertinents, l'étendue des mesures présentes au niveau interspécifique chez les coraux noirs justifie leur utilisation dans une analyse fonctionnelle. Par exemple, la taille minimale d'un polype mesuré chez l'espèce *Stichopathes maldivensis* est de 1048 μm et la taille maximale est de 2112 μm . Autre exemple, la taille minimale d'une bouche d'un polype observé chez l'espèce *Cirrhopathes anguina* est de 85 μm et la taille maximale est de 277 μm . Dans la littérature, il y a peu très d'informations concernant la variabilité intraspécifique présente chez les coraux noirs (Terrana, 2018).

4.2 Sélection et pertinence des traits fonctionnels

Le choix des traits utilisés revêt une importance primordiale pour évaluer un assemblage fonctionnel parce qu'il dépend, à la fois, de la question écologique traitée et des caractéristiques de la communauté étudiée (Petchey & Gaston, 2006). En début d'analyse, 17 traits fonctionnels complémentaires ont été sélectionnés reflétant les fonctions écologiques d'intérêt que sont : les stratégies associées à la fourniture d'habitat et à l'acquisition de nourriture.

La profondeur a été mesurée car elle détermine les préférences d'habitats des espèces et semble être le résultat d'interactions entre facteurs biotiques et abiotiques (Tazioli *et al.*, 2007). En termes de facteurs biotiques, la compétition pour l'espace avec les coraux scléractiniaires dans la partie peu profonde du récif est la raison la plus probable pour laquelle les antipathaires ont montré une tendance à l'abondance et à la diversité croissante avec la profondeur, comme l'ont observé Sanchez *et al* (1998) et Sanchez (1999). Il est également possible qu'à plus grande profondeur, les conditions de lumière et de mouvement de l'eau soient optimales pour plusieurs

espèces de coraux noirs. Sanchez *et al.*, (1998) et Sanchez (1999) citent la diminution de l'intensité lumineuse, l'inclinaison du substrat (ombrage), la nourriture en suspension, les régimes d'écoulement, l'exposition aux vagues et les événements historiques comme facteurs majeurs expliquant la distribution des coraux noirs. En particulier, les espèces non branchues (genre *Cirripathes* et *Stichopathes*) et les espèces branchues (genre *Cupressopathes*) vivant dans des habitats exposés où de forts courants de différentes directions circulent (Tazioli *et al.*, 2007). Les antipathaires ont une large distribution bathymétrique comprise entre 2 et 8600 m (Wagner *et al.*, 2012). Mais dans le cadre de notre étude, étant donné que la tranche de profondeur à laquelle les colonies ont été investiguées est constante et relativement petite (entre 13 et 24m), ce trait n'a pas été sélectionné pour l'analyse fonctionnelle.

La morphologie et la taille des organismes (longueur, hauteur et surface) ont également été prises en compte car elles décrivent bien la diversité d'habitats associés aux coraux noirs et déterminent l'interaction avec l'environnement physique et avec d'autres organismes (Denny, 1993 ; Vogel, 1996). Cela est particulièrement vrai pour les organismes coloniaux sessiles, où les variations morphologiques sont liées à une série de processus biologiques et écologiques (Jackson 1977, 1979). Par exemple, le fait de grandir à partir du benthos, vers le haut pour les coraux non branchus, réduit la compétition benthique, tandis que la croissance latérale pour les coraux branchus, réduit la mortalité des colonies entières en répartissant le risque (Jackson, 1979) et induit par la même occasion une augmentation de la capacité de capture des proies. Parallèlement, comme pour les structures coralliennes, la morphologie et la taille des coraux noirs fournissent un habitat direct à de nombreux taxons et peuvent servir de refuge aux poissons adultes et juvéniles (Friedlander & Parrish, 1998 ; Kerry & Bellwood, 2012 ; Wagner *et al.*, 2012).

La taille des polypes, la taille de la bouche et l'espace interpolypaire sont des traits qui ont été jugés importants dans l'étude car ils sont liés au mode d'alimentation des coraux. La taille et la forme des polypes détermine la taille des particules dont les coraux peuvent se nourrir (Lewis, 1978). Complémentaire à la taille d'un polype, la surface ou le diamètre de la bouche sont également informatifs sur le type de proies susceptibles d'être attrapées (Tazioli *et al.*, 2007). Néanmoins, ils n'ont pas été intégrés dans l'analyse fonctionnelle car un choix a dû être réalisé sur le nombre de traits catégoriels (Kohli & Row 2019).

Les valeurs isotopiques $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$ ont également été prises en compte. Le rapport isotopique du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) fournit des informations sur l'origine des sources alimentaires, tandis que le rapport des isotopes stables en azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) révèle la position trophique du consommateur. Néanmoins, il peut y avoir des situations dans lesquelles les sources ont la

même composition isotopique pour le carbone et l'azote, ce qui ne permet pas toujours d'identifier précisément ce qui a été assimilé par le consommateur. Pour résoudre ce problème, l'ajout de soufre comme troisième élément permet parfois de mieux différencier les sources alimentaires impossibles à distinguer en utilisant seulement deux éléments (Connolly *et al.*, 2004). Le rapport isotopique du soufre ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$) permet également de différencier les sources alimentaires de soufre présentes dans la colonne d'eau (la source de soufre pour les producteurs primaires planctoniques) et du soufre sédimentaire (la source de soufre pour plusieurs organismes benthiques) (Peterson, 1999). Cependant dans notre étude, lors de la sélection des traits, les valeurs isotopiques du soufre n'ont pas été prises en compte car elles n'ont pas permis de distinguer le régime alimentaire des différentes espèces de coraux noirs (Martin Cabrera, 2019).

En comparaison de notre étude, d'autres recherches portant sur les coraux scléactiniaires ont été réalisées en utilisant des traits relativement semblables mais pour répondre à des problématiques différentes. Dans leur étude, Denis *et al.*, 2017, se basent essentiellement sur les caractéristiques morphologiques des coraux scléactiniaires pour réaliser leur analyse fonctionnelle. La sélection des traits a été réalisée sur des traits morphologiques dits "typiques" : arborescente, touffue, table, foliose, colonne, massive, incrustante et libre. Ces traits morphologiques ont été choisis pour limiter l'ambiguïté et aussi pour saisir une gamme de formes qui, selon leurs hypothèses, pourraient être liées au rôle fonctionnel de l'espèce dans l'écosystème. Cette approche a permis de quantifier la diversité morphologique et évaluer la complexité structurelle de l'habitat fourni par les coraux. Les morphologies coralliennes apparaissent toujours comme des déterminants majeurs du fonctionnement des écosystèmes en raison de leur importance dans la différenciation des stratégies d'adaptation, la prédiction des réponses des assemblages coralliens aux perturbations (Bellwood *et al.*, 2019).

Dans leur étude, Darling *et al.*, 2012, évaluent et identifient les stratégies du cycle biologique des coraux de récifs à partir de différents traits, cette étude ayant été réalisée sur des coraux scléactiniaires. Un total de 11 traits a été sélectionné : forme de croissance des colonies, formation de colonies solitaires, mode de reproduction et fécondité, taille maximale des colonies, diamètre des corallites, gamme de profondeur, temps de génération, taux de croissance, densité squelettique et associations de zooxanthellae (*symboliodinium*). Cette étude a permis de prédire l'impact des facteurs de stress environnementaux et anthropiques sur l'assemblage des espèces, mais surtout à éclaircir le rôle de ces espèces dans les fonctionnements des écosystèmes coralliens.

Les résultats de l'analyse de Pearson ont montré de fortes corrélations positives entre la longueur et la hauteur, la taille du polype et le ratio C/N, la taille du polype et la mesure interpolypaire. La longueur et la hauteur des colonies décrivent une partie de la même fonction (en d'autres termes la fourniture d'un habitat). De ce fait, seules les mesures de hauteur ont été conservées et cela a permis également d'éviter l'intégration d'erreurs de mesures. En effet, les mesures de longueur ont été réalisées sur des photos alors que certaines colonies de coraux noirs ont une forme spiralée ou volumineuse en trois dimensions. Dans ce travail, un seul trait catégoriel (la morphologie) a été choisi, car l'utilisation d'un trop grand nombre de traits catégoriels n'est pas appropriée. Selon Kohli & Row (2019), les traits catégoriels sont généralement plus faciles à obtenir (beaucoup peuvent être évalués à l'aide de guides de terrain ou sont disponibles dans des bases de données rassemblées), mais ils sous-représentent le véritable spectre de variation interspécifique présent dans un assemblage, les rendant insuffisants pour certaines applications (Fonseca & Ganade, 2001 ; Wright *et al.*, 2006). Par exemple, les traits catégoriels peuvent fournir un degré approprié de résolution (qualité) pour les études mondiales ou continentales en raison du plus grand nombre de taxons inclus (p. ex. Safi *et al.*, 2011 ; Stevens *et al.*, 2013), mais des données à plus haute résolution peuvent être nécessaires pour saisir adéquatement les variations entre espèces à des échelles spatiales et taxonomiques plus fines. Les traits continus offrent des données à échelle fine qui expriment plus complètement l'étendue de la variation, évitent les décisions subjectives qui sont souvent nécessaires lors de la catégorisation des taxons (Kohli & Row, 2019).

4.3 Les niches fonctionnelles : variation inter- et intraspécifique

L'utilisation d'une nouvelle analyse multidimensionnelle des niches fonctionnelles des espèces, basée sur des données individuelles (au niveau de la colonie), démontre l'étendue de la complémentarité des fonctions entre les espèces de coraux noirs. Les résultats de l'analyse interspécifique obtenus à partir de la PCoA, montre que la position des niches fonctionnelles des différentes espèces de coraux noirs sont bien distinctes, exceptées pour deux espèces *C. anguina* et *S. maldivensis* où les niches se chevauchent. Cette distinction des niches reflète l'habilité de ces espèces à fournir une large gamme d'habitats pour la faune environnante (Wagner *et al.*, 2012). Comme pour d'autres groupes de coraux, des observations montrent une faune associée riche en taxa (par exemple des polychètes, des ophiures, des crabes, des bryozoaires, des mollusques et des poissons) (Bo *et al.*, 2008). Ces organismes utilisent différents types de microhabitats disponibles au sein des coraux noirs, incluant la surface des

branches vivantes ou mortes (Love *et al.*, 2007 ; Tazioli *et al.*, 2007), les cavités au sein des tissus (Terrana & Eeckhaut, 2017) ou encore l'espace entre les branches (Tazioli *et al.*, 2007).

D'autre part, cette distinction des niches fonctionnelles reflète également la flexibilité de l'acquisition des ressources de nourriture, ce qui permet probablement de diminuer la compétition entre les espèces dans le milieu (Terrana, 2018 ; Martin Cabrera, 2019). Cette observation est consistante avec la littérature où certaines espèces de coraux noirs présentent des niches trophiques différentes (Terrana, 2018). En outre, les résultats de l'étude de Terrana (2018) et Martin Cabrera (2019) portant sur les analyses isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre, démontrent que les coraux branchus ont une position trophique inférieure aux coraux non branchus et que selon les espèces, il y aurait certaines préférences alimentaires entre le plancton, les détritiques et la matière organique particulaire. Les coraux noirs semblent avoir des stratégies alimentaires différentes en fonction de leur morphologie (Martin Cabrera, 2019). Ce qui pourrait expliquer en partie la disposition des niches dans l'espace fonctionnel. Les facteurs tels que la spécialisation alimentaire sont susceptibles de différencier davantage les niches fonctionnelles chez certains groupes d'animaux comme les poissons (Hoey, Brandl & Bellwood 2013 ; Brandl & Bellwood, 2014).

Cupressopathes abies et *C. anguina* sont les espèces qui possèdent les plus grands volumes de niches. Le grand volume de niche occupé pourrait être attribué à un degré élevé de variation individuelle au sein de ces espèces (Brandl & Bellwood, 2014). Les espèces *C. densiflora* et *C. pumila* possèdent des volumes de niches plus ou moins équivalents, mais elles ont le double des volumes de niches des espèces *C. spiralis* et *S. maldivensis*. Le plus petit volume correspond à celui de l'espèce *C. spiralis*. Les différents volumes des niches pourraient s'expliquer par le fait que certaines espèces contribuent de manière plus ou moins complète aux deux fonctions d'intérêts (i.e. acquisition de nourriture et fourniture d'habitat). Cependant, il faut rester prudent dans l'interprétation du résultat du volume des niches car les espèces *C. anguina* et *C. abies*, sont toutes les deux caractérisées par un effectif important de colonies et possèdent les volumes de niches les plus larges.

Les résultats soulignent également l'importance d'évaluer la variance entre les individus d'une espèce pour déterminer sa niche fonctionnelle (Messier, McGill & Lechowicz, 2010 ; Violle *et al.*, 2012). L'analyse PCoA montre que les espèces branchues se différencient par rapport aux espèces non branchues. Le premier axe explique 18,6% de la variabilité est essentiellement expliqué par les variables de hauteur, le ratio base/haut et le $\delta^{15}N$. Le second axe vertical explique 16,9% de la variabilité et la différenciation des espèces se fait essentiellement par la variable de la morphologie. *C. anguina* et *S. maldivensis* possèdent des

niches fonctionnelles qui se chevauchent car les caractéristiques écomorphologiques sont similaires pour les deux espèces à l'exception de la densité des polypes. Cela explique certainement pourquoi l'espèce *S. maldivensis* sort légèrement de la niche fonctionnelle de l'espèce *C. anguina*. De plus, il existe un espace fonctionnel disponible relativement important entre les différentes espèces et non occupé par les espèces étudiées. Cet espace fonctionnel disponible pourrait prédire qu'il y a une faible compétition entre les espèces de coraux noirs ou que la diversité des habitats fournis et/ou des ressources alimentaires capturées, pourraient être encore plus importantes. Dans notre analyse fonctionnelle, nous nous sommes focalisés sur l'étude de six espèces de coraux noirs alors que 12 espèces ont été identifiées au total sur le Grand Récif de Tuléar. En outre, étant donné que seulement deux sites d'étude ont été explorés, il est fort probable que nous n'ayons pas identifié toutes les espèces du champ de Tuléar. Il se pourrait également que l'espace libre soit utilisé par d'autres organismes aux fonctions complémentaires. Par exemple, de nombreuses espèces de coraux scléractiniaires, d'octocoralliaires ou encore d'éponges sont présents sur le récif étudié et juste à proximité des antipathaires (Terrana, 2018). Il serait donc intéressant d'effectuer une analyse fonctionnelle combinée avec les coraux scléractiniaires et les antipathaires. Bien entendu, de nombreuses questions additionnelles se poseront sur le nombre et le choix des traits à sélectionner pour ce type d'analyse.

Au niveau intraspécifique, l'analyse des niches fonctionnelles concerne *C. anguina* et *C. abies*, les espèces avec le plus grand volume de niches. En ce qui concerne l'espèce *C. anguina*, les résultats indiquent que les quatre premiers axes de la PCoA expliquent plus de 95% de la variance totale. Les résultats de l'analyse de l'espèce *C. abies* indiquent, quant à eux, que les quatre premiers axes expliquent 91,2% de la variance totale. Les traits qui semblent avoir le plus d'influence sur les espèces sont les traits fonctionnels relatifs à l'acquisition alimentaire ; les valeurs isotopiques et à la densité des polypes. Plusieurs études ont démontré que la variation intraspécifique des traits fonctionnels pourrait être négligeable comparativement à la variation interspécifique (McGill *et al.*, 2006 ; Jung *et al.*, 2010 ; Albert *et al.*, 2011). Au contraire, l'ampleur de la variation intraspécifique des traits fonctionnels observée dans la présente étude suggère qu'elle devrait être mieux prise en compte, quels que soient ses moteurs (Albert *et al.*, 2011, 2012 ; De Bello *et al.*, 2011 ; Rudolf & Rasmussen, 2013a). L'idée générale serait de passer du "niveau de l'espèce" au "niveau individuel" afin d'identifier possiblement des niches fonctionnelles au niveau des populations (exemple dans Zhao *et al.*, 2014) et ainsi d'améliorer la capacité des écologistes à mieux comprendre les processus écologiques (Violle *et al.*, 2012).

4.4 La diversité fonctionnelle des assemblages

Deux sites d'échantillonnage séparés d'environ 116 m et possédant des conditions environnementales supposées similaires au niveau de la courantologie, de la turbidité et de la topographie ont été comparés en termes de diversité fonctionnelle. L'hypothèse de départ était basée sur l'idée que deux sites ayant des conditions environnementales identiques pourraient avoir la même richesse fonctionnelle (FRic), la même divergence fonctionnelle (FDiv) et la même uniformité fonctionnelle (FEve). Les résultats obtenus confirment cette hypothèse, la richesse fonctionnelle (FRic) est relativement similaire pour les deux sites ; la valeur est de 0,45 pour le premier site et de 0,37 pour le deuxième site, ce qui indique que les assemblages des espèces semblent être plutôt similaires sur le plan fonctionnel. L'uniformité fonctionnelle (FEve) est également similaire pour les deux sites, 0,96 pour le premier site et 0,97 pour le deuxième site. Leurs valeurs étant plus proches d'un que de zéro, ce qui indique que les assemblages sont plutôt caractérisés par une distribution uniforme des espèces dans l'espace fonctionnel. La divergence fonctionnelle (FDiv) varie aussi très légèrement pour les deux sites, 0,90 pour le premier site et 0,87 pour le deuxième site. Cela indique que les espèces sont très différenciées dans l'espace fonctionnel. Ces résultats montrent qu'il serait approprié d'explorer la diversité fonctionnelle entre sites d'étude avec des conditions environnementales différentes. Cependant, il faut garder à l'esprit que les valeurs des indices de la diversité fonctionnelle sont influencées par les variations du nombre de traits (indépendamment des informations fonctionnelles qu'elles contiennent) et par la mesure de dissimilarité utilisée (ici, la dissimilarité de Gower), ce qui pourrait influencer les valeurs obtenues (Gower, 1971).

Si on compare ces données avec l'étude de Gajdzik *et al.*, (2018) réalisée sur la diversité trophique et fonctionnelle au sein des assemblages des poissons demoiselles dans les récifs coralliens de l'Indo-Pacifique (étude réalisée sur 3 sites : Madagascar, Dongsha et Moorea). Les données indiquent, que la richesse fonctionnelle (FRic) pour les trois sites, possède des valeurs <0,50, ce qui indique que les assemblages des espèces semblent plutôt similaires sur le plan fonctionnel, une uniformité fonctionnelle (FEve) qui varie légèrement entre les assemblages de demoiselles avec la valeur la plus faible pour la lagune de Madagascar (0,71) et la plus élevée pour la lagune de Moorea (0,81). Leurs valeurs étaient plus proches de un que de zéro, ce qui indiquait que les assemblages étaient plutôt caractérisés par une distribution uniforme des espèces dans l'espace fonctionnel. Et une divergence fonctionnelle (FDiv) qui était restée assez similaire et qui a varié de 0,78 à 0,82, respectivement pour l'ensemble du récif de Dongsha et le lagon de Moorea. Cela indique que les espèces sont très différenciées dans l'espace

fonctionnel. Cette étude démontre qu'une grande richesse en espèces n'implique pas inéluctablement l'occupation d'un espace trophique et fonctionnel plus vaste (Gajdzik *et al.*, 2018). Bien que les taxa ciblés, les sites étudiés, et les traits sélectionnés sont forts différents, ces deux études se rejoignent sur la valeur de leurs trois indices qui sont très proches et sur l'interprétation que l'on peut faire.

4.5 Limitations de l'étude et perspectives futures

L'étude est intéressante car l'estimation fonctionnelle n'a jamais été réalisée sur les coraux noirs. A l'inverse, certains articles ont été rédigés sur les coraux scléractiniaires (Madin *et al.*, 2016 ; Denis *et al.*, 2017). Cette étude est basée sur des variables recueillies au niveau même de la colonie, alors que jusqu'à présent, les études se focalisaient essentiellement au niveau interspécifique, en prenant en compte la moyenne du trait pour chaque espèce. Les traits sélectionnés restent simples à mesurer et n'intègrent pas toutes les fonctions écologiques. De plus, elles sont limitées à une partie d'un champ de coraux noirs composée de 131 colonies avec des conditions environnementales similaires, ce qui pourrait limiter le chevauchement des niches fonctionnelles et l'extension des volumes. Pour tester la robustesse de l'analyse fonctionnelle, il serait intéressant de réaliser une PCoA en supprimant certains traits ou en les catégorisant de manière plus grossière (Mouillot *et al.*, 2013). Par exemple, l'application de l'analyse fonctionnelle en enlevant le critère morphologique permet d'obtenir une séparation des niches pour les différentes espèces et une catégorisation entre espèces branchues et non branchues, ce qui est concordant avec les résultats de notre analyse.

D'autres traits fonctionnels pourraient être intégrés dans une analyse ultérieure, comme par exemple, la résistance mécanique du squelette car elle est d'une grande importance pour la survie du corail (Goffredo *et al.*, 2014). Par exemple, les propriétés mécaniques du squelette peuvent limiter la taille viable du corail, influencer la forme de croissance et déterminer la gamme des conditions hydrodynamiques auxquels les coraux peuvent résister, influençant ainsi le choix des habitats appropriés (Chamberlain, 1978). D'autres « supers traits » (c'est-à-dire une combinaison de traits qui saisit une grande quantité de variations pour un large éventail de processus biologiques, écologiques et évolutifs (Madin *et al.*, 2016).) pourraient être utilisés pour recenser des informations importantes sur d'autres aspects de la biologie du corail, telles que la compétition et la dispersion des larves (Madin *et al.*, 2016). Par exemple, pour mesurer la dispersion des larves dans l'espace, les traits mesurables peuvent être la distance de

dispersion, la stratégie de développement larvaire, la taille de l'œuf ou de la larve ou encore pour mesurer la durée de vie.

Les résultats des volumes des niches sont susceptibles d'être influencés par le nombre de colonies caractérisées. Par conséquent, le choix du nombre minimum de colonies à prendre en compte dans l'étude est important. Dans cette étude le choix s'est basé sur des auteurs de la littérature qui utilisent un minimum de 8 individus (n) (Zhao *et al.*, 2014). Ainsi, pour éviter d'avoir un biais dans les calculs, il serait intéressant dans le cadre de la poursuite de cette étude, de réaliser un prélèvement aléatoire dans l'échantillon de départ des espèces *C. anguina* et *C. abies*, pour avoir un nombre constant de colonies pour toutes les espèces. Dans le cadre des études ultérieures, il serait également souhaitable de réaliser les prélèvements avec toujours à peu près le même nombre de colonies pour toutes les espèces, par exemple entre 15 ou 20 colonies.

Il serait aussi intéressant de créer une base de données regroupant l'information sur les traits morphologiques et écologiques des coraux noirs ou intégrer celle-ci dans une base de données existante. Il existe déjà une base de données compilant de nombreux traits de vie, des données phylogénétiques et biogéographiques sur les coraux scléactiniaires (<https://coraltraits.org/>; Madin *et al.*, 2016). Cette base de données contient des données au niveau des espèces et des individus provenant d'études expérimentales et de terrain publiées, ainsi que des données contextuelles qui fournissent un cadre important pour des analyses à plus grande échelle.

V. CONCLUSION

Ce projet avait pour axe principal d'apporter de nouvelles connaissances sur l'écologie et le rôle des coraux noirs des eaux peu profondes de Madagascar. Le premier objectif était de caractériser au niveau écologique et morphologique différentes espèces de coraux noirs d'un champ du Grand Récif de Tuléar. Au total, 17 traits fonctionnels ont été identifiés à partir des mesures effectuées sur les colonies de coraux noirs (la profondeur, la morphologie de la colonie, la hauteur, la longueur, la surface, la mesure interpolypaire, le ratio base / haut, les valeurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{34}\text{S}$), le contenu en azote et en carbone, le C/N ratio, la taille du polype, la mesure de la taille de la bouche du polype, le ratio taille de la bouche / taille du polype, et la densité des polypes). Le deuxième d'objectif était de répertorier les traits écomorphologiques pertinents pour la réalisation d'une analyse fonctionnelle. Les traits fonctionnels catégoriques et continus ont été sélectionnés sur la base d'une réflexion de leur intérêt écologique mais également à l'aide d'analyses de corrélations afin de refléter au mieux les fonctions d'acquisition de nourriture et de fourniture d'habitat (la morphologie de la colonie, la hauteur, le ratio base / haut, la densité des polypes, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$). Le troisième objectif était de caractériser les niches fonctionnelles de six espèces abondantes (position relative et étendue). L'étude des niches fonctionnelles au niveau interspécifique indique une distinction claire de la position des niches fonctionnelles de chaque espèce, exceptées pour deux espèces où les niches se chevauchent. Ce résultat démontre l'habilité de ces espèces à fournir une large gamme d'habitats pour la faune environnante, ainsi qu'une certaine flexibilité dans l'acquisition des ressources de nourriture. En outre, cette étude montre que le volume des niches varie considérablement en fonction des espèces. Le volume des niches est attribué à un degré de variation individuel, plus le volume est grand, plus le degré de variation individuel est important. Enfin, le dernier objectif était d'évaluer la diversité fonctionnelle des assemblages de deux sites d'étude du champ du Grand Récif de Tuléar, présentant des conditions environnementales supposées similaires. Le calcul de divers indices fonctionnels (richesse, uniformité et divergence) appliqué aux deux sites indiquent que la diversité fonctionnelle est identique. Ce résultat montre que la prochaine étape pourrait donc consister à explorer la diversité fonctionnelle entre plusieurs champs de coraux noirs, incluant des assemblages d'espèces et des conditions environnementales différentes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albert, C. H., F. De Bello, I. Boulangeat, G. Pellet, S. Lavorel, and W. Thuiller., (2012). On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121:116–126.
- Andréfouët, S., Guillaume, M.M.M., Delval, A., Rasoamanendrika, F.M.A., Blanchot, J., Bruggemann, J.H., (2013). Fifty years of changes in reef flat habitats of the Grand Récif of Toliara (SW Madagascar) and the impact of gleaning. *Coral Reefs* 32, 757–768. Doi :10.1007/s00338-013-1026-0
- Arfi, R., Baklouti, M., Bettarel, Y., Blanchot, J., Bouvier, T., Bouvy, M., Carre, C., Champalbert, G., Charpy, L., Chevalier, C., Corbin, D., Devenon, J., Garcia, N., Got, P., Langlade, M., Leboulanger, C., Lope, J., Montel, Y., Pagano, M., Rodier, M., Rabenavanana, M., Raimbault, P., Rougier, G., Sarazin, G., (2007). Impact des changements climatiques et anthropiques sur les flux trophiques du Grand Recif de Toliara, Madagascar (ICAR e GRT). In: Atelier de saison seche. Contrat universitaire, 2006/10301726. Rapport final.
- Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. (2019). The meaning of the term ‘function’ in ecology: A coral reef perspective, (November 2018), 1–14. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bo, M. (2008) Taxonomy and ecology of Antipatharians. *Ph.D. Dissertation in Marine Biology and Ecology, Universita Politecnica Delle Marche, Ancona, Italy*, 212 pp.
- Bo, M., Tazioli, S., Spano, N., & Bavestrello, G. (2008). *Antipathella subpinnata* (Antipatharia, Myriopathidae) in Italian seas. *Italian Journal of Zoology* 75, 185–195.
- Bo, M., Bavestrello, G., Canese, S., Giusti, M., Salvati, E., Angiolillo, M., & Greco, S. (2009b). Characteristics of a black coral meadow in the twilight zone of the central Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 397, 53–61.
- Bo, M., Di Camillo, C. G., Addamo, A. M., Valisano, L., & Bavestrello, G. (2009c). Growth strategies of whip black corals (Cnidaria: Antipatharia) in the Bunaken Marine Park (Celebes Sea, Indonesia). *Biodiversity Records* 2, e54.
- Bo, M., Baker, A. C., Gaino, E., Wirshing, H. H., Scoccia, F., & Bavestrello, G. (2011). First description of algal mutualistic endosymbiosis in a black coral (Anthozoa: Antipatharia), (August). <https://doi.org/10.3354/meps09228>
- Bouvy, M., Got, P., Domaizon, I., Pagano, M., Leboulanger, C., Bouvier, C., Carré, C., Roques, C., Dupuy, C. (2016). Plankton communities in the five Iles Eparses (Western Indian Ocean) considered to be pristine ecosystems. *Acta Oecologica*, 72, 9-20. DOI : 10.1016/j.actao.2015.10.013

- Brandl, S. J., & Bellwood, D. R. (2014). Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community, 661–670. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12171>
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2003). Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches, 254, 11–25.
- Bruckner, A., de Angelis, P. & Montgomery, T. (2008). Case Study for Black Coral from Hawaii. International Expert Workshop on CITES Non-Detriment Findings, Cancun. Available at <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/TallerNDF/Links-Documentos/WG-CS/WG9-AquaticInvertebrates/WG9-CS1%20BlackCoral/WG9-CS1.pdf>
- Brugler, M. R., France, S., Montgomery, A., & Toonen, R. J. (2010). Using morphometrics, in situ observations and genetic characters to distinguish among commercially valuable Hawaiian black coral species: a redescription of *Antipathes grandis* Verrill, 1928 (Antipatharia: Antipathidae), (January).
- Brugler, M.R., Opresko, D.M. & France, S.C. (2013) The evolutionary history of the order Antipatharia (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) as inferred from mitochondrial and nuclear DNA: Implications for black coral taxonomy and systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 169 (2), 312–361. <https://doi.org/10.1111/zoj.12056>
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J. & Laffaille, P. (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19, 387–400.
- Cabrera, P. M. (2019). TROPHIC ECOLOGY OF SHALLOW-WATER BLACK CORALS FROM THE SOUTHWESTERN COAST OF, 2018–2019.
- Cairns, S.D., (2007). Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bulletin Marine Science*, 81/3, 311–322.
- Castorena, V., & Metaca, M. (1979). El coral negro, una riqueza en peligro. *Técnica Pesquera* 139, 22–27
- Chamberlain, Jr., I. (1978). Mechanical properties of coral skeleton: compressive strength and its adaptive significance. *Paleobiology* 4:419–435
- Connolly, R. M., Guest, M. A., Melville, A. J., & Oakes, J. M. (2004) Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis, *Oecologia*, 138, 161–167, doi:10.1007/s00442-003-1415-0
- Coplen, T.B. (2011) Guidelines and recommended terms for expression of stable-isotope-ratio and gas-ratio measurement results. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25, 2538–2560.

- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, & D. D. Ackerly. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Dai, C. F., & Lin, M. C. (1993). The effects of flow on feeding of three gorgonians from southern Taiwan. *J. Exp. Mar. Biol.* 173, 57–69. doi: 10.1016/0022-0981(93)90207-5
- Daly, M., Fautin, D. G., & Cappola, V. A. (2003). Systematics of the Hexacorallia (Cnidaria: Anthozoa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139(3), 419–437. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00084.x>
- Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M. N., Fautin, D. G., France, S. C., McFadden, C. S., Opresko, D. M., Rodriguez, E., Romano, S. L., & Stake, J. L. (2007). The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa* 1668, 127–182.
- Darling, E. S., L. Alvarez-Filip, T. A. Oliver, T. R. McClanahan, & I. M. Cote. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters* 15:1378–1386.
- Darling, E. S., Graham, N. A. J., Januchowski-Hartley, F. A., Nash, K. L., Pratchett, M. S., & Wilson, S. K. (2017). Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 36(2), 561–575. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1539-z>
- Davis, W. P., & Cohen, D. M. (1968). A gobiid fish and a paemonid shrimp living on an antipatharian sea whip in the tropical Pacific. *Bulletin of Marine Science* 18, 749–761.
- De Bello, F., S. Lavorel, C. H. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, et al. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods Ecol. Evol.* 2:163–174.
- DeNiro, M.J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 45(3): 341–351. doi:10.1016/0016-7037(81)90244-1.
- Denis, V., Lin, Y. V., Wen, J., Qi, C., Hsieh, Y. E., & Wang, C. W. (2018). Biogeography of functional trait diversity in the Taiwanese reef fish fauna, (November), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ece3.4771>
- Denis, V., Ribas-Deulofeu, L., Sturaro, N., Kuo, C. Y., & Chen, C. A. (2017). A functional approach to the structural complexity of coral assemblages based on colony morphological features. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10334-w>
- Denny, M. W., (1993), Air and Water: The Biology and Physics of Life's Media. Princeton University Press, Princeton.

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villegier, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15–25.
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon (South of France, Mediterranean Sea). *J Fish Biol* 64:970–983
- Ellis, L., R. Chandross, & R. Bear. 1980. X-ray diffraction evidence of chitin in the axial skeleton of antipatharian corals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 66: 163 - 165.
- Espinoza, E. O., Scanlan, M. D., McClure, P. J., & Baker, B. W. (2012). Forensic analysis of black coral (Order Antipatharia). *Forensic Science International*, 216(1–3), 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2011.08.021>
- Fautin, D., G. (2002). Reproduction of Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology* 80, 1735–1754.
- Fautin, D., G., and Mariscal, R. N. (1991). Cnidaria: Anthozoa. In “Microscopic Anatomy of Invertebrates. Volume 2: Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora” (F. W. Harrison and J. A. Westfall, eds), pp. 267–358. Wiley-Liss Inc, New York.
- Fonseca, C., R., & G. Ganade. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89:118–125.
- Fontana, S., Petchey, O. L., & Pomati, F. (2016). Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space, 808–818. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12551>
- Friedlander, A. M. & Parrish, F. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224: 1-30.
- Gajdzik, L., Parmentier, E., Michel, L. N., Sturaro, N., Soong, K., Lepoint, G., & Frédéric, B. (2018). Similar levels of trophic and functional diversity within damselfish assemblages across Indo-Pacific coral reefs, (November 2016), 1358–1369. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13076>
- Goenaga C (1977) Two new species of Stichopathes (Zoantharia; Antipatharia) with observations on aspects of their biology. Unpublished MS Thesis, University of Puerto Rico, Puerto Rico
- Goffredo S, Prada F, Caroselli E, Capaccioni B, Zaccanti F, Pasquini L, Fantazzini P, Fermani S, Reggi M, Levy O, Fabricius KE, Dubinsky Z, Falini G (2014) Biomineralization control related to population density under ocean acidification. *Nat Clim Chang* 4:593–597
- Goldberg, W. M. (1976). Comparative study of the chemistry and structure of gorgonian and antipatharian coral skeletons. *Marine Biology* 35, 253–267.
- Gower, J.C. (1971): A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 28(4), 857–871.

- Graham NAJ, Nash KL (2013) The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Récifs coralliens* 32:315-326
- Grange, K. R. (1991). Mutualism between the antipatharian *Antipathes fiordensis* and the ophiuroid *Astrobrachion constrictum* in New Zealand fjords. *Hydrobiologia* 216, (217), 297–303.
- Gravel, D. et al. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. – *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 20150268.
- Grigg, R. W. (1965). Ecological studies of black coral in Hawai‘i. *Pacific Science* 19, 244–260.
- Grigg, R. W. (1993). Precious coral fisheries of Hawai‘i and the U.S. Pacific Islands. *Marine Fisheries Review* 55, 50–60.
- Grigg, R. W., & Opresko, D. M. (1977). Order Antipatharia, black corals. In “Reef and Shore Fauna of Hawaii. Section 1: Protozoa through Ctenophora”. (D. M. Devaney and L. G. Eldredge, eds), pp. 242–261. Bishop Museum Press, Honolulu.
- Guillaume, M. (2013). Fifty years of changes in reef flat habitats of the Grand Récif of Toliara (SW Madagascar) and the impact of gleaning, (March). <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1026-0>
- Harmelin-Vivien M, Loizeau V, Mellon C, Beker B, Arlhac D, Bodiguel X, Ferraton F, Hermand R, Philippon X, Salen-Picard C (2008) Comparison of C and N stable isotope ratios between surface particulate organic matter and microphytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Cont Shelf Res* 28(15) :1911-1919 doi.org/10.1016/j.csr.2008.03.002
- Hempson, T. N., Graham, N. A. J., MacNeil, M. A., Williamson, D. H., Jones, G. P., & Almany, G. R. (2017). Coral reef mesopredators switch prey, shortening food chains, in response to habitat degradation. *Ecology and Evolution*, 7, 2626–2635. <https://doi.org/10.1002/ece3.2805>
- Hixon, M.A. & J.P. Beets. 1993. Predation, prey refuges and the structure of coral reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63: 77–101.
- Hoey AS, Brandl SJ, Bellwood DR (2013) Diet and cross-shelf distribution of rabbitfishes (f. Siganidae) on the northern Great Barrier Reef: implications for ecosystem function. *Coral Reefs* 32:973–984
- Holstein, J. (2018). worms: Retriving aphias information from World Register of Marine Species. R package version 0.2.2. [https:// CRAN.R-project.org/package=worms](https://CRAN.R-project.org/package=worms).
- Hooper, D. U., Hector, A., & Inchausti, P. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current, (February). <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hutchinson GE, 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415- 422.

- Identifications, I. S., Corals, B., Antipatharia, O., & Reefs, M. (2016). Validation of Image-Based Species Identifications of Black Corals (Order Antipatharia) on Mesophotic Reefs, *2016*(1), 26–37.
- Ille, B. V. (2008). NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY, *89*(8), 2290–2301.
- Jackson, J. B. C. 1977. “Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies.” *The American Naturalist* 111 (980): 743–67. <https://doi.org/10.1086/283203>.
- Jackson, J.B.C., 1979. Morphological strategies of sessile organisms. In, *Biology and systematics of colonial organisms*, edited by G.P. Larwood and B.R. Rosen, Academic Press, London, pp. 499-555.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98, 1134– 1140.
- Kahng, S., & Spalding, H. L. (2010). Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems, (June 2014). <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>
- Kenyon, J. (1984). Black coral off Cozumel. *Sea Frontiers* 30, 267–272.
- Kerry, J. T. & Bellwood, D. R. (2012). The effect of coral morphology on shelter selection by coral reef fishes. *Coral Reefs*, 31: 415-424.
- Kohli, B.A. and R.J. Rowe. (2019). Beyond guilds: The promise of continuous traits for mammalian functional diversity. [Editor's Choice]. *Journal of Mammalogy* 100: 285–298. DOI: 10.1093/jmammal/gyz054
- Kumar, J. S. Y., Geetha, S., Sornaraj, R., & Raghunathan, C. (2019). Occurrence of black corals (order : Antipatharian) in Andaman and Nicobar Island , India, *48*(January), 99–107.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*, 299– 305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lam, K., and Morton, B. (2008). Soft corals, sea fans, gorgonians (Octocorallia: Alcyonacea) and black and wire corals (Ceriantipatharia: Antipatharia) from submarine caves in Hong Kong with a checklist of local species and a description of a new species of Paraminabea. *Journal of Natural History* 42, 749–780.
- Lapian HF, Barucca M, Bavestrello G, Biscotti MA, Bo M, Canapa A, Tazioli S, Olmo E (2007) A systematic study of some Black Corals species (Antipatharia, Hexacorallia) based on rDNA internal transcribed spacers sequences. *Mar Biol* 151(2):785-792 doi.org/10.1007/s00227-006-0525-8

- Legras, G. (2019). Assessing functional diversity: the influence of the number of the functional traits.
- Letters, E. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time, 561–568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01618.x>
- Lewis JB (1978) Feeding mechanisms in black corals (Antipatharia). *J Zool* 186:393-396 doi.org/10.1111/j.1469-7998.1978.tb03927.x
- Lewis JB (1982) Feeding behaviour and feeding ecology of the Octocorallia (Coelenterata: Anthozoa). *J Zool* 196(3) :371-384. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb03509.x
- Love, M. S., Yoklavich, M. M., Black, B. A., and Andrews, A. H. (2007). Age of black coral (*Antipathes dendrochristos*) colonies, with notes on associated invertebrate species. *Bulletin of Marine Science* 80, 391–400.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2017). cluster: Cluster analysis basics and extensions. R package version 2.0.6.
- Madin, J. S., Anderson, K. D., Andreasen, M. H., Bridge, T. C. L., Cairns, S. D., Connolly, S. R., ... Baird, A. H. (2016). The Coral Trait Database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. *Scientific Data*, 3(March). <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.17>
- Madin, J. S., Hoogenboom, M. O., Connolly, S. R., Darling, E. S., Falster, D. S., Huang, D., ... Baird, A. H. (2016). A Trait-Based Approach to Advance Coral Reef Science. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(6), 419–428. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.012>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity ? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces, 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mason, C.A., Gaffney, M., Green, D.R., and Grosse, S.D. (2008). Measures of follow-up in Early Hearing Detection and Intervention (EHDI) Programs: A need for standardization. *American Journal of Audiology*, 17, 60-67.
- Mason, M. F., Norton, M. I., Van Horn, J. D., Wegner, D. M., Grafton, S. T., and Macre, C. N. (2007). Wandering minds: the default network and stimulus-independent thought. *Science* 315, 393–395. doi: 10.1126/science.1131295
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., & Wilson, J.B. (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571-578.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118

- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102(2):378-390 doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Miller, K. J. (1997). Genetic structure of black coral populations in New Zealand's fiords. *Marine Ecology Progress Series* 161, 123–132.
- Miller, K. J. (1998). Short-distance dispersal of black coral larvae: Inference from spatial analysis of colony genotypes. *Marine Ecology Progress Series* 163, 225–233.
- Molodtsova, T. N. (2006). Black corals (Anthipatharia: Anthozoa: Cnidaria) of the northeastern Atlantic. *Biogeography of the North Atlantic Seamounts.*, (January 2006), 141-151.
- Molodtsova, T., & Budaeva, N. (2007). Modifications of corallum morphology in black corals as an effect of associated fauna. *Bulletin of Marine Science*, 81(3), 469–479.
- Molodtsova, T. N. (2006). Black corals (Anthipatharia: Anthozoa: Cnidaria) of the northeastern Atlantic. *Biogeography of the North Atlantic Seamounts.*, (January 2006), 141-151.
- Molodtsova, T. N., Sanamyan, N. P., and Keller, N. B. (2008). Anthozoa from the northern Mid-Atlantic Ridge and Charlie-Gibbs fracture zone. *Marine Biology Research* 4, 112–130.
- Molodtsova, T. (2015). Black corals (Antipatharia : Anthozoa : Cnidaria) of the northeastern Atlantic Black corals (Anthipatharia : Anthozoa : Cnidaria) of the north-eastern Atlantic, (January 2006).
- Molodtsova, T. N. & D. M. Opresko. (2018). World Register of Marine Species – Order Antipatharia. World List of Antipatharia. Antipatharia. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=22549> on 2018-06-06. In.
- Monteiro, J., Almeida, C., Freitas, R., Delgado, A., Porteiro, F., and Santos, R. S. (2008). Coral assemblages of Cabo Verde: Preliminary assessment and description. In “Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium.” pp. 1416–1419.
- Mortensen, P. B., Buhl-Mortensen, L., Gebruk, A. V., and Krylova, E. M. (2007). Occurrence of deep-water corals on the Mid-Atlantic Ridge based on MAR-ECO data. *Deep-Sea Research II* 55, 142–152.

- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., & Mason, N. W. H. (2005). Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity, (February). <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., ... D. R. (2013b). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Mouillot, D., & Scherer-lorenzen, M. (2011). Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality, (May 2014). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., & Arias-gonzález, J. E. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs, 111(38), 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Norman, W. H., John, B., & Bastow, J. (2003). An index of functional diversity, (1961), 571–578.
- Nowak, D., Florek, M., Nowak, J., Kwiatek, W., Lekki, J., Chevallier, P., ... Kuczumow, A. (2009). Morphology and the chemical make-up of the inorganic components of black corals. *Materials Science and Engineering C*, 29(3), 1029–1038. <https://doi.org/10.1016/j.msec.2008.08.028>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2016). *Vegan: Community ecology package*. R pack- age version 2.4-1. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olivier, D., Loiseau, N., Petat, D., Torre, J., Su, A. N., & Munguia-vega, A. (2018). Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: Integrating functional divergence into marine conservation, 16. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00506>
- Opresko D.M (1972) Biological results of the University of Miami Deep-Sea Expeditions. 97. Redescriptions and reevaluations of the antipatharians described by LF de Pourtales. *Bull Mar Sci* 22(4): 950-1017
- Opresko, D. M., & Genin, A. (1990). A new species of antipatharian (Cnidaria: Anthozoa) from seamounts in the eastern North Pacific. *Bulletin of Marine Science* 46, 301–310.

- Opresko, D. M., & Opresko, D. M. (2002). Revision of the Antipatharia (Cnidaria: Anthozoa). Part II. Schizopathidae. *Schizopathidae. Zool. Med. Leiden*, 76(27), 411–442.
- Opresko D.M., Sanchez JA (2005) Caribbean shallow-water black corals (Cnidaria: Anthozoa: Antipatharia). *Caribb J Sci* 41(3):492-507
- Opresko D.M., Tracey D, Mackay E (2014) Antipatharia (black corals) for the New Zealand region. A field guide of commonly sampled New Zealand black corals including illustrations highlighting technical terms and black coral morphology. New Zealand Aquatic Environment and Biodiversity Report No 131. 20 p
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Parker, N. R., Mladenov, P. V., and Grange, K. R. (1997). Reproductive biology of the antipatharian black coral *Antipathes fiordensis* in Doubtful Sound, Fiordland, New Zealand. *Marine Biology* 130, 11–22.
- Parravicini V., Villéger S., McClanahan T. R., Arias-González J. E., Bellwood D. R., Belmaker J., ... Mouillot D. (2014). Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters*, 17, 1101–1110. 10.1111/ele.12316
- Parrish, F. A., & Baco, A. R. (2007). State of Deep Coral Ecosystems in the U.S. Pacific Islands Region: Hawaii and the U.S. Pacific Territories. pp. 155–194. In “The State of Deep Coral Ecosystems in the United States” (S. E. Lumsden, T. F. Hourigan, A. W. Bruckner and G. Dorr, eds), p. 365. NOAA Technical Memorandum CRCP-3, Silver Spring, MD.
- Pasternak, F. A. (1977). Antipatharia. Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world 1950-1952. In “Galathea Report,” Vol. 14, pp. 57–164. Scandinavian Sci, Copenhagen.
- Pax, F., Van-Praët, M., & Doumenc, D. (1987). Ordre des antipathaires. In “Traité de zoologie—anatomie, systématique, biologie. Vol. 3 (Fasc. 3), Cnidaire anthozoaires,” Masson, Paris.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Peterson BJ (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta oecol* 20(4): 479-487 doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00120-4
- Pichon, M. 1978. Recherches sur les peuplements à dominance d’anthozoaires dans les récifs coralliens de Tulear (Madagascar). *Atoll Research Bulletin* 222:1–490

- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3):703-718 doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:usitet]2.0.co;2
- R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available via <http://www.R-project.org/>.
- Richmond, R. H., and Hunter, C. L. (1990). Reproduction and recruitment of corals: Comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series* 60, 185–203.
- Romero, X. M. (1997). Ecuador's vanishing black corals. *Aquaticus: Journal of the Shedd Aquarium* 26, 21–25.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Logical fallacies in the assessment of functional redundancy. – *Conserv. Biol.* 16: 000–000.
- Rossi S, Rizzo L, Duchêne J (2019) Polyp expansion of passive suspension feeders: a red coral case study. *PeerJ Preprints* 7: e27490v1 doi.org/10.7287/peerj.preprints.27490v1
- Rudolf, V. H. W., & N. L. Rasmussen. 2013a. Ontogenetic functional diversity: size structure of a keystone predator drives functioning of a complex ecosystem. *Ecology* 94:1046–1056.
- Safi, K., M. V. Cianciaruso, R. D. Loyola, D. Brito, K. Armour-Marshall, and J. A. F. Diniz-Filho. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 366:2536–2544.
- Sanchez, J. A. (1999). Black coral-octocoral distribution patterns on Imelda Bank, a deep-water reef, Colombia, Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science* 65, 215–225.
- Sanchez, J. A., Zea, S., & Diaz, J. M. (1998). Patterns of octocoral and black coral distribution in the oceanic barrier reef-complex of Providencia Island, Southwestern Caribbean. *Caribbean Journal of Science* 34, 250–264.
- Sanchez, J.A. A. (2014). Caribbean Shallow-water Black Corals (Cnidaria: Anthozoa: Antipatharia) Caribbean Shallow-water Black Corals (Cnidaria: Anthozoa: Antipatharia), (June).
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., Schleuter, D., Daufresne, M., ... Argillier, C. A. (2011). A user's guide to functional diversity indices To cite this version: HAL Id: hal-00555344, 80(3), 469–484. <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). HISTORICAL commentary NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39

- Seminoff JA, Jones TT & Marshall GJ. (2006). Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? *Marine Ecology Progress Series* 322: 269-280.
- Sheridan C, Baele JM, Kushmaro A, Frejaville Y, Eeckhaut I (2014) Terrestrial runoff influences white syndrome prevalence in SW Madagascar. *Mar environ res* 10: 44-51 doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.08.003
- Stevens, R. D., J. S. Tello, and M. M. Gavilanez. 2013. Stronger tests of mechanisms underlying geographic gradients of biodiversity: insights from the dimensionality of biodiversity. *PLoS One* 8:e56853.
- Tazioli, S., Bo, M., Boyer, M., Rotinsulu, H., & Bavestrello, G. (2007). Ecological observations of some common antipatharian corals in the marine park of Bunaken (North Sulawesi, Indonesia). *Zoological Studies*, 46(2), 227–241.
- Terrana, L., & Eeckhaut, I. (2017). Taxonomic description and 3D modelling of a new species of myzostomid (Annelida, Myzostomida) associated with black corals from Madagascar, (March). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4244.2.9>
- Terrana L (2018) Biology and ecology of the shallow-water black corals (Cnidaria: Hexacorallia: Antipatharia) from the southwest of Madagascar. Ph.D. thesis, University of Mons, Belgium
- Tescione, G. 1968. The Italians and their coral fishing. Fausto Fiorentino, Napoli, Italy, 490 p.
- Todinanahary, G., Terrana, L., & Lavitra, T. (2016). First records of illegal harvesting and trading of black corals (Antipatharia) in Madagascar. *Madagascar*, 11(1), 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2011.01.036>
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79(4), 783–801. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
- Villéger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.
- Villéger, S., P. M. Novack-Gottshall, & D. Mouillot. "The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time". *Ecology Letters*. 14.6 (2011): 561–568.
- Violle C, Navas M-L, Vile D et al (2007) Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116:882-892
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Liang L, Albert CH, Hulshof C (2012) The return of the variance : intraspecific variability in community ecology. *Tendances Ecol Evol* 27:244-252

- Vogel S (1996) Life in moving fluids: the physical biology of flow. Princeton University Press, Princeton
- Walker B., Kinzig A., Langridge J. (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- Wagner, D. (2015). A taxonomic survey of the shallow-water (<150 m) black corals (Cnidaria: Antipatharia) of the Hawaiian Islands. *Frontiers in Marine Science*, 2(May). <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00024>
- Wagner, D., Luck, D. G., & Toonen, R. J. (2012). The Biology and Ecology of Black Corals (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Antipatharia). *Advances in Marine Biology* (1st ed., Vol. 63). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394282-1.00002-8>
- Wagner, D., Pochon, X., Irwin, L., Toonen, R. J., & Gates, R. D. (2011). Azooxanthellate? Most Hawaiian black corals contain Symbiodinium, (October 2010), 1323–1328. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1681>
- Wagner, D., Waller, R. G., Montgomery, A. D., Kelley, C. D., and Toonen, R. J. (2012). Sexual reproduction of the Hawaiian black coral *Antipathes griggi* (Cnidaria: Antipatharia). *Coral Reefs*. doi:10.1007/s00338-012-0882-3.
- Wagner, D., & Shuler, A. (2017). The black coral fauna (Cnidaria: Antipatharia) of Bermuda with new records, *4344*(2), 367–379.
- Warner, G. F. (1981). Species descriptions and ecological observations of black corals (Antipatharia) from Trinidad. *Bulletin of Marine Science* 31, 147–163.
- Williams, B. B. (1991). Acrorhagi catch tentacles and sweeper tentacles: A synopsis of 'aggression' of actinarian and scleractinian Cnidaria. *Hydrobiologia* 216, (217), 539–545.
- Williams, G., Tracey, D., & Mackay, E. (2014). PENNATULACEA (SEA PENS) DESCRIPTIONS FOR THE NEW ZEALAND REGION A field guide of commonly sampled New Zealand sea, *9440*(132).
- Wright, J. P., et al. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9:111–120.
- Yeung, C. W., Cheang, C. C., Lee, M. W., Fung, H. L., Chow, W. K., & Ang, P. (2014). Environmental variabilities and the distribution of octocorals and black corals in Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin*, 85(2), 774–782. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.12.043>
- Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., & Cucherousset, J. (2014). High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution*, 4(24), 4649–4657. <https://doi.org/10.1002/ece3.1260>

ANNEXES

Annexe 1 : Description générale (valeurs moyennes, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV% (coefficient de variation) des mesures effectuées sur les espèces branchues (*A. virgata*, *A. flabellum*, *C. abies*, *C. pumila*, *Cupressopathes nsp*, *M. ulex*) en utilisant les 16 traits.

Espèces branchues						
Variables	n	Moyenne	Écart-type	Min	Max	CV (%)
<i>Antipathes cf. virgata</i> (n total = 2)						
Profondeur (m)	2	19,3	3,9	16,5	22,0	20,2
Ratio base / haut	-	-	-	-	-	-
Hauteur (cm)	2	48	18	35	61	38
Longueur (cm)	1	61	-	61	61	-
Surface (cm ²)	1	2139	-	2139	2139	-
Densité (nbr polypes/cm ²)	2	66,8	16,3	55,3	78,4	24,4
$\delta^{13}C$ (‰)	2	-19,7	0,4	-19,9	-19,4	-1,8
$\delta^{15}N$ (‰)	2	6,2	0,4	5,9	6,5	6,8
$\delta^{34}S$ (‰)	2	19,7	0,6	19,2	20,1	3,2
N (%)	2	11,5	1,7	10,3	12,7	14,8
C (%)	2	37,4	6,0	33,1	41,6	16,1
Ratio C/N	2	3,3	0,1	3,2	3,3	2,2
Taille polype (µm)	2	1002	44	971	1033	4
Mesure bouche polype (µm)	2	206	80	150	262	39
Mesure interpolypaire (µm)	2	1229	13	1220	1237	1
Ratio taille bouche / polype	2	0,21	0,09	0,14	0,27	42,66
<i>Antipathes flabellum</i> (n total = 1)						
Profondeur (m)	1	22,2	-	22,2	22,2	-
Ratio base / haut	1	145,00	-	145,00	145,00	-
Hauteur (cm)	-	-	-	-	-	-
Longueur (cm)	-	-	-	-	-	-
Surface (cm ²)	-	-	-	-	-	-
Densité (nbr polypes/cm ²)	1	50,4	-	50,4	50,4	-
$\delta^{13}C$ (‰)	1	-19,4	-	-19,4	-19,4	-
$\delta^{15}N$ (‰)	1	6,3	-	6,3	6,3	-
$\delta^{34}S$ (‰)	1	18,7	-	18,7	18,7	-
N (%)	1	11,2	-	11,2	11,2	-

C (%)	1	38,2	-	38,2	38,2	-
Ratio C/N	1	3,4	-	3,4	3,4	-
Taille polype (μm)	-	-	-	-	-	-
Mesure bouche polype (μm)	-	-	-	-	-	-
Mesure interpolypaire (μm)	-	-	-	-	-	-
Ratio taille bouche / polype	-	-	-	-	-	-
<i>Cupressopathes abies</i> (n total = 28)						
Profondeur (m)	28	19,8	2,3	15,0	24,1	11,8
Ratio base / haut	22	9,86	12,47	1,55	60,00	126,54
Hauteur (cm)	28	40	19	18	97	47
Longueur (cm)	28	42	20	18	101	49
Surface (cm ²)	28	413	381	83	1403	92
Densité (nbr polypes/cm ²)	28	59,6	20,7	30,4	116,1	34,7
δ ¹³ C (‰)	28	-19,8	0,4	-20,3	-18,9	-1,8
δ ¹⁵ N (‰)	28	6,2	0,4	5,1	7,1	6,8
δ ³⁴ S (‰)	28	19,2	0,3	18,4	19,8	1,6
N (%)	28	11,3	1,1	9,1	13,5	9,4
C (%)	28	37,8	2,8	29,6	40,9	7,4
Ratio C/N	28	3,4	0,2	2,8	3,7	7,3
Taille polype (μm)	8	554	65	451	636	12
Mesure bouche polype (μm)	8	115	31	77	167	27
Mesure interpolypaire (μm)	8	858	143	639	1137	17
Ratio taille bouche / polype	8	0,21	0,06	0,12	0,30	28,37
<i>Cupressopathes cf. pumila</i> (n total = 13)						
Profondeur (m)	13	18,7	2,3	13,0	21,0	12,6
Ratio base / haut	13	12,44	11,13	2,00	38,00	89,43
Hauteur (cm)	13	53	26	19	19	49
Longueur (cm)	13	58	31	20	138	53
Surface (cm ²)	13	961	1429	91	5526	149
Densité (nbr polypes/cm ²)	13	60,8	13,6	27,0	82,1	22,4
δ ¹³ C (‰)	13	-19,7	0,3	-20,2	-19,1	-1,7
δ ¹⁵ N (‰)	13	6,2	0,4	5,5	6,8	6,0
δ ³⁴ S (‰)	13	19,4	0,4	18,8	20,0	2,0
N (%)	13	10,8	1,0	9,0	11,9	9,2
C (%)	13	37,2	2,1	32,8	39,9	5,5
Ratio C/N	13	3,4	0,2	3,1	3,9	6,1
Taille polype (μm)	4	538	73	466	605	14
Mesure bouche polype (μm)	4	131	30	86	150	23
Mesure interpolypaire (μm)	4	800	138	719	1005	17
Ratio taille bouche / polype	4	0,24	0,05	0,18	0,31	21,84
<i>Cupressopathes nsp</i> (n total = 1)						

<i>Profondeur (m)</i>	1	22,8	-	22,8	22,8	-
<i>Ratio base / haut</i>	1	70,00	-	70,00	70,00	
<i>Hauteur (cm)</i>	1	19	-	19	19	-
<i>Longueur (cm)</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Surface (cm²)</i>	1	268	-	268	268	-
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	1	40,7	-	40,7	40,7	-
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	1	-18,8	-	-18,8	-18,8	-
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	1	6,7	-	6,7	6,7	-
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1	18,9	-	18,9	18,9	-
<i>N (%)</i>	1	10,7	-	10,7	10,7	-
<i>C (%)</i>	1	37,7	-	37,7	37,7	-
<i>Ratio C/N</i>	1	3,5	-	3,5	3,5	-
<i>Taille polype (μm)</i>	1	647	-	647	647	-
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	1	51	-	51	51	-
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	1	1046	-	1046	1046	-
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	1	0,08	-	0,08	0,08	-
<i>Myriopathes cf. ulex (n total = 5)</i>						
<i>Profondeur (m)</i>	5	18,1	2,6	15,8	21,7	14,4
<i>Ratio base / haut</i>	5	23,91	33,19	5,00	83,00	138,77
<i>Hauteur (cm)</i>	5	41	11	24	51	27
<i>Longueur (cm)</i>	5	45	16	25	58	35
<i>Surface (cm²)</i>	5	1326	859	264	2128	65
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	5	129,0	128,4	53,2	357,7	99,5
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	5	-19,7	0,2	-20,0	-19,4	-1,1
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	5	6,5	0,4	5,9	6,8	5,4
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	5	19,3	0,2	19,1	19,5	0,8
<i>N (%)</i>	5	10,5	1,0	8,9	11,7	9,8
<i>C (%)</i>	5	36,3	2,0	33,9	38,3	5,5
<i>Ratio C/N</i>	5	3,5	0,3	3,2	3,8	7,4
<i>Taille polype (μm)</i>	5	586	50	513	653	9
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	5	119	24	78	138	20
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	5	840	134	680	1007	16
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	5	0,21	0,05	0,13	0,27	24,70

Annexe 2 : Description générale (valeurs moyennes, écart-type, minimum (min), maximum (max) et CV (coefficient de variation en %)) des mesures effectuées sur les 16 traits fonctionnels des espèces non branchues (*C. anguina*, *C. contorta*, *C. densiflora*, *C. rumphii*, *C. spiralis*, *S. maldivensis*).

Espèces non branchues						
Variables	n	Moyenne	Écart type	Min	Max	CV%
<i>Cirrhpathes anguina</i> (n total = 45)						
Profondeur (m)	43	17,9	2,5	13,0	22,5	13,7
Ratio base / haut	42	1,74	0,87	0,25	5,56	49,97
Hauteur (cm)	45	168	73	69	344	43
Longueur (cm)	45	173	76	69	353	44
Surface (cm ²)	45	241	169	58	684	70
Densité (nbr polypes/cm ²)	45	28,8	8,3	11,2	46,9	28,8
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	45	-19,7	0,4	-20,6	-18,4	-2,2
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	45	8,6	1,0	7,4	11,8	11,8
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	45	19,6	0,5	18,3	20,4	2,4
N (%)	43	9,2	0,8	7,4	11,1	8,5
C (%)	43	35,7	2,2	29,3	38,8	6,1
Ratio C/N	43	3,9	0,3	3,4	4,7	7,4
Taille polype (μm)	4	1005	423	422	1348	42
Mesure bouche polype (μm)	7	158	66	85	277	42
Mesure interpolypaire (μm)	6	1477	508	757	2040	34
Ratio taille bouche / polype	3	0,17	0,05	0,11	0,20	29,79
<i>Cirrhpathes contorta</i> (n total = 4)						
Profondeur (m)	4	17,7	2,4	15,7	21,0	13,7
Ratio base / haut	4	1,08	0,23	0,78	1,30	21,76
Hauteur (cm)	4	55	10	40	64	18
Longueur (cm)	4	70	18	44	83	26
Surface (cm ²)	4	54	17	30	67	31
Densité (nbr polypes/cm ²)	4	36,0	15,4	25,3	58,9	42,9
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	4	-18,7	0,5	-19,2	-18,1	-2,5
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	4	8,7	0,6	8,1	9,5	7,0
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	4	19,5	0,4	19,0	19,9	2,3
N (%)	3	9,0	1,2	7,7	10,1	13,5
C (%)	3	33,4	4,6	28,4	37,5	13,8
Ratio C/N	3	3,7	0,1	3,7	3,8	1,5
Taille polype (μm)	1	977	-	977	977	-
Mesure bouche polype (μm)	1	134	-	134	134	-
Mesure interpolypaire (μm)	1	1328	-	1328	1328	-

Ratio taille bouche / polype	1	0,14	-	0,14	0,14	-
<i>Cirrhipathes densiflora (n total = 12)</i>						
Profondeur (m)	12	19,8	2,4	13,0	22,0	12,1
Ratio base / haut	12	1,15	0,25	0,75	1,48	22,05
Hauteur (cm)	12	87	35	38	148	40
Longueur (cm)	12	90	36	40	150	40
Surface (cm ²)	12	87	44	29	165	50
Densité (nbr polypes/cm ²)	12	34,7	8,4	23,6	46,7	24,3
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	12	-18,7	0,4	-19,5	-17,9	-2,4
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	12	8,6	0,4	7,7	9,0	4,6
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	12	20,0	0,5	19,1	21,0	2,6
N (%)	11	9,3	0,8	8,3	11,1	8,4
C (%)	11	34,5	2,3	31,5	37,6	6,7
Ratio C/N	11	3,7	0,1	3,4	3,9	3,8
Taille polype (μm)	3	855	216	647	1078	25
Mesure bouche polype (μm)	6	163	91	66	304	56
Mesure interpolypaire (μm)	5	1716	377	1209	2237	22
Ratio taille bouche / polype	3	0,11	0,02	0,10	0,13	17,43
<i>Cirrhipathes rumphii (n total = 1)</i>						
Profondeur (m)	1	19,4	-	19,4	19,4	-
Ratio base / haut	1	8,83	-	8,83	8,83	-
Hauteur (cm)	1	147	-	147	147	-
Longueur (cm)	1	152	-	152	152	-
Surface (cm ²)	1	189	-	189	189	-
Densité (nbr polypes/cm ²)	1	57,1	-	57,1	57,1	-
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	1	-19,4	-	-19,4	-19,4	-
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	1	5,9	-	5,9	5,9	-
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1	20,2	-	20,2	20,2	-
N (%)	1	9,4	-	9,4	9,4	-
C (%)	1	33,5	-	33,5	33,5	-
Ratio C/N	1	3,6	-	3,6	3,6	-
Taille polype (μm)	1	877	-	877	877	-
Mesure bouche polype (μm)	1	152	-	152	152	-
Mesure interpolypaire (μm)	1	1403	-	1403	1403	-
Ratio taille bouche / polype	1	0,17	-	0,17	0,17	-
<i>Cirrhipathes spiralis (n total = 8)</i>						
Profondeur (m)	8	19,4	1,9	16,5	21,3	9,6
Ratio base / haut	8	1,35	0,62	0,67	2,31	45,74
Hauteur (cm)	8	57	19	27	89	33
Longueur (cm)	8	72	25	36	111	35
Surface (cm ²)	8	65	28	33	117	44

<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	8	40,0	11,9	23,5	60,8	29,7
<i>δ¹³C (‰)</i>	8	-19,4	0,7	-20,1	-17,8	-3,6
<i>δ¹⁵N (‰)</i>	8	8,7	0,5	8,1	9,8	5,9
<i>δ³⁴S (‰)</i>	8	19,7	0,3	19,4	20,2	1,6
<i>N (%)</i>	8	8,8	0,8	7,1	9,5	8,7
<i>C (%)</i>	8	34,3	3,7	27,9	38,0	10,7
<i>Ratio C/N</i>	8	3,9	0,2	3,4	4,1	5,5
<i>Taille polype (μm)</i>	3	1267	116	1187	1400	9
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	6	184	60	109	278	33
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	6	1903	597	867	2514	31
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	3	0,13	0,05	0,08	0,18	42,91
<i>Stichopathes maldivensis (n total = 11)</i>						
<i>Profondeur (m)</i>	11	20,5	1,3	18,0	21,9	6,2
<i>Ratio base / haut</i>	11	1,63	0,42	1,05	2,62	25,83
<i>Hauteur (cm)</i>	11	181	64	81	292	35
<i>Longueur (cm)</i>	11	208	78	82	351	37
<i>Surface (cm²)</i>	11	310	213	85	831	69
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	11	8,4	4,2	4,7	20,0	49,8
<i>δ¹³C (‰)</i>	11	-19,9	0,6	-20,4	-19,0	-2,9
<i>δ¹⁵N (‰)</i>	11	8,4	0,3	8,0	9,0	3,4
<i>δ³⁴S (‰)</i>	11	19,8	0,3	19,5	20,2	1,3
<i>N (%)</i>	8	7,9	0,7	7,1	8,8	8,4
<i>C (%)</i>	8	33,1	3,4	28,0	36,9	10,3
<i>Ratio C/N</i>	8	4,2	0,4	3,4	4,7	10,2
<i>Taille polype (μm)</i>	6	1671	408	1048	2112	24
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	8	245	103	126	438	42
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	5	1976	689	1160	2888	35
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	6	0,16	0,07	0,07	0,25	41,58

Annexe 3 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *C. anguina*.

	Profondeur (m)	Ratio base/haut	Hauteur (cm)	Longueur (cm)	Surface (cm ²)	Densité (nbr polypes/cm ²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Profondeur (m)	1,00							
Ratio base/haut	0,11	1,00						
Hauteur (cm)	0,35	0,37	1,00					
Longueur (cm)	0,35	0,39	1,00	1,00				
Surface (cm ²)	0,35	0,30	0,95	0,94	1,00			
Densité (nbr polypes/cm ²)	-0,32	-0,13	-0,54	-0,53	-0,56	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	0,11	-0,10	0,09	0,09	0,09	0,06	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	0,03	0,10	0,03	0,02	0,10	-0,30	-0,73	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	0,34	-0,26	0,08	0,07	0,15	-0,28	0,09	0,03
N (%)	-0,04	0,16	0,03	0,04	-0,02	0,28	0,19	-0,56
C (%)	-0,02	0,06	-0,16	-0,15	-0,18	0,24	0,12	-0,38
Ratio C/N	0,02	-0,13	-0,18	-0,18	-0,15	-0,15	-0,18	0,42
Taille polype (μm)	0,49	-0,24	-0,03	-0,05	0,24	-0,33	0,82	-0,67
Mesure bouche polype (μm)	0,56	-0,85	-0,28	-0,29	-0,07	-0,59	0,83	-0,81
Mesure interpolypaire (μm)	0,75	-0,55	0,81	0,81	0,68	-0,78	0,76	-0,48
Ratio taille bouche / polype	0,24	0,13	0,70	0,72	0,43	-0,41	-0,95	0,89

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	N (%)	C (%)	Ratio C/N	Taille polype (μm)	Mesure bouche polype (μm)	Mesure inter- polypaire (μm)	Ratio taille bouche / polype
Profondeur (m)								
Ratio base/haut								
Hauteur (cm)								
Longueur (cm)								
Surface (cm ²)								
Densité (nbr polypes/cm ²)								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
N (%)	-0,40	1,00						
C (%)	-0,48	0,59	1,00					
Ratio C/N	0,08	-0,70	0,14	1,00				
Taille polype (μm)	0,37	-0,84	0,59	0,95	1,00			
Mesure bouche polype (μm)	0,65	-0,48	0,03	0,66	0,69	1,00		
Mesure interpolypaire (μm)	0,61	-0,84	-0,37	0,81	0,84	0,76	1,00	
Ratio taille bouche / polype	0,19	0,56	-0,10	-0,49	-0,72	-0,16	-0,40	1,00

Annexe 4 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *C. densiflora*.

	Profondeur (m)	Ratio base/haut	Hauteur (cm)	Longueur (cm)	Surface (cm ²)	Densité (nbr polypes/cm ²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Profondeur (m)	1,00							
Ratio base/haut	-0,43	1,00						
Hauteur (cm)	0,04	0,11	1,00					
Longueur (cm)	0,05	0,10	1,00	1,00				
Surface (cm ²)	0,07	-0,04	0,94	0,95	1,00			
Densité (nbr polypes/cm ²)	-0,36	-0,07	-0,84	-0,85	-0,85	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-0,13	0,24	-0,11	-0,12	-0,10	0,21	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0,20	-0,14	-0,02	-0,01	0,17	0,15	0,26	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	-0,26	0,19	-0,12	-0,14	-0,29	0,08	-0,01	-0,74
N (%)	-0,11	-0,02	0,39	0,39	0,31	-0,43	-0,70	-0,38
C (%)	0,09	-0,02	0,37	0,38	0,32	-0,46	-0,65	-0,51
Ratio C/N	0,39	-0,06	-0,14	-0,13	-0,06	0,09	0,30	-0,06
Taille polype (μm)	-0,94	-0,92	0,96	0,96	1,00	-0,79	1,00	1,00
Mesure bouche polype (μm)	0,46	-0,72	-0,01	0,05	0,24	-0,23	-0,45	0,58
Mesure interpolypaire (μm)	0,31	-0,28	0,13	0,23	0,65	-0,44	0,42	0,73
Ratio taille bouche / polype	-0,97	-0,98	0,63	0,62	0,83	-1,00	0,78	0,82

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	N (%)	C (%)	Ratio C/N	Taille polype (μm)	Mesure bouche polype (μm)	Mesure inter- polypaire (μm)	Ratio taille bouche / polype
Profondeur (m)								
Ratio base/haut								
Hauteur (cm)								
Longueur (cm)								
Surface (cm ²)								
Densité (nbr polypes/cm ²)								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
N (%)	0,16	1,00						
C (%)	0,03	0,88	1,00					
Ratio C/N	-0,29	-0,53	-0,07	1,00				
Taille polype (μm)	-0,91	-0,91	-0,97	-0,55	1,00			
Mesure bouche polype (μm)	-0,45	0,26	0,00	-0,43	0,96	1,00		
Mesure interpolypaire (μm)	-0,90	-0,55	-0,26	0,62	1,00	0,90	1,00	
Ratio taille bouche / polype	-0,51	-0,51	-0,93	-0,93	0,82	0,95	1,00	1,00

Annexe 5 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *C. spiralis*.

	Profondeur (m)	Ratio base/haut	Hauteur (cm)	Longueur (cm)	Surface (cm ²)	Densité (nbr polypes/cm ²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Profondeur (m)	1,00							
Ratio base/haut	-0,29	1,00						
Hauteur (cm)	-0,19	-0,30	1,00					
Longueur (cm)	-0,27	-0,18	0,95	1,00				
Surface (cm ²)	-0,15	0,03	0,85	0,93	1,00			
Densité (nbr polypes/cm ²)	-0,06	-0,33	-0,09	-0,26	-0,25	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-0,67	0,06	0,36	0,56	0,40	-0,39	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0,67	-0,22	0,38	0,28	-0,02	0,06	0,38	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	-0,48	0,01	0,34	0,38	0,12	-0,55	0,66	0,69
N (%)	0,29	0,20	-0,50	-0,35	-0,10	0,15	-0,11	-0,84
C (%)	0,49	0,19	-0,64	-0,60	-0,34	0,32	-0,56	-0,81
Ratio C/N	0,51	0,02	-0,39	-0,58	-0,42	0,39	-0,95	-0,27
Taille polype (μm)	0,13	-0,88	0,05	-0,16	-0,25	0,97	-0,35	0,12
Mesure bouche polype (μm)	-0,34	0,78	-0,27	-0,25	-0,10	-0,09	-0,24	0,08
Mesure interpolypaire (μm)	-0,63	0,05	-0,46	-0,28	-0,39	-0,12	0,53	0,56
Ratio taille bouche / polype	0,43	1,00	-0,59	-0,40	-0,32	-0,69	-0,22	-0,64

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	N (%)	C (%)	Ratio C/N	Taille polype (μm)	Mesure bouche polype (μm)	Mesure inter- polypaire (μm)	Ratio taille bouche / polype
Profondeur (m)								
Ratio base/haut								
Hauteur (cm)								
Longueur (cm)								
Surface (cm ²)								
Densité (nbr polypes/cm ²)								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
N (%)	-0,71	1,00						
C (%)	-0,91	0,86	1,00					
Ratio C/N	-0,68	0,10	0,59	1,00				
Taille polype (μm)	-0,63	0,39	0,25	0,24	1,00			
Mesure bouche polype (μm)	-0,26	0,06	0,35	0,48	-0,79	1,00		
Mesure interpolypaire (μm)	0,37	0,34	-0,10	-0,38	-0,22	0,08	1,00	
Ratio taille bouche / polype	0,11	0,17	0,32	0,32	-0,84	1,00	-0,35	1,00

Annexe 6 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *S. maldivensis*.

	Profondeur (m)	Ratio base/haut	Hauteur (cm)	Longueur (cm)	Surface (cm ²)	Densité (nbr polypes/cm ²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Profondeur (m)	1,00							
Ratio base/haut	-0,11	1,00						
Hauteur (cm)	-0,47	0,36	1,00					
Longueur (cm)	-0,49	0,30	0,98	1,00				
Surface (cm ²)	-0,53	0,24	0,68	0,70	1,00			
Densité (nbr polypes/cm ²)	0,36	-0,09	-0,73	-0,69	-0,44	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	0,01	-0,15	0,51	0,44	0,41	-0,55	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0,60	0,27	0,43	0,39	0,47	-0,33	0,28	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	-0,71	0,12	0,64	0,63	0,66	-0,52	0,60	0,58
N (%)	-0,09	-0,14	-0,03	-0,14	-0,33	-0,14	0,34	-0,16
C (%)	0,55	-0,21	-0,81	-0,88	-0,85	0,50	-0,57	-0,76
Ratio C/N	0,65	-0,11	-0,78	-0,75	-0,64	0,61	-0,88	-0,69
Taille polype (μm)	0,74	-0,28	-0,34	-0,32	-0,77	0,51	-0,38	-0,80
Mesure bouche polype (μm)	0,31	-0,61	-0,06	-0,13	-0,28	-0,29	0,33	-0,15
Mesure interpolypaire (μm)	0,36	0,33	0,30	0,33	-0,50	0,07	-0,24	-0,49
Ratio taille bouche / polype	0,00	-0,42	-0,05	-0,23	-0,20	-0,65	0,55	0,18

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	N (%)	C (%)	Ratio C/N	Taille polype (μm)	Mesure bouche polype (μm)	Mesure inter- polypaire (μm)	Ratio taille bouche / polype
Profondeur (m)								
Ratio base/haut								
Hauteur (cm)								
Longueur (cm)								
Surface (cm ²)								
Densité (nbr polypes/cm ²)								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
N (%)	0,39	1,00						
C (%)	-0,60	0,44	1,00					
Ratio C/N	-0,95	-0,38	0,66	1,00				
Taille polype (μm)	-0,87	-0,09	0,59	0,82	1,00			
Mesure bouche polype (μm)	-0,07	0,46	0,48	-0,01	0,20	1,00		
Mesure interpolypaire (μm)	-0,52	-0,13	0,20	0,45	0,83	0,03	1,00	
Ratio taille bouche / polype	0,37	0,97	0,59	-0,38	-0,24	0,90	-0,28	1,00

Annexe 7 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *C. abies*.

	Profondeur (m)	Ratio base/haut	Hauteur (cm)	Longueur (cm)	Surface (cm ²)	Densité (nbr polypes/cm ²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Profondeur (m)	1,00							
Ratio base/haut	-0,05	1,00						
Hauteur (cm)	-0,10	0,48	1,00					
Longueur (cm)	-0,10	0,50	1,00	1,00				
Surface (cm ²)	-0,11	0,38	0,90	0,91	1,00			
Densité (nbr polypes/cm ²)	0,04	-0,06	-0,04	-0,03	-0,03	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-0,63	-0,20	-0,21	-0,22	-0,14	0,01	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	0,56	0,14	0,24	0,25	0,30	0,24	-0,56	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	0,23	0,15	0,45	0,45	0,35	0,15	-0,54	0,44
N (%)	-0,24	0,06	0,02	0,02	-0,02	-0,01	0,50	-0,41
C (%)	0,38	0,18	0,30	0,30	0,27	0,02	-0,18	0,25
Ratio C/N	0,64	0,05	0,24	0,24	0,25	0,05	-0,78	0,72
Taille polype (μm)	0,00	-0,09	0,06	0,02	0,22	-0,46	0,20	-0,01
Mesure bouche polype (μm)	-0,01	0,53	0,34	0,35	0,14	0,08	-0,69	0,07
Mesure interpolypaire (μm)	-0,82	-0,41	-0,24	-0,23	-0,04	0,53	0,21	-0,26
Ratio taille bouche / polype	-0,04	0,53	0,32	0,35	0,08	0,31	-0,68	0,11

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	N (%)	C (%)	Ratio C/N	Taille polype (μm)	Mesure bouche polype (μm)	Mesure inter- polypaire (μm)	Ratio taille bouche / polype
Profondeur (m)								
Ratio base/haut								
Hauteur (cm)								
Longueur (cm)								
Surface (cm ²)								
Densité (nbr polypes/cm ²)								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
N (%)	-0,60	1,00						
C (%)	-0,17	0,59	1,00					
Ratio C/N	0,55	-0,62	0,25	1,00				
Taille polype (μm)	-0,52	-0,55	-0,35	0,28	1,00			
Mesure bouche polype (μm)	0,23	-0,30	-0,20	0,15	0,02	1,00		
Mesure interpolypaire (μm)	-0,08	0,48	-0,18	-0,57	-0,22	0,24	1,00	
Ratio taille bouche / polype	0,45	-0,04	-0,02	0,01	-0,38	0,91	0,35	1,00

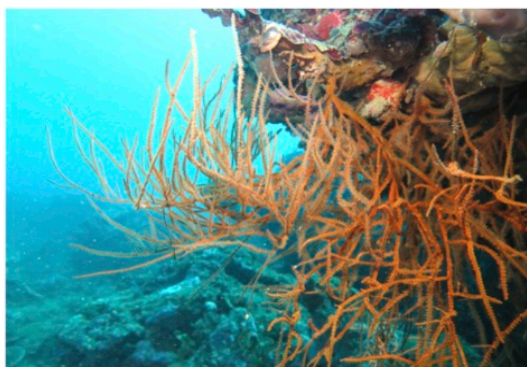
Annexe 8 : Matrice de corrélation de Pearson présentant tous les traits de mesures effectués pour l'espèce *C. pumila*.

	<i>Profondeur (m)</i>	<i>Ratio base/haut</i>	<i>Hauteur (cm)</i>	<i>Longueur (cm)</i>	<i>Surface (cm²)</i>	<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Profondeur (m)</i>	1,00							
<i>Ratio base/haut</i>	-0,05	1,00						
<i>Hauteur (cm)</i>	-0,21	0,49	1,00					
<i>Longueur (cm)</i>	-0,22	0,44	0,99	1,00				
<i>Surface (cm²)</i>	-0,04	0,00	0,82	0,84	1,00			
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>	0,57	-0,14	0,14	0,10	0,41	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	0,12	0,15	0,04	-0,03	0,08	0,70	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0,16	0,67	0,38	0,38	-0,07	-0,53	-0,44	1,00
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	0,02	-0,72	-0,49	-0,44	-0,11	0,02	-0,03	-0,71
<i>N (%)</i>	0,07	0,08	0,13	0,08	0,11	0,60	0,74	-0,26
<i>C (%)</i>	0,29	0,36	-0,03	-0,07	-0,23	0,30	0,38	0,17
<i>Ratio C/N</i>	0,13	0,17	-0,19	-0,16	-0,31	-0,60	-0,80	0,50
<i>Taille polype (μm)</i>	0,66	0,18	-0,52	-0,49	0,66	0,49	0,06	-0,08
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	-0,26	0,42	0,32	0,28	0,69	-0,39	-0,66	0,07
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	0,35	-0,51	-0,57	-0,65	0,96	0,48	0,34	-0,78
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	-0,79	0,39	0,77	0,70	0,32	-0,83	-0,84	0,17

	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	<i>N (%)</i>	<i>C (%)</i>	<i>Ratio C/N</i>	<i>Taille polype (μm)</i>	<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	<i>Mesure inter- polypair e (μm)</i>	<i>Ratio taille bouche / polype</i>
<i>Profondeur (m)</i>								
<i>Ratio base/haut</i>								
<i>Hauteur (cm)</i>								
<i>Longueur (cm)</i>								
<i>Surface (cm²)</i>								
<i>Densité (nbr polypes/cm²)</i>								
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)								
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)								
$\delta^{34}\text{S}$ (‰)	1,00							
<i>N (%)</i>	0,25	1,00						
<i>C (%)</i>	0,48	0,76	1,00					
<i>Ratio C/N</i>	0,04	-0,82	-0,26	1,00				
<i>Taille polype (μm)</i>	0,23	-0,52	-0,22	0,68	1,00			
<i>Mesure bouche polype (μm)</i>	0,16	-0,99	-0,79	0,79	0,55	1,00		
<i>Mesure interpolypaire (μm)</i>	0,59	0,57	-0,68	0,10	0,64	0,47	1,00	
<i>Ratio taille bouche / polype</i>	0,33	-0,80	-0,77	0,47	-0,07	0,80	0,08	1,00

Coraux noirs branchus

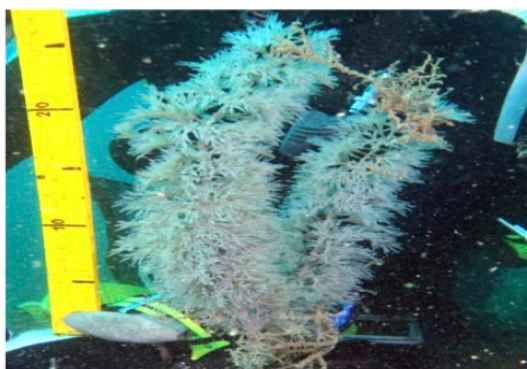
Antipathes cf. virgata



Antipathes flabellum



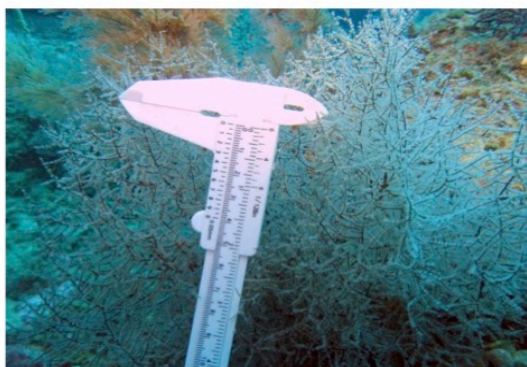
Cupressopathes abies



Cupressopathes cf. pumila



Cupressopathes nsp



Myriopathes cf. ulex



Annexe 9 : Les espèces de coraux noirs branchus présentes dans l'étude sont : *A. virgata*, *A. flabellum*, *C. abies*, *C. pumila*, *Cupressopathes nsp* et *M. ulex*.

Coraux noirs non branchus

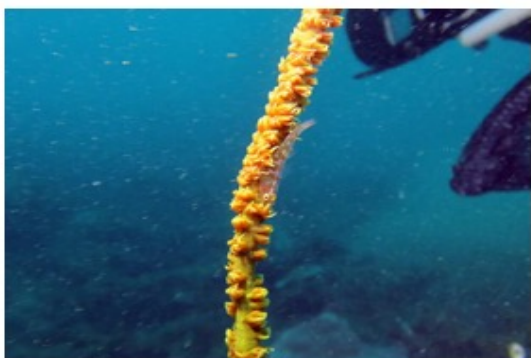
Cirrhipathes anguina



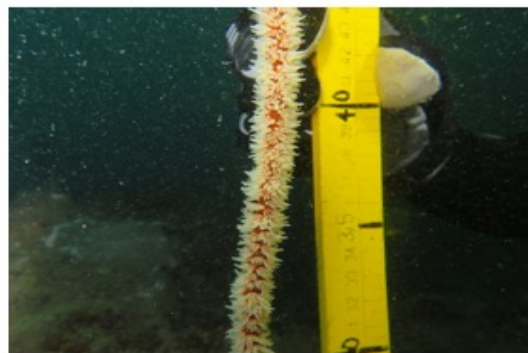
Cirrhipathes contorta



Cirrhipathes densiflora



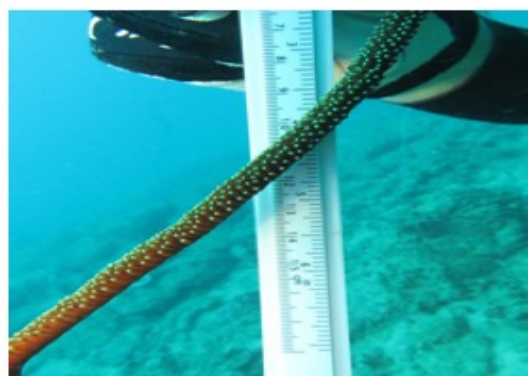
Cirrhipathes rumphii



Cirrhipathes spiralis



Stichopathes maldivensis



Annexe 10 : Les espèces de coraux noirs non branchus présentes dans l'étude sont : *C. anguina*, *C. contorta*, *C. densiflora*, *C. rumphii*, *C. spiralis* et *S. maldivensis*.