

## **Diversité ichtyologique des herbiers à angiospermes marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar)**

**Auteur** : Roncalli, Laura

**Promoteur(s)** : Frédéric, Bruno; Lepoint, Gilles

**Faculté** : Faculté des Sciences

**Diplôme** : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

**Année académique** : 2019-2020

**URI/URL** : <http://hdl.handle.net/2268.2/9877>

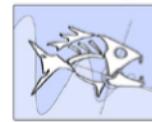
---

### *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.*

---



Université de Liège  
Faculté des Sciences  
Département de Biologie, Écologie, Évolution

## **Diversité ichtyologique des herbiers à angiospermes marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar)**



**Laura RONCALLI**

**Mémoire réalisé dans le cadre de l'obtention du grade de Master en Biologie des  
Organismes et Écologie, à finalité approfondie**

Août 2020

Promoteur : Dr. Bruno Frédérich  
Co-promoteur : Dr. Gilles Lepoint  
Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive

# Table des matières

<b>1. INTRODUCTION .....</b>	<b>1</b>
1.1 LES RÉCIFS CORALLIENS .....	1
1.2 HERBIERS À ANGIOSPERMES MARINES ET CONTINUUM « RÉCIFS-HERBIERS-MANGROVES » .....	1
1.2.1 Continuum « récifs-herbiers-mangroves » .....	1
1.2.2 Constitution et distribution des herbiers .....	3
1.2.3 Rôles des herbiers pour les organismes .....	4
1.3 MENACES SUR LES RÉCIFS CORALLIENS ET SUR LES HERBIERS À ANGIOSPERMES MARINES .....	4
1.4 LE GRAND RÉCIF DE TULÉAR (GRT) .....	5
1.4.1 Site d'étude .....	5
1.4.2 Menaces sur le Grand Récif de Tuléar (GRT) .....	6
1.5 APPROCHES MÉTHODOLOGIQUES .....	7
1.6 OBJECTIFS DU MÉMOIRE .....	8
<b>2. MATÉRIELS ET MÉTHODES .....</b>	<b>9</b>
2.1 ANALYSE COMPARATIVE DES DIVERSITÉS TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES HERBIERS À ANGIOSPERMES MARINES DES RÉGIONS TROPICALES .....	9
2.1.1 Informations taxonomiques, trophiques et ontogénétiques .....	9
2.1.2 Comparaisons taxonomique, trophique et ontogénétique .....	10
2.2 ANALYSE COMPARATIVE DE LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DES HERBIERS À ANGIOSPERMES MARINES DU GRAND RÉCIF DE TULÉAR .....	10
2.2.1. Échantillonnage .....	10
2.2.2. Caractères morphologiques .....	12
2.2.3. Traitements statistiques .....	13
<b>3. RÉSULTATS .....</b>	<b>14</b>
3.1 ANALYSE COMPARATIVE DES DIVERSITÉS TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE .....	14
3.1.1 Recherche bibliographique .....	14
3.1.2 Comparaison de la diversité taxonomique .....	16
3.1.2.1 Comparaison de la richesse taxonomique .....	16
3.1.2.2 Évolution de la richesse taxonomique des herbiers du GRT au cours du temps .....	17
3.1.2.3 Recouvrement taxonomique des écosystèmes associés au GRT .....	18
3.1.2.4 Recouvrement taxonomique entre les herbiers du GRT et ceux d'autres régions géographiques .....	18
3.1.2.5 Évolution de la richesse taxonomique des herbiers de régions géographiques distinctes de Tuléar au cours du temps .....	20
3.1.3 Comparaison de la diversité trophique .....	21
3.1.4 Comparaison de la diversité ontogénétique .....	23
3.2 ANALYSE COMPARATIVE DE LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE .....	24
3.2.1 Analyse univariée .....	24
3.2.2 Analyse multivariée .....	29
<b>4. DISCUSSION .....</b>	<b>36</b>
4.1 ANALYSE DES DIVERSITÉS TAXONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE .....	36
4.1.1 Comparaison des diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT au cours du temps .....	36
4.1.2 Comparaison des diversités taxonomique et écologique entre des assemblages de poissons présents dans les herbiers du GRT avec celles des assemblages de poissons présents dans les mangroves du GRT .....	38
4.1.3 Comparaison des diversités taxonomique et écologique entre des assemblages de poissons présents dans les herbiers du GRT avec celles des assemblages de poissons présents dans les herbiers d'autres régions géographiques .....	39
4.2 ANALYSE DE LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE .....	40
<b>5. CONCLUSION .....</b>	<b>42</b>

## Remerciements

Je souhaiterais exprimer ma gratitude envers toutes les personnes qui m'ont aidée, de près ou de loin, dans la réalisation et la rédaction de ce mémoire.

Pour commencer, je tiens à remercier tout particulièrement mon promoteur, Dr. Bruno Frédéric, pour avoir suivi l'évolution de mon mémoire. Merci de m'avoir aiguillée dans la rédaction de celui-ci et d'avoir effectué de nombreuses lectures et corrections. Merci pour votre patience, votre suivi et vos encouragements tout au long de cette année académique atypique !

Ensuite, je voudrais également remercier mon co-promoteur, Dr. Gilles Lepoint, qui a su répondre à mes questions et m'a permis de mieux comprendre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes à angiospermes marines.

Merci également au Pr. Éric Parmentier et à l'ensemble des membres du Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive pour leur accueil et leur sympathie.

Pour terminer, je remercie chaleureusement ma famille et mes proches pour leur soutien sans faille tout au long de ces années d'études.

## Abstract

### Ichthyological diversity of the seagrass beds of the Great Reef of Toliara (Madagascar)

Master's thesis written by Laura Roncalli, under the supervision of Dr. Bruno Frédéric (promoter) and Dr. Gilles Lepoint (co-promoter); Laboratory of Functional and Evolutionary Morphology; University of Liège; Academic year: 2019-2020.

The objective of this master's thesis was to get a better understanding of how teleost fish assemblages associated with the Great Reef of Toliara (GRT) seagrass beds respond to fishing pressure. An in-depth bibliographical study reveals that the fish assemblages in the seagrass beds associated with the GRT evolve over time. An increase in taxonomical richness of these assemblages was observed between 1967 and 2019. Trophic diversity, for its part, does not vary. The taxonomical and ecological diversities of these assemblages were compared to those of fish assemblages in the mangroves of the GRT as well as to those of fish assemblages in tropical seagrass beds in different geographical regions. Several differences were identified. Indeed, the fish assemblages in the mangroves are distinct from the fishes populating the seagrass beds. There is a greater proportion of omnivorous fish in mangroves compared to seagrass beds. Both systems shelter many juvenile species. This confirms the nursery role of the seagrass beds and mangroves. Finally, the numbers of common species between the fish assemblages in the seagrass beds associated with the GRT and those in tropical seagrass beds in different geographical regions decrease as the spatial scale increases.

The global trend therefore does not seem to be the disappearance of fish species in the GRT-associated seagrass beds, but rather to be the emergence of certain adaptations. An in-depth study of the morphological diversity of several fish species reveals morphological variations between two sites with a difference in fishing pressure: Ankilibe (intensive fishing) and Sarodrano (more moderate fishing) as well as a comparison of Ankilibe at three different years. The fish caught at Sarodrano had larger eyes than the fish harvested at Ankilibe. In addition, fish caught in 2016 had longer overall dorsal spines and a wider mouth and head compared to fish caught in 2017 and 2018. Finally, it appears that the benthic adult fish populations showed the greatest morphological variation, a phenotypic plasticity probably expressed during growth. This study is one of the first to reveal such morphological variations within fish assemblages associated with tropical seagrass beds and further studies are needed to clearly identify the ecological factors driving this adaptive variability.

## Résumé

### **Diversité ichtyologique des herbiers à angiospermes marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar)**

Mémoire réalisé par Laura Roncalli, sous la tutelle du docteur Bruno Frédéric (promoteur) et du docteur Gilles Lepoint (co-promoteur) ; Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive de l'Université de Liège ; Année académique : 2019-2020

L'objectif de ce mémoire était de mieux comprendre comment répondent les assemblages de poissons téléostéens associés aux herbiers du Grand Récif de Tuléar (GRT) face à des pressions de pêche. Une étude bibliographique approfondie révèle que les assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT évoluent au cours du temps. Une augmentation de la richesse taxonomique de ces assemblages est constatée entre 1967 et 2019. La diversité trophique, quant à elle, ne varie pas. Les diversités taxonomique et écologique de ces assemblages ont été comparées à celles des assemblages de poissons présents dans les mangroves du GRT ainsi qu'à celles des assemblages de poissons présents dans les herbiers tropicaux de différentes régions géographiques. Plusieurs différences ont été recensées. En effet, les assemblages de poissons présents dans les mangroves sont distincts des poissons peuplant les herbiers. Il y réside une plus grande proportion de poissons omnivores par rapport aux herbiers. Ces deux systèmes abritent de nombreuses espèces juvéniles. Cela confirme le rôle de nurserie des herbiers et des mangroves. Enfin, les nombres d'espèces communes entre les assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT et ceux présents dans les herbiers tropicaux de différentes régions géographiques décroissent au fur et à mesure que l'échelle spatiale s'agrandit.

La tendance globale ne semble donc pas être à la disparition des espèces de poissons dans les herbiers associés au GRT mais à certaines adaptations. Une étude approfondie de la diversité morphologique de plusieurs espèces de poissons révèle des variations morphologiques entre deux sites présentant une différence de pression de pêche : Ankilibe (pêche intensive) et Sarodrano (pêche plus modérée) ainsi qu'une différence temporelle sur le site d'Ankilibe. Les poissons pêchés à Sarodrano possédaient des yeux plus grands que les poissons récoltés à Ankilibe. En outre, les poissons pêchés en 2016 avaient globalement des épines dorsales plus longues ainsi qu'une bouche et une tête plus larges comparés aux poissons prélevés en 2017 et 2018. Enfin, il apparaît que ce sont les populations de poissons adultes benthiques qui présentaient les plus grandes variations morphologiques, une plasticité phénotypique probablement exprimée au cours de la croissance. Cette étude est l'une des premières à révéler de telles variations morphologiques au sein d'assemblages de poissons associés aux herbiers tropicaux et des études supplémentaires sont nécessaires pour identifier clairement les facteurs écologiques dirigeant cette variabilité adaptative.

# 1. Introduction

## 1.1 Les récifs coralliens

Les récifs coralliens sont des écosystèmes marins structurellement complexes et sont parmi les plus riches en termes de biodiversité (UNSG, 2011 ; Barbier, 2017). Bien que ces récifs madréporiques occupent moins de 0,1% de la surface des océans, ils fournissent un habitat à 25% de toutes les espèces marines connues (UNSG, 2011).

Environ 850 millions de personnes vivent à moins de 100 km des récifs coralliens et en tirent profit : 275 millions de personnes en dépendent directement pour leur subsistance. Les services écosystémiques des récifs coralliens sont nombreux (UNSG, 2011). Un récif bien géré et « sain » peut produire entre 5 et 15 tonnes de poissons et de fruits de mer par kilomètre carré par an, ce qui représente une source importante de protéines. Les récifs coralliens favorisent le tourisme, attirant de nombreux plongeurs et pêcheurs sportifs. En outre, les récifs peuvent fournir des espèces marines qui pourraient être utilisées dans le domaine pharmacologique. Enfin, les récifs coralliens protègent environ 150 000 km de côtes bordant plus de 100 pays et territoires. Ils dissipent partiellement l'énergie des vagues lors de tempêtes, protégeant ainsi les infrastructures humaines et les écosystèmes côtiers (UNSG, 2011).

## 1.2 Herbiers à angiospermes marines et continuum « récifs-herbiers-mangroves »

### 1.2.1 Continuum « récifs-herbiers-mangroves »

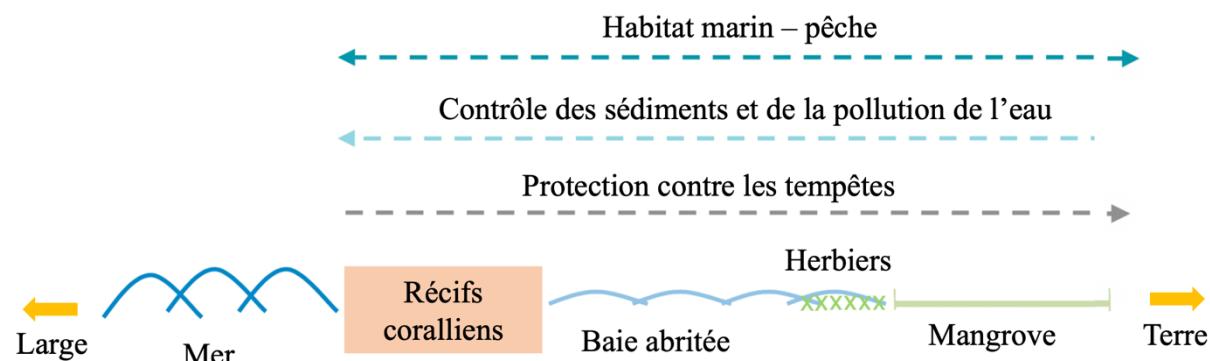


Figure 1 : Paysage marin composé de mangroves, d'herbiers marins et de récifs coralliens ainsi que leurs services écosystémiques rendus (Barbier, 2017).

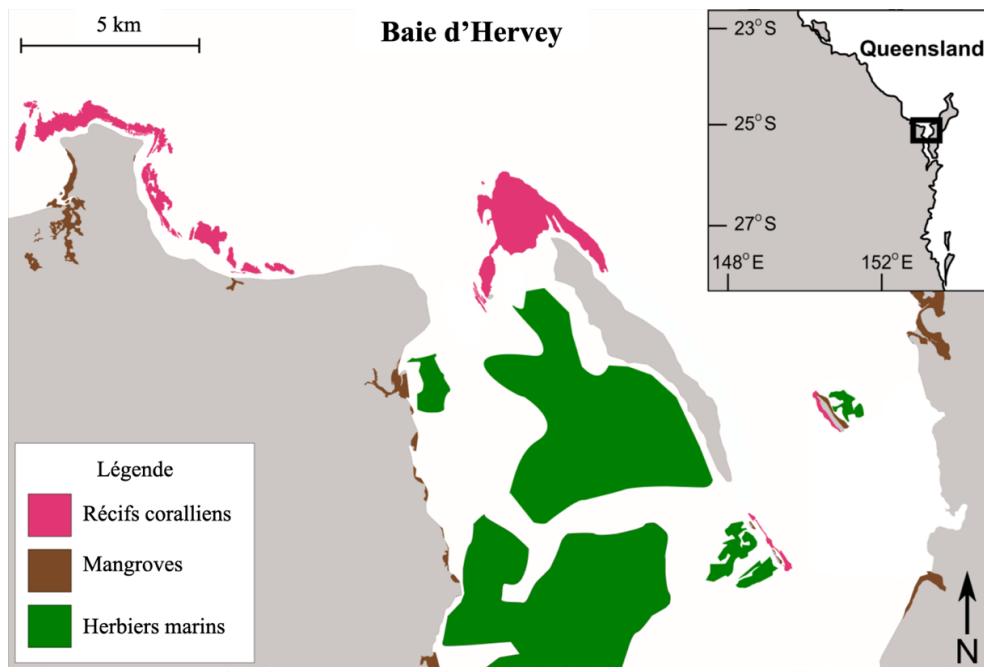


Figure 2 : Cartographie des écosystèmes côtiers dans la baie d'Hervey en Australie (Tyson, 2017).

Dans les régions tropicales et sub-tropicales, les écosystèmes côtiers sont divers et complexes. Les récifs coralliens sont généralement juxtaposés à des zones d'herbiers et de mangroves (Figure 1 & 2). D'importants flux d'organismes, de matières et d'énergie existent entre ces systèmes côtiers. Par exemple, de nombreuses espèces de poissons téléostéens effectuent des migrations entre ces différents écosystèmes (Berkström et al. 2012 ; Barbier, 2017). Les migrations peuvent être journalières : les poissons, surtout les prédateurs, viennent chasser la nuit dans les herbiers et retournent dans les récifs coralliens durant la journée. Les migrations peuvent également se dérouler durant l'ontogénie des poissons : des juvéniles associés aux herbiers et/ou aux mangroves migreront à l'âge adulte vers les récifs coralliens (Hily et al. 2010).

Ces trois types d'écosystèmes côtiers ont des impacts réciproques en termes de flux de matières et d'énergie. Par exemple, les mangroves et les herbiers marins stabilisent les sédiments diminuant l'impact de la turbidité de l'eau sur les coraux tandis que les mangroves fournissent des sels nutritifs et un stock de particules aux herbiers favorisant leur croissance (Hily et al. 2010 ; Barbier, 2017). De plus, les mangroves et les herbiers marins absorbent les rejets d'eaux usées dans la mer et servent de puits pour les polluants et autres matières organiques (Barbier, 2017). Enfin, les barrières récifales protègent les herbiers marins et les mangroves en atténuant les vagues et les courants océaniques (Hily et al. 2010 ; Barbier, 2017).

## 1.2.2 Constitution et distribution des herbiers

Les angiospermes marines sont des plantes à fleurs monocotylédones dont les ancêtres terrestres sont retournés dans le milieu marin il y a environ 100 millions d'années (Hily et al. 2010). Les angiospermes marines se situent dans le superordre des Alismatiflora (Dahlgren et al. 1985) et se distribuent dans quatre familles (Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Posidoniaceae et Zosteraceae) regroupant 68 espèces décrites (Hily et al. 2010).

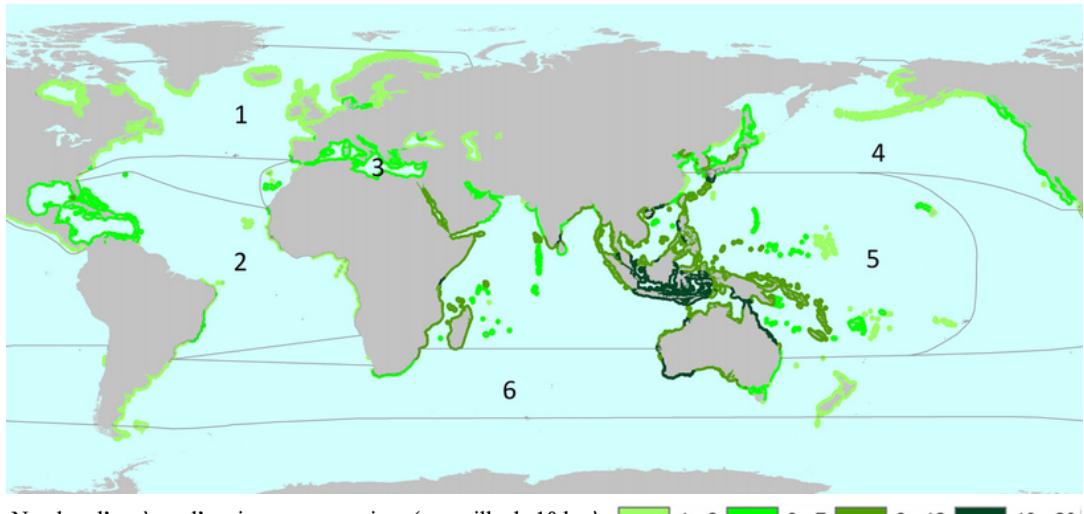


Figure 3 : Répartition mondiale et bio-régions des angiospermes marines. 1. Atlantique Nord tempéré ; 2. Atlantique tropical ; 3. Méditerranée ; 4. Pacifique Nord tempéré ; 5. Indo-Pacifique tropical ; 6. Océans tempérés du sud (Short et al. 2011).

Ces angiospermes forment des herbiers qui sont présents sur tous les continents excepté l'Antarctique. De manière générale, les régions tropicales abritent la plus grande diversité d'angiospermes marines (Figure 3) (Short et al. 2011). Les herbiers couvrent 10% des zones côtières mondiales, c'est-à-dire près de 500 000 km<sup>2</sup> (Green & Short, 2003). *Enhalus*, *Halodule*, *Syringodium* et *Thalassia* sont les quatre genres qui sont totalement inféodés aux milieux tropicaux ou assimilés (courants chauds) (Hily et al. 2010).

### 1.2.3 Rôles des herbiers pour les organismes

Les herbiers ont un rôle essentiel auprès de nombreux organismes tels que les algues épiphytes, les invertébrés, les poissons et les macroherbivores (tortues, lamantins et dugongs). Les herbiers servent de zones de refuge, d'alimentation, de reproduction et de nurserie (Hily et al. 2010). En effet, le développement et la survie des juvéniles sont favorisés dans les herbiers d'une part grâce au couvert végétal dense qui les protège relativement bien des prédateurs et d'autre part grâce à la présence d'une nourriture abondante et diversifiée (Saenger et al. 2013). L'abondance numérique des espèces de poissons et d'invertébrés dans les herbiers marins excède généralement largement les zones non végétalisées adjacentes (Saenger et al. 2013).

## 1.3 Menaces sur les récifs coralliens et sur les herbiers à angiospermes marines

Actuellement, les récifs coralliens et les herbiers ont déjà régressé de 30% à travers le monde (Barbier, 2017). Outre le changement climatique, les principales menaces des récifs coralliens et des herbiers sont la surpêche et la pêche destructrice via l'utilisation d'engins inappropriés, d'explosifs ou de poisons (Hily et al. 2010 ; UNSG, 2011). La surpêche perturbe généralement l'équilibre écologique en modifiant l'ensemble des réseaux trophiques des écosystèmes (Scheffer et al. 2005) tandis que la pêche destructrice détériore ces écosystèmes (Salvat, 1990).

Les herbiers et les récifs coralliens peuvent être piétinés par des pêcheurs ou des touristes et être endommagés par les ancrages des navires (Zakai & Chadwick-Furman, 2002 ; Hily et al. 2010 ; Tkachenko, 2017). Par ailleurs, les herbiers peuvent parfois être arrachés des zones de baignade pour le confort des touristes (Hily et al. 2010). Enfin, les voyageurs peuvent également nuire aux écosystèmes côtiers en récoltant des coraux comme souvenirs (Salvat, 1990).

Le développement côtier impacte approximativement 25% des récifs coralliens mondiaux (UNSG, 2011). Les constructions réalisées par remblaiement des récifs ainsi que l'extraction de matériaux coralliens indispensables à la réalisation d'infrastructures dans les pays en voie de développement contribuent aussi à leur dégradation (Salvat, 1990). De plus, tout comme la construction, l'exploitation forestière, minière et agricole conduisent à une accumulation des sédiments dans les cours d'eau. Ceux-ci finissent dans l'océan, où ils

asphyxient les herbiers marins et les récifs coralliens en les privant de la lumière nécessaire à leur survie. Les pollutions domestiques, industrielles et agricoles empoisonnent les écosystèmes côtiers. Certains polluants, comme les effluents agricoles et les eaux usées, provoquent l'eutrophisation de ces écosystèmes (Salvat, 1990 ; Hily et al. 2010).

## 1.4 Le Grand Récif de Tuléar (GRT)

### 1.4.1 Site d'étude

Le Grand Récif de Tuléar (GRT) est une barrière de corail située au Sud-Ouest de Madagascar dans le Canal du Mozambique, à 2 km au large de Tuléar. Le GRT s'étend sur 19 km ( $23^{\circ}20'$ – $23^{\circ}30'$ S) et est bordé par la rivière de Fiherenana au nord et par la rivière de Onilahy au sud (Figure 4) (Andréfouët et al. 2013).

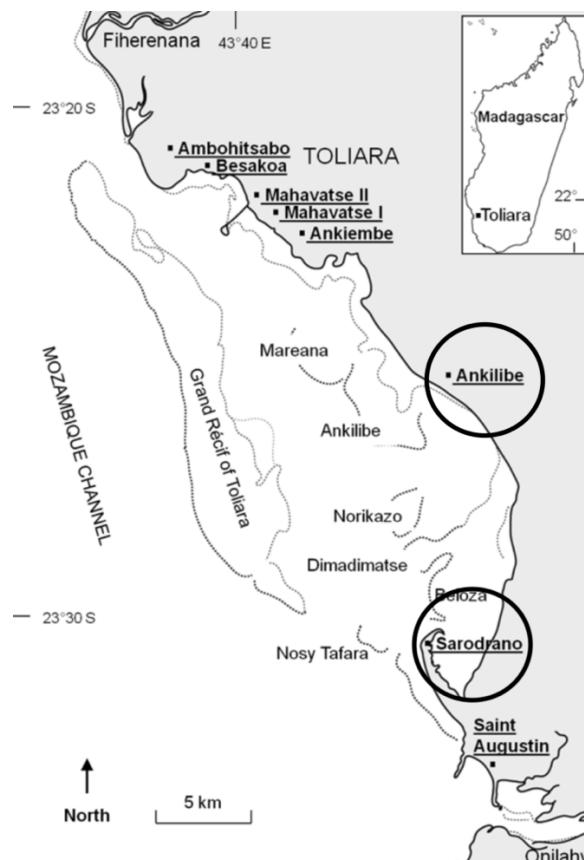


Figure 4 : Localisation du Grand Récif de Tuléar (GRT) à Madagascar (Brenier et al. 2012).

#### 1.4.2 Menaces sur le Grand Récif de Tuléar (GRT)

Le GRT a été intensément étudié par des scientifiques français entre 1960 et 1980 (Bruggemann et al. 2012) notamment sur des taxons clés tels que les coraux (Pichon, 1978) et les poissons (Harmelin-Vivien, 1979). Plus de 6 000 espèces (Bruggemann et al. 2012) ont été identifiées dont 1 400 espèces de mollusques (McKenna & Allen, 2005) dans la région de Tuléar. Ainsi, cet écosystème corallien abritait l'une des biodiversités marines les plus riches de l'océan Indien (Bruggemann et al. 2012).

Cependant, depuis le début des années 1980, une dégradation massive du récif est constatée. En effet, entre 1962 et 2011, le GRT a subi une perte moyenne d'habitat corallien de 65%. Le niveau de fréquentation (6,8 pêcheurs par jour et par km<sup>2</sup>) et les taux de destruction par pêcheur (7,7 m<sup>2</sup> d'habitat corallien par heure) sont les principaux responsables du déclin du GRT (Andréfouët et al. 2013). Cette pression de pêche sur le récif coïncide avec la croissance démographique de la ville de Tuléar (Harris et al. 2010). En effet, la population de Tuléar a rapidement augmenté depuis les années 1960 et a subi une augmentation de 53% entre 1993 et 2008. Actuellement, la population de Tuléar est estimée à 200 000 habitants (Bruggemann et al. 2012). La communauté Vezo était traditionnellement la seule communauté à pratiquer la pêche le long de la côte. Plus récemment, plusieurs groupes ethniques d'éleveurs ou d'agriculteurs se sont tournés vers la pêche en raison des sécheresses qui ont diminué la production animale et agricole, ainsi que des opportunités monétaires qu'offre la pêche (Chaboud, 2006 ; Bruggemann et al. 2012).

De plus, des apports terrigènes augmentent la turbidité des eaux, ce qui conduit à l'asphyxie du récif. Ces apports terrigènes sont dus à l'érosion provoquée par la déforestation des bassins versants des deux fleuves : le Fiherenana et l'Onilahy (Chaboud, 2006). Enfin, l'absence de traitements des eaux usées augmente la pollution du milieu marin (Chaboud, 2006).

## 1.5 Approches méthodologiques

Les espèces peuvent disparaître, se déplacer ou s'adapter suite à des perturbations environnementales d'origine anthropique ou non. Plusieurs méthodes sont utilisées pour quantifier les impacts de ces perturbations sur les espèces. Par exemple, Schwal (2004) a analysé la disparition des espèces végétales exposées à des pratiques agricoles intensives grâce à l'étude de la diversité taxonomique. La diversité taxonomique repose sur le fait que des espèces sensibles peuvent disparaître tandis que d'autres, plus résilientes, peuvent se développer. Cette diversité est mesurée à l'aide de la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes dans une communauté (Whittaker, 1972). La richesse spécifique peut être inventoriée et ainsi comparée entre des années et des sites distincts (Schwal, 2004).

Suite à des pressions environnementales, certaines espèces restent dans leur milieu et sont capables de s'adapter. Une des adaptations des espèces correspond à la plasticité phénotypique, c'est-à-dire à la capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes à partir d'un même génotype selon les conditions du milieu. Cette plasticité est adaptative si elle permet de maintenir ou d'augmenter la valeur sélective de l'organisme face aux changements du milieu (Ardoin-Bardin et al. 2015).

Les scientifiques peuvent évaluer les adaptations des organismes à différents niveaux, notamment les niveaux moléculaire, cellulaire, physiologique, morphologique et comportemental. Par exemple, Tedengren et ses collègues ont mesuré la réponse moléculaire des moules exposées à du cadmium grâce à l'étude d'expression de protéines de stress telles que HSP70 (Tedengren et al. 2000). Ces protéines de stress sont capables de se lier à d'autres protéines afin de maintenir leur structure tridimensionnelle, les protégeant ainsi contre une possible dénaturation (Silvestre, 2005).

Les réponses adaptatives peuvent également être étudiées au niveau cellulaire. Par exemple, la viabilité et l'activité phagocytaire des cellules exposées à des pesticides ont été quantifiées chez l'amphibien *Lithobates catesbeianus* (Dussault, 2010). Au niveau de la physiologie, les métabolites de corticostérone, principale hormone de stress chez les oiseaux, ont été quantifiés dans les fèces des oiseaux migrateurs dérangés par des activités de chasse (Wasser et al 1997 ; Tamisier et al. 2013).

En outre, certaines espèces s'adaptent en modifiant leur morphologie. Ainsi, la diversité morphologique des espèces est analysée en quantifiant et comparant des traits morphologiques entre des sites perturbés ou non. Par exemple, Millien et ses collègues ont étudié la forme du crâne chez des souris au cours des 50 dernières années et ont constaté que leur morphologie s'était modifiée en réponse au changement climatique (Millien et al. 2017).

L'observation directe est l'une des techniques les plus utilisées pour étudier les réponses comportementales des espèces. Ainsi, Kühl et ses collègues ont observé que les chimpanzés habitant des zones fortement anthropisées ont une probabilité moyenne d'occurrence réduite de 88%, pour tous leurs comportements, par rapport aux zones faiblement anthropisées (Kühl et al 2019).

Durant ce travail de fin d'études, les diversités taxonomique et écologique d'une part, ainsi que la diversité morphologique d'autre part, ont été sélectionnées afin de décrire et de quantifier les modifications des assemblages de poissons téléostéens associés aux herbiers du Grand Récif de Tuléar.

## 1.6 Objectifs du mémoire

L'objectif global du présent travail est de mieux comprendre comment répondent les assemblages de poissons téléostéens associés aux herbiers et aux zones sableuses du Grand Récif de Tuléar (GRT) face à des pressions de pêche.

Afin d'atteindre cet objectif global, les objectifs spécifiques sont :

- Quantifier et comparer les diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons du GRT au cours du temps ;
- Quantifier et comparer les diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons du GRT associés aux herbiers avec celles associées aux mangroves ;
- Quantifier et comparer les diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons du GRT associés aux herbiers avec celles d'autres régions géographiques ;
- Quantifier et comparer la diversité morphologique des assemblages de poissons entre deux sites d'étude présentant une différence de pression de pêche : Ankilibe (pêche intensive) et Sarodrano (pêche plus modérée) ainsi que l'évolution de l'assemblage de poissons d'Ankilibe au fil du temps.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1 Analyse comparative des diversités taxonomique et écologique des herbiers à angiospermes marines des régions tropicales

La diversité de l'ichtyofaune des herbiers du Grand Récif de Tuléar (GRT) a récemment été réévaluée (Jaonalison, 2019), offrant une référence comparative vis-à-vis d'autres régions géographiques ainsi qu'une comparaison temporelle avec des travaux réalisés durant les années 70-80 sur ce même GRT (Maugé, 1967 ; Harmelin-Vivien, 1979).

#### 2.1.1 Informations taxonomiques, trophiques et ontogénétiques

Les diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons associés aux herbiers tropicaux ont été collectées via une revue exhaustive de la littérature. L'occurrence des familles et des espèces a été enregistrée ainsi que l'information concernant leur stade de vie (stade juvénile, stade adulte ou les deux). Pour les listes ichtyologiques qui fournissaient des mesures de longueur de poissons, ceux-ci ont été classés comme juvéniles lorsqu'ils étaient plus courts que le tiers de la longueur maximale de l'espèce (Nagelkerken and van der Velde, 2002). Les données sur la longueur maximale ont été obtenues via la base de données FishBase (Froese and Pauly, 2020). Suivant le type d'information de taille procurée (ex : longueur à la fourche, longueur standard ou longueur totale), des conversions de ces valeurs ont été effectuées à l'aide des équations de conversion de longueur de la table « Longueur-Longueur » dans FishBase (Binohlan et al. 2011).

L'information concernant le régime alimentaire des espèces a également été collectée via une revue exhaustive de la littérature et des bases de données telles que FishBase (Froese and Pauly, 2020). Certaines listes ichtyologiques fournissaient directement les données sur l'alimentation des poissons. Lorsque l'information n'était pas disponible dans ces listes, une recherche par espèce a été effectuée. Finalement, en dernier recours, ce sont des généralisations par famille telles que fournies dans les articles de Hiatt & Strasburg (1960), Vivien (1973), De Groot (1973), Gunn & Thresher (1991), Ara et al. (2011), Frédéric et al. (2017) et Manning et al. (2019) qui ont permis d'identifier le groupe trophique des derniers poissons. Chaque espèce a pu être assignée à l'une des six guildes trophiques, à savoir 1) les piscivores, 2) les consommateurs d'invertébrés, 3) les piscivores et consommateurs d'invertébrés, 4) les

omnivores se nourrissant à la fois de proies animale et végétale, 5) les planctonophages et 6) les herbivores et détritivores.

### 2.1.2 Comparaisons taxonomique, trophique et ontogénétique

Une analyse de la diversité taxonomique des assemblages de poissons associés aux herbiers tropicaux est effectuée à une échelle locale et globale. L'échelle locale de cette étude est située sur le GRT à Madagascar tandis que l'échelle globale s'élargira de manière graduelle à partir de Madagascar. L'échelle globale est représentée successivement par l'ouest de l'océan Indien, le bassin de l'Indo-Pacifique et, enfin, par un niveau mondial. La richesse et le recouvrement taxonomique des assemblages de poissons tropicaux ont été comparés :

- 1) Temporellement dans les herbiers et zones sableuses du GRT ;
- 2) Spatialement entre deux écosystèmes associés au GRT que sont les herbiers et les mangroves ;
- 3) Temporellement dans des herbiers de mêmes régions géographiques autres que Madagascar ;
- 4) Spatialement entre les herbiers associés au GRT et ceux de différentes régions géographiques.

Ensuite, l'abondance proportionnelle de chaque groupe trophique et ontogénétique a été calculée. Les mêmes comparaisons temporelles et spatiales décrites précédemment ont été réalisées.

## 2.2 Analyse comparative de la diversité morphologique des herbiers à angiospermes marines du Grand Récif de Tuléar

### 2.2.1. Échantillonnage

Quatre échantillons des assemblages de poissons associés aux herbiers et zones sableuses du GRT ont été collectés au moyen d'un filet de senne. Ces collectes ont été réalisées avec l'aide des pêcheurs malgaches (Vezo). Trois échantillonnages ont été effectués sur le site d'Ankilibe en novembre 2016, en décembre 2017 et en décembre 2018 tandis que le dernier assemblage a été pêché sur le site de Sarodrano en décembre 2018. Le site d'Ankilibe subit une pression de pêche intensive tandis que le site de Sarodrano subirait une pression de pêche plus

modérée vu son éloignement de la ville de Tuléar. Une fois récoltés, les poissons ont été triés, photographiés et classés en morphotype par le Dr. Henitsoa Jaonalison de l’Institut Halieutique et de Sciences Marines de Tuléar. Ensuite, les poissons ont été placés dans de la formaline 10% durant 3-5 jours puis ils ont été transférés dans de l’éthanol à 70%. De retour en Belgique, les espèces ont été déterminées à l’aide de la clé de détermination Smiths’ Sea Fishes (Smith & Heemstra, 1986).

Au sein de ces assemblages, six taxons ont été sélectionnés sur base de plusieurs critères. Ces taxons sont abondants dans les filets de senne ; ils permettent une représentativité de la diversité taxonomique (plusieurs familles) et des stades ontogénétiques (taxons rencontrés aux stades juvéniles ou adultes). Les six taxons sont *Calotomus spinidens* (Scaridae, juvéniles), *Lethrinus sp* (Lethrinidae, juvéniles), *Olopomus oplopomus* (Gobiidae, adultes), *Petroscirtes mitratus* (Blenniidae, adultes), *Saurida sp* (Synodontidae, juvéniles) et *Stethojulis sp* (Labridae, adultes & juvéniles). Au total, 242 individus ont été sélectionnés et étudiés (Tableau 1).

<b>Taxons</b>	<b>Ankilibe 2016</b>	<b>Ankilibe 2017</b>	<b>Ankilibe 2018</b>	<b>Sarodrano 2018</b>
<i>Olopomus oplopomus</i>	N= 20 ; SL = 41,7 – 63,6	N= 20 SL = 42,5 – 59,9	N= 0	N= 0
<i>Lethrinus sp</i>	N= 12 SL= 27,9 – 73,8	N= 20 SL= 29,8 – 54,5	N= 4 SL= 36,2 – 94,6	N= 7 SL= 44,1 – 70
<i>Calotomus spinidens</i>	N= 8 SL = 37,9 – 68,2	N= 15 SL = 36 – 59,5	N= 10 SL= 41,5 – 68,2	N= 0
<i>Petroscirtes mitratus</i>	N= 10 SL = 38,5 – 56,1	N= 18 SL = 29,4 – 51,8	N= 10 SL = 32 – 55,4	N= 5 SL = 27,7 – 52,2
<i>Stethojulis sp</i>	N= 16 SL = 49 – 61,1	N= 17 SL = 33,4 – 53,9	N= 5 SL = 38,8 – 68	N= 8 SL = 47,4 – 77,4
<i>Saurida sp</i>	N= 20 SL = 60,6 – 114,4	N= 3 SL = 53,7 – 85,6	N= 11 SL = 72,2 – 99,7	N= 3 SL = 65,7 – 91,4

Tableau 1 : Nombre d’individus (N) et gamme de longueurs standards (SL) par taxon et par site et année.

## 2.2.2. Caractères morphologiques

Huit caractères morphologiques ont été utilisés pour quantifier la diversité morphologique de chaque taxon : (1) la longueur standard, (2) la longueur de la tête, (3) la hauteur de la tête, (4) la largeur de la tête, (5) la largeur de la bouche, (6) le diamètre de l'œil, (7) la longueur de la plus longue épine dorsale et (8) la longueur de la plus longue épine anale (Figure 5). Le diamètre des yeux a été sélectionné car il détermine la capacité des poissons à détecter les prédateurs et leurs proies (Kelley & Magurran, 2003 ; Atta, 2013). Les longueurs des plus longues épines des nageoires dorsale et anale sont des traits qui permettent aux poissons de se défendre contre les prédateurs qui attaquent grâce à leur ouverture de bouche (Bosher et al. 2006 ; Hodge et al. 2018). Les attributs morphologiques des régions de la tête et de la bouche ainsi que la longueur standard sont des traits indicateurs de l'écologie alimentaire des poissons (Wikramanayake, 1990).

Pour chaque individu, chaque trait a été mesuré 3 fois de manière indépendante. Ces triplicatas ont permis le calcul d'une valeur moyenne atténuant ainsi l'impact d'imprécisions éventuelles. Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse digital.

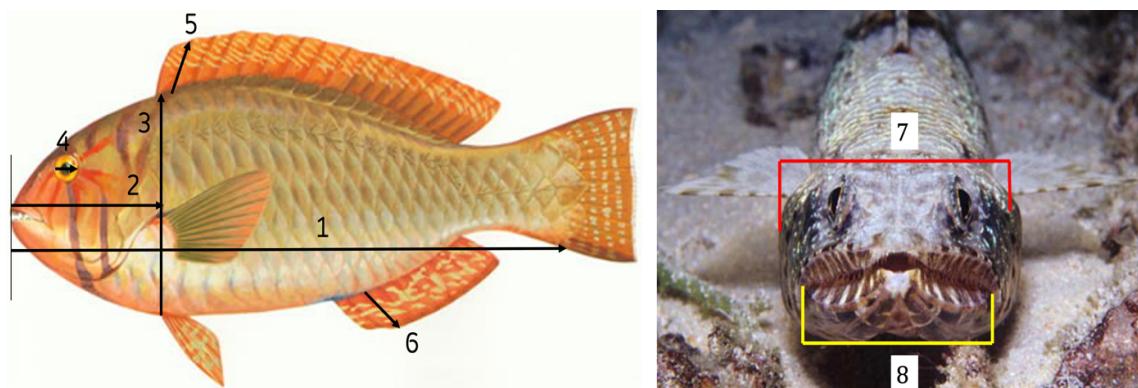


Figure 5 : Les mesures effectuées sur les assemblages de poissons sont la longueur standard (1), la longueur de la tête (2), la hauteur de la tête (3), le diamètre de l'œil (4), la longueur de la plus longue épine dorsale (5), la longueur de la plus longue épine anale (6), la largeur de la tête (7) et la largeur de la bouche (8). La largeur de la tête est mesurée au niveau du milieu des opercules tandis que la largeur de la bouche est mesurée au niveau de la commissure des lèvres.

### 2.2.3. Traitements statistiques

Préalablement aux traitements statistiques, deux groupes (Ankilibe 2017 et Sarodrano 2018) du taxon *Saurida sp* et un groupe (Ankilibe 2018) du taxon *Lethrinus sp* n'ont pas été utilisés dans toutes les statistiques car ceux-ci comptent moins de 5 individus. Ils ont seulement été intégrés dans les analyses en composantes principales (ACP) (Voir ci-dessous).

En premier lieu, la variabilité morphologique au sein de chaque taxon a été testée au moyen d'une analyse statistique univariée. Vu l'hétérogénéité de taille des individus au sein et entre chaque groupe (c'est-à-dire sites et années), la morphologie de chaque taxon a été comparée entre ceux-ci au moyen d'une analyse de covariance (ANCOVA). L'ANCOVA permet de comparer les valeurs moyennes tout en « supprimant » l'effet de la taille des poissons (covariante).

En second lieu, l'hypothèse d'une variation morphologique au cours du temps et entre sites a été testée au moyen d'une approche multivariée. Pour ce faire, des rapports de longueur ont été calculés afin de supprimer l'effet de la taille des poissons. Ces rapports de longueur sont les suivants : 1) épine anale/longueur standard 2) épine dorsale/longueur standard 3) longueur de la tête/longueur standard 4) largeur de la bouche/longueur de la tête 5) hauteur de la tête/longueur de la tête 6) largeur de la tête/longueur de la tête 7) diamètre de l'œil/longueur de la tête.

Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur l'ensemble de ces rapports afin d'explorer la variation morphologique présente au sein de chaque espèce. L'ACP a été produite avec une matrice de variance-covariance. Ensuite, une analyse multivariée de la variance (MANOVA) a été appliquée pour tester une différence morphologique entre sites et années. Enfin, l'analyse de SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ; Jackson et al. 2011) a été appliquée à l'espace morphologique défini par PC1 et PC2. A travers le calcul des aires totales des convex hulls, cette méthode statistique bayésienne permet de comparer la variance morphologie présente dans chaque population.

### 3. Résultats

#### 3.1 Analyse comparative des diversités taxonomique et écologique

##### 3.1.1 Recherche bibliographique

Au total, 25 articles ont été utilisés afin d'étudier les diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons associés à des herbiers tropicaux (Tableau 2). Ces articles ont permis de compiler les informations concernant 22 sites (Figure 6). Au total, l'ensemble des listes comprenait 121 familles et 1111 espèces différentes.

Échelles	Habitats	Références
<b>Locale</b>		
Grand Récif de Tuléar, <i>Madagascar</i>	Herbiers & mangroves	Maugé, 1967 ; Harmelin-Vivien, 1979 ; Laroche & Rasoanandrasana, 1997 ; Jaonalison, 2019
<b>Ouest de l'océan Indien</b>		
Baie de Gazi, <i>Kenya</i>	Herbiers	De Troch et al. 1995
Grande Terre, <i>Mayotte</i>	Herbiers	Madi Moussa et al. 2020
Île d'Inhaca, <i>Mozambique</i>	Herbiers	Gullström & Dahlberg 2004 ; Almeida et al. 2001
Zanzibar, <i>Tanzanie</i>	Herbiers	Alonso Aller et al. 2014 ; Dorenbosch et al. 2006
<b>Bassin Indo-Pacifique</b>		
Terengganu, <i>Malaisie</i>	Herbiers	Aziz et al. 2006
Île d'Iriomote, <i>Japon</i>	Herbiers	Nakamura & Sano, 2004 ; Nakamura et al. 2003
Shark Bay, <i>Australie</i>	Herbiers	Heithaus, 2004
Broken Bay, <i>Australie</i>	Herbiers	Jelbart et al. 2007
Archipel de Spermonde, <i>Indonésie</i>	Herbiers	Pogoreutz et al. 2012
Kema, <i>Indonésie</i>	Herbiers	Du et al. 2018
Puerto Galera, <i>Philippines</i>	Herbiers	Honda et al. 2013
Plaridel, <i>Philippines</i>	Herbiers	Espadero et al. 2020
Laguindingan, <i>Philippines</i>	Herbiers	Espadero et al. 2020 ; Honda et al. 2013
Province Ranong, <i>Thaïlande</i>	Herbiers	Hori et al. 2009
Province Trang, <i>Thaïlande</i>	Herbiers	Hori et al. 2009 ; Phinrub et al. 2015

Mondiale		
Baie de Fort-de-France, <i>Martinique</i>	Herbiers	Bouchon-Navaro et al. 2004
Grand Cul-de-sac Marin, <i>Guadeloupe</i>	Herbiers	Bouchon-Navaro et al. 2004 ; Kopp et al. 2010
Tampa Bay, <i>Floride</i>	Herbiers	De Angelo et al. 2014
Charlotte Harbor, <i>Floride</i>	Herbiers	De Angelo et al. 2014
Apalachicola Bay, <i>Floride</i>	Herbiers	De Angelo et al. 2014
Big Bend Seagrass, <i>Floride</i>	Herbiers	Peterson & Grubbs, 2020

Tableau 2 : Sites et références des différentes listes ichtyologiques.

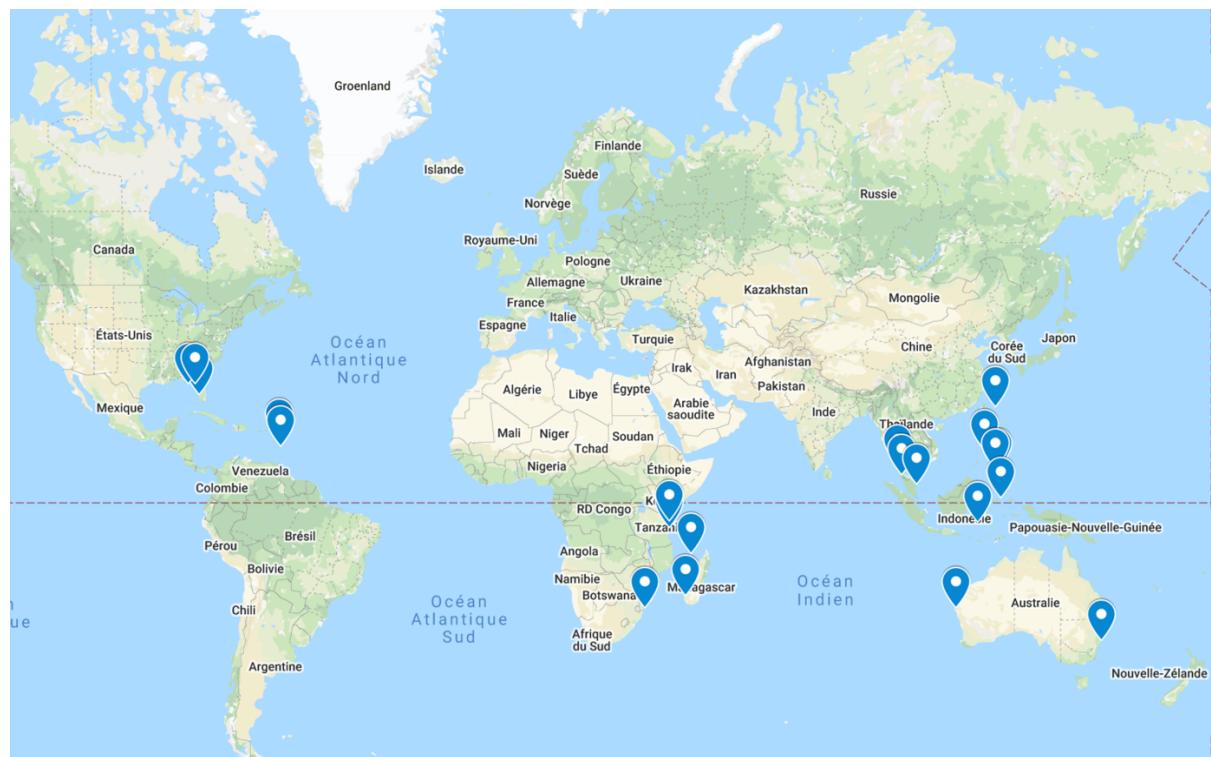


Figure 6 : Lieux des différentes études reprenant des listes ichtyologiques.

### 3.1.2 Comparaison de la diversité taxonomique

#### 3.1.2.1 Comparaison de la richesse taxonomique

Échelles	Nombre de familles/site	Nombre d'espèces/site
<b>Locale</b>		
Grand Récif de Tuléar, <i>Madagascar</i>	Herbiers <b>1967</b> : 31 Herbiers <b>1979</b> : 47 Herbiers <b>2019</b> : 51 Mangroves : 39	Herbiers <b>1967</b> : 68 Herbiers <b>1979</b> : 200 Herbiers <b>2019</b> : 232 Mangroves : 73
<b>Ouest de l'océan Indien</b>		
Baie de Gazi, <i>Kenya</i>	39	71
Grande Terre, <i>Mayotte</i>	28	99
Île d'Inhaca, <i>Mozambique</i>	En <b>2001</b> : 35 En <b>2004</b> : 27	En <b>2001</b> : 66 En <b>2004</b> : 55
Zanzibar, <i>Tanzanie</i>	En <b>2006</b> : 10 En <b>2014</b> : 25	En <b>2006</b> : 39 En <b>2014</b> : 52
<b>Bassin Indo-Pacifique</b>		
Terengganu, <i>Malaisie</i>	13	25
Île d'Iriomote, <i>Japon</i>	32	96
Shark Bay, <i>Australie</i>	16	24
Broken Bay, <i>Australie</i>	24	41
Archipel de Spermonde, <i>Indonésie</i>	38	119
Kema, <i>Indonésie</i>	45	87
Puerto Galera, <i>Philippines</i>	16	29
Plaridel, <i>Philippines</i>	23	53
Laguindingan, <i>Philippines</i>	En <b>2013</b> : 9 En <b>2020</b> : 17	En <b>2013</b> : 18 En <b>2020</b> : 37
Province Ranong, <i>Thaïlande</i>	18	22
Province Trang, <i>Thaïlande</i>	En <b>2009</b> : 17 En <b>2015</b> : 49	En <b>2009</b> : 24 En <b>2015</b> : 96

Mondiale		
Baie de Fort-de-France, <i>Martinique</i>	27	64
Grand Cul-de-sac Marin, <i>Guadeloupe</i>	En 2004 : 31 En 2010 : 34	En 2004 : 77 En 2010 : 87
Tampa Bay, <i>Floride</i>	39	86
Charlotte Harbor, <i>Floride</i>	40	86
Apalachicola Bay, <i>Floride</i>	39	92
Big Bend Seagrass, <i>Floride</i>	27	56

Tableau 3 : Nombre de familles et d'espèces par site et par année.

Nos recherches bibliographiques indiquent que la richesse taxonomique est la plus élevée dans les herbiers du GRT inventoriés en 2019 avec 51 familles et 232 espèces. Après ce site, l'Archipel de Spermonde en Indonésie est le site qui comprend le plus grand nombre d'espèces (119) tandis que les herbiers de la province de Trang en Thaïlande, inventoriés en 2015, ont le nombre de familles le plus élevé (49). A contrario, les herbiers de Laguindingan aux Philippines, inventoriés en 2013, ont les nombres de familles (9) et d'espèces (18) les plus faibles (Tableau 3).

De plus, les nombres de familles et d'espèces par site augmentent dans les herbiers du GRT entre 1967 et 2019. Comparée aux herbiers de 1979 et de 2019, la richesse taxonomique est plus faible dans les mangroves du GRT avec 39 familles et 73 espèces. Enfin, un accroissement des nombres de familles et d'espèces est constaté dans différentes régions biogéographiques à l'exception de l'Île d'Inhaca au Mozambique entre 2001 et 2004 (Tableau 3).

### 3.1.2.2 Évolution de la richesse taxonomique des herbiers du GRT au cours du temps

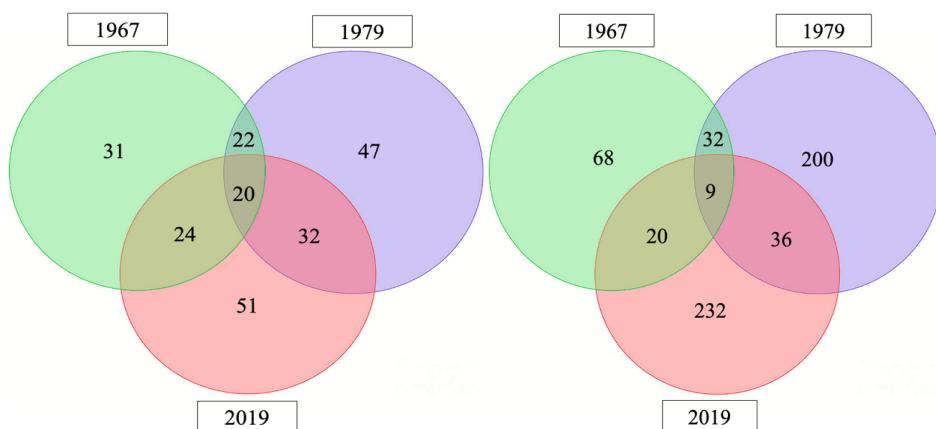


Figure 7 : Nombre de familles (à gauche) et d'espèces (à droite) de l'ichtyofaune associée aux herbiers de Tuléar.

Un inventaire ichtyologique avait été effectué par Maugé en 1967 et par Harmelin-Vivien en 1979 sur les herbiers du GRT. Maugé avait inventorié 31 familles et 68 espèces tandis qu'Harmelin-Vivien avait inventorié 47 familles et 200 espèces. Vingt-deux familles et 32 espèces sont communes aux deux inventaires. Cet inventaire a été mis à jour en 2019 par Jaonalison qui a recensé 51 familles et 232 espèces dans ces mêmes herbiers. Vingt-quatre familles et 20 espèces sont communes entre 1967 et 2019 tandis que 32 familles et 36 espèces sont communes entre 1979 et 2019. Enfin, seules 20 familles et 9 espèces sont communes aux trois inventaires (Figure 7).

### 3.1.2.3 Recouvrement taxonomique des écosystèmes associés au GRT

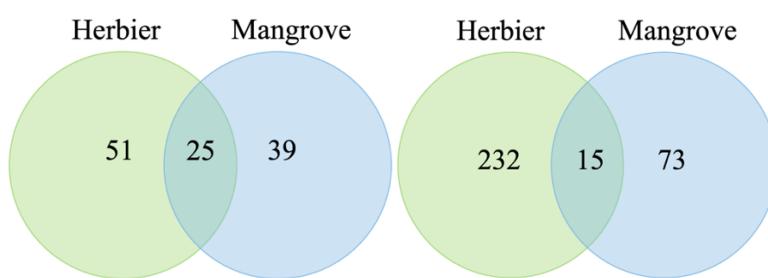


Figure 8 : Nombre de familles (à gauche) et d'espèces (à droite) de l'ichtyofaune associée à des herbiers à angiospermes marines (2019) et à des mangroves de Tuléar.

Au total, 51 familles et 232 espèces de poissons peuplent les herbiers du GRT inventoriés en 2019 contre 39 familles et 73 espèces présentes dans les mangroves. On constate que les poissons sont inféodés à un seul type d'habitat car il existe peu d'espèces (15) communes entre ces deux systèmes (Figure 8).

### 3.1.2.4 Recouvrement taxonomique entre les herbiers du GRT et ceux d'autres régions géographiques

Sites comparés au Grand Récif de Tuléar, Madagascar (2019)	Nombre de familles communes	Nombre d'espèces communes
<b>Ouest de l'océan Indien</b>		
Baie de Gazi, Kenya	37	20
Grande Terre, Mayotte	27	41
Île d'Inhaca, Mozambique (2004)	23	19
Zanzibar, Tanzanie (2014)	23	20

<b>Bassin Indo-Pacifique</b>		
Terengganu, <i>Malaisie</i>	9	0
Île d'Iriomote, <i>Japon</i>	29	18
Shark Bay, <i>Australie</i>	12	2
Broken Bay, <i>Australie</i>	13	1
Archipel de Spermonde, <i>Indonésie</i>	30	14
Kema, <i>Indonésie</i>	33	12
Puerto Galera, <i>Philippines</i>	14	4
Plaridel, <i>Philippines</i>	21	6
Laguindingan, <i>Philippines (2020)</i>	16	4
Province Ranong, <i>Thaïlande</i>	17	1
Province Trang, <i>Thaïlande (2015)</i>	27	6
<b>Mondiale</b>		
Baie de Fort-de-France, <i>Martinique</i>	23	0
Grand Cul-de-sac Marin, <i>Guadeloupe (2010)</i>	26	0
Tampa Bay, <i>Floride</i>	19	0
Charlotte Harbor, <i>Floride</i>	19	0
Apalachicola Bay, <i>Floride</i>	18	0
Big Bend Seagrass, <i>Floride</i>	11	0

Tableau 4 : Nombre de familles et d'espèces communes entre les herbiers du Grand Récif de Tuléar et des herbiers associés à différentes régions géographiques.

Globalement, les nombres de familles communes varient peu entre le GRT et un endroit géographique donné. Ce sont majoritairement les mêmes familles qui sont présentes dans ce type d'écosystème à l'échelle mondiale. Par contre, les nombres d'espèces communes décroissent au fur et à mesure que l'échelle spatiale s'agrandit (Tableau 4).

### 3.1.2.5 Évolution de la richesse taxonomique des herbiers de régions géographiques distinctes de Tuléar au cours du temps

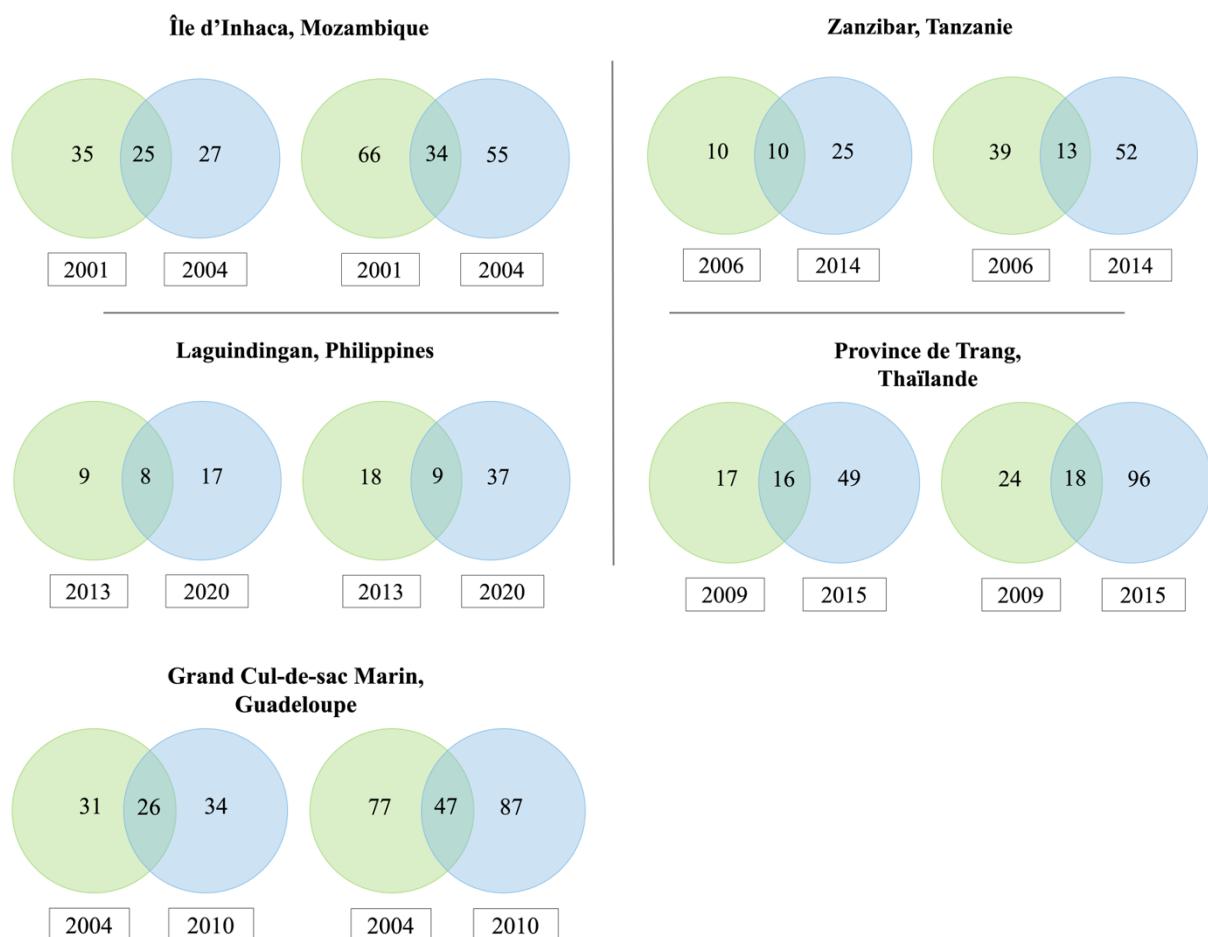


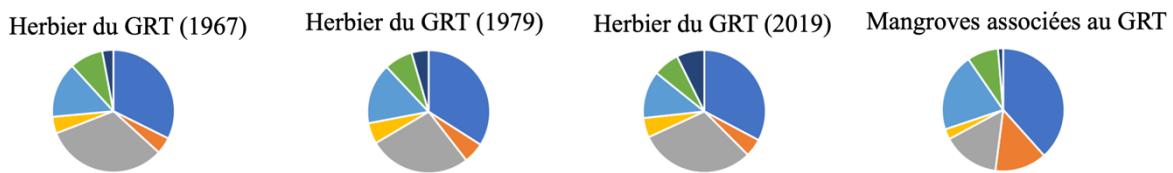
Figure 9 : Nombre de familles (à gauche) et d'espèces (à droite) de l'ichtyofaune associée aux herbiers d'un site donné pour différentes années.

La diversité taxonomique des assemblages de poissons associés aux herbiers tropicaux semble avoir évolué au cours du temps. Sur une période de 3 à 8 ans, une augmentation des nombres de familles et d'espèces est observée dans différentes régions biogéographiques à l'exception de l'Île d'Inhaca au Mozambique. Cependant, 84% à 100% des familles sont conservées lors du second échantillonnage dans les différentes régions géographiques contre 33% à 75% des espèces (Figure 9).

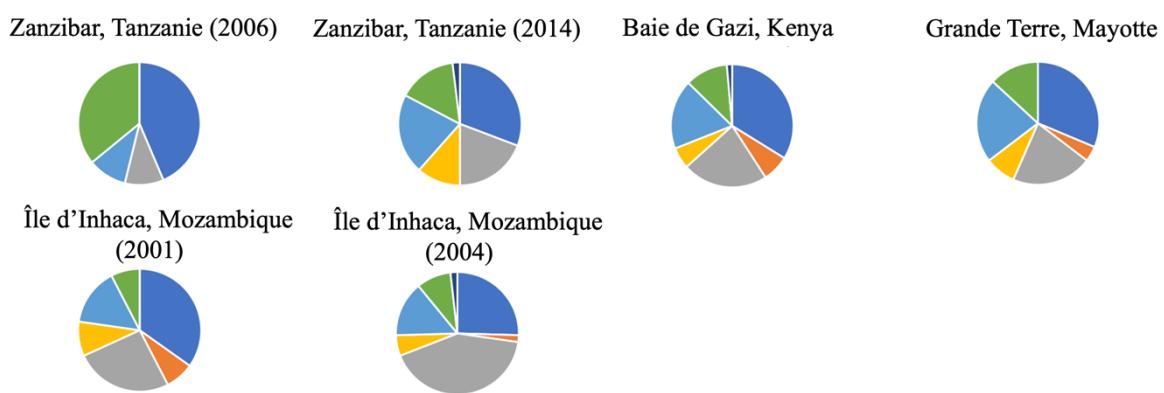
### 3.1.3 Comparaison de la diversité trophique

Au total, 76 sources ont permis de déterminer les guildes trophiques des 1111 espèces.

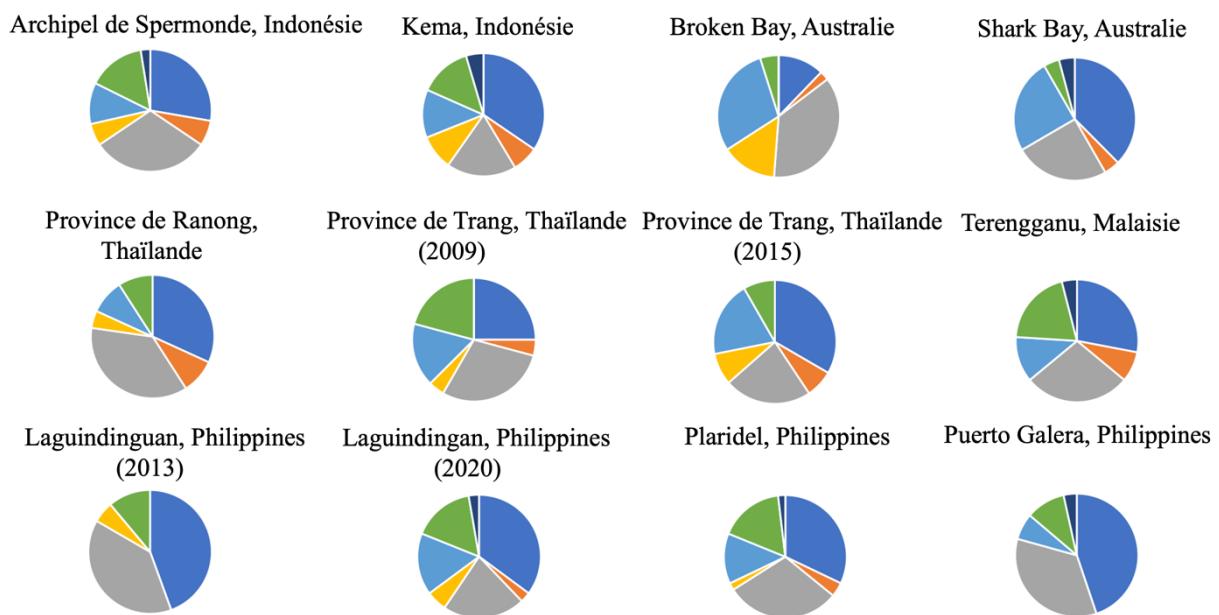
#### A l'échelle de Madagascar



#### A l'échelle de l'ouest de l'océan Indien



#### A l'échelle du bassin Indo-Pacifique



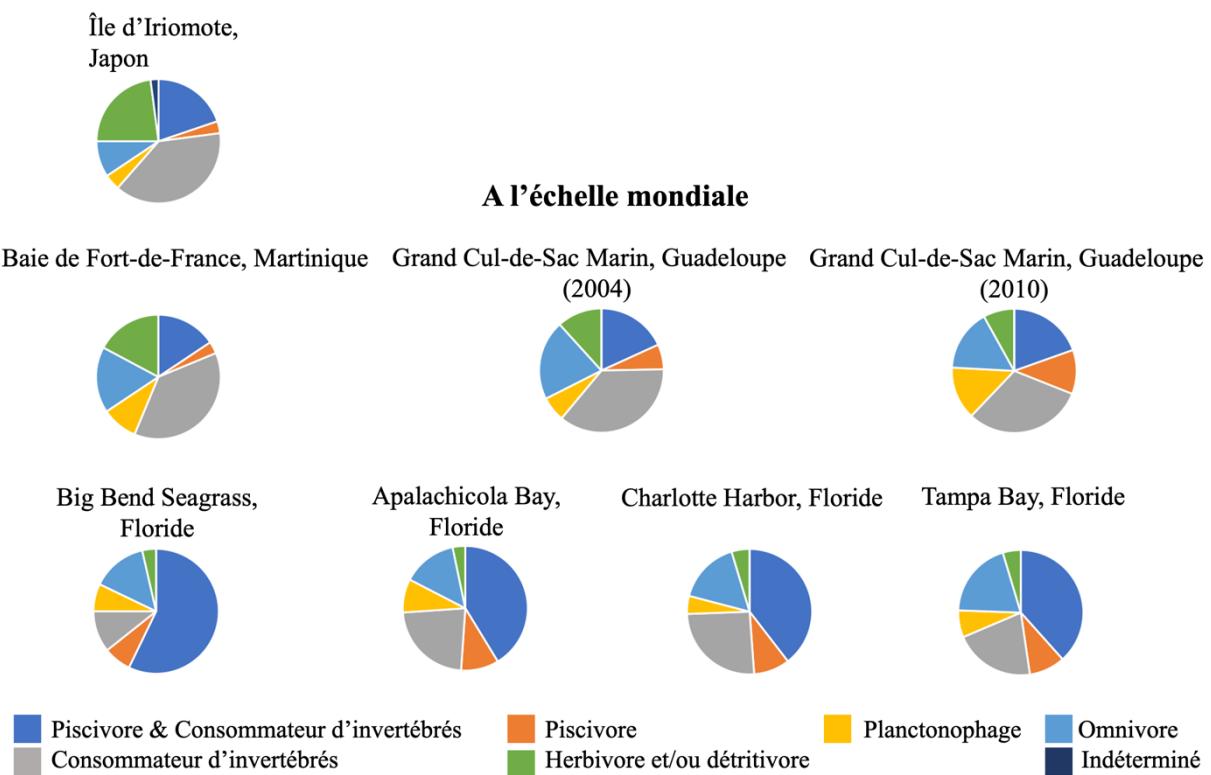


Figure 10 : Proportion des guildes trophiques dans les différents sites.

D'une manière générale, la majorité des poissons présents dans les herbiers tropicaux se nourrissent principalement de poissons et/ou d'invertébrés (Figure 10).

Globalement, la diversité trophique de l'ichtyofaune associée au GRT ne s'est pas modifiée entre 1967 et 2019. A l'exception de quelques régions à savoir, le Kenya, Mayotte, le Mozambique (2001), l'Indonésie et la Thaïlande (Ranong, 2009 & Trang, 2015), la diversité trophique de l'ichtyofaune associée au GRT diffère de celle des autres régions géographiques. Par exemple, une plus grande proportion de poissons se nourrit de matières végétales et de détritus dans les herbiers du Japon, des Philippines et des Antilles françaises. Les assemblages de poissons récoltés dans les herbiers en Floride consommaient, quant à eux, davantage de poissons et d'invertébrés. Contrairement aux poissons des herbiers associés au GRT, aucun des poissons récoltés dans les herbiers de Malaisie (2006) et de Shark Bay en Australie (2004) ne se nourrissait de plancton. Enfin, aucun des poissons associés à Zanzibar ne se nourrissait exclusivement des poissons (Figure 10).

Une plus grande proportion de poissons omnivores est présente dans les mangroves du GRT par rapport aux assemblages de poissons associés aux herbiers (Figure 10).

En analysant l'évolution temporelle des sites géographiques de l'ouest de l'océan Indien, on remarque que les espèces de poissons consommateurs d'invertébrés augmentent respectivement de 9% et de 16% dans les herbiers de Zanzibar inventoriés en 2014 et pour ceux de l'île d'Inhaca au Mozambique inventoriés en 2004. De plus, dans les herbiers de Zanzibar inventoriés en 2014 par rapport à ceux inventoriés en 2006, il y a un accroissement des espèces omnivores au détriment des espèces herbivores. A Laguindingan (Philippines), des poissons piscivores et omnivores ont uniquement été recensés en 2020 alors que la proportion d'espèces qui consommaient uniquement des invertébrés a diminué de 17% en sept années. Concernant les guildes trophiques de la province de Trang en Thaïlande, celles-ci restent globalement inchangées avec cependant une augmentation de 8% des espèces qui se nourrissent de poissons et d'invertébrés au détriment des espèces se nourrissant de matières végétales (Figure 10).

A l'échelle mondiale, la diversité trophique de l'ichtyofaune des Antilles françaises et de Floride ne semble pas varier spatialement ni temporellement (Figure 10).

### 3.1.4 Comparaison de la diversité ontogénétique

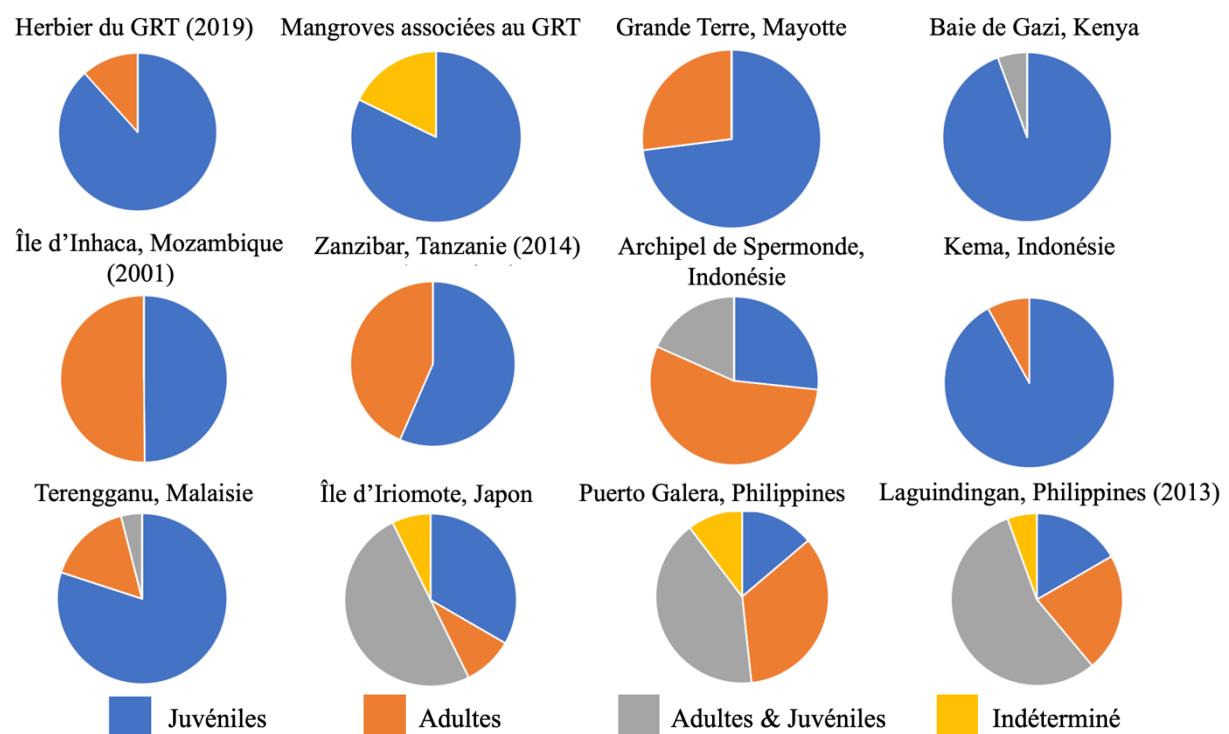


Figure 11 : Proportion des stades ontogénétiques dans les différents sites.

En analysant la littérature, il est apparu que seuls 12 articles fournissaient une information sur le stade ontogénétique dans leurs listes ichtyologiques (Figure 11). Certains auteurs (Kopp et al. 2010 ; Hori et al. 2009) ont uniquement ciblé des juvéniles lors de leurs recensements. Trois autres études indiquaient seulement que la majorité des espèces de poissons étaient des juvéniles (Bouchon-Navaro et al. 2004 ; Dorenbosch et al. 2006 ; Gullström & Dahlberg, 2004).

Le stade « juvénile » est généralement dominant dans les herbiers du GRT et dans de nombreuses régions, bien que des espèces réalisant toute leur phase sédentaire dans les herbiers (groupe « adultes et juvéniles ») dominent sur l’île d’Iriomote au Japon et aux Philippines. Seul l’Archipel de Spermonde en Indonésie montre un assemblage composé essentiellement d’espèces adultes. En outre, il y a autant de juvéniles que d’adultes dans les herbiers près de l’État de Terengganu en Malaisie. Enfin, les mangroves associées au GRT jouent un rôle de nurserie avec une majorité de poissons à l’état juvénile (Figure 11).

### 3.2 Analyse comparative de la diversité morphologique

#### 3.2.1 Analyse univariée

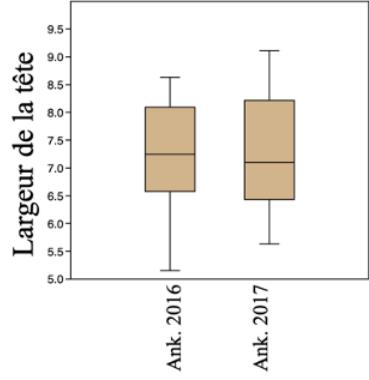
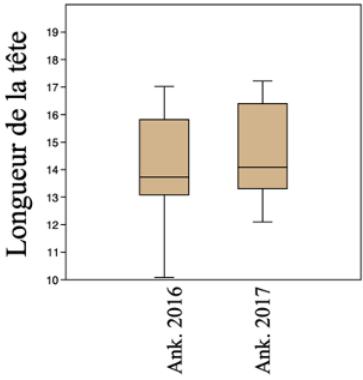
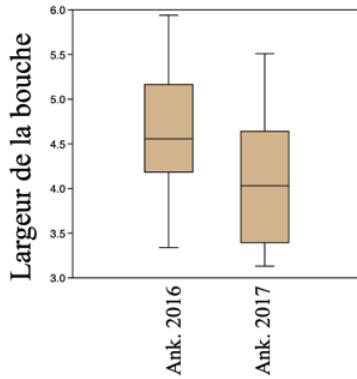
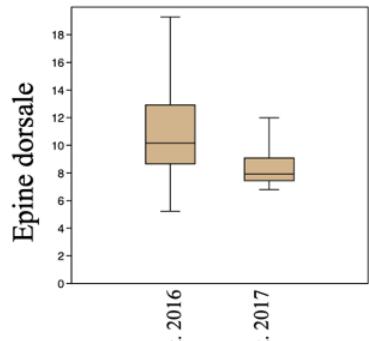
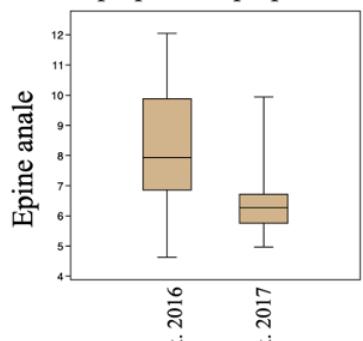
De manière générale, les taxons adultes benthiques *Petroscirtes mitratus* et *Oplopomus oplopomus* présentaient des morphologies différentes d’un site à l’autre et d’une année à l’autre (Tableau 5). Les populations d’*Oplopomus oplopomus* et de *Petroscirtes mitratus* collectées à Ankilibé en 2016 présentaient une bouche plus large et des épines plus longues par rapport à celles des populations d’Ankilibé (2017 et 2018) et de Sarodrano (2018). En outre, la population de *Petroscirtes mitratus* pêchée à Sarodrano en 2018 avait des yeux plus grands par rapport à celle d’Ankilibé de 2016 à 2018 (Figure 12).

Taxon	Variable	F	P-value
<i>Oplopomus oplopomus</i>	Épine anale	10,44	<b>2,593.10<sup>-3</sup></b>
	Épine dorsale	8,218	<b>6,807.10<sup>-3</sup></b>
	Largeur de la bouche	9,063	<b>4,679.10<sup>-3</sup></b>
	Longueur de la tête	89,27	<b>2,106E-11</b>
	Hauteur de la tête	0,539	0,468
	Largeur de la tête	17,33	<b>1,8.10<sup>-4</sup></b>
	Diamètre de l'œil	0,0244	0,877
<hr/>			
<i>Lethrinus sp.</i>	Épine anale	2,131	0,134
	Épine dorsale	8,671	<b>8,737.10<sup>-4</sup></b>
	Largeur de la bouche	1,377	0,266
	Longueur de la tête	3,203	0,053
	Hauteur de la tête	0,976	0,387
	Largeur de la tête	0,725	0,492
	Diamètre de l'œil	1,89	0,166
<hr/>			
<i>Calotomus spinidens</i>	Épine anale	0,285	0,754
	Épine dorsale	2,81	0,077
	Largeur de la bouche	0,987	0,385
	Longueur de la tête	2,496	0,1
	Hauteur de la tête	0,094	0,911
	Largeur de la tête	4,57	<b>0,019</b>
	Diamètre de l'œil	7,832	<b>1,907.10<sup>-3</sup></b>
<hr/>			
<i>Petroscirtes mitratus</i>	Épine anale	3,556	<b>0,023</b>
	Épine dorsale	0,516	0,674
	Largeur de la bouche	9,537	<b>7,924.10<sup>-5</sup></b>
	Longueur de la tête	6,114	<b>1,689.10<sup>-3</sup></b>
	Hauteur de la tête	3,075	<b>0,039</b>
	Largeur de la tête	3,623	<b>0,021</b>
	Diamètre de l'œil	7,763	<b>3,652.10<sup>-4</sup></b>

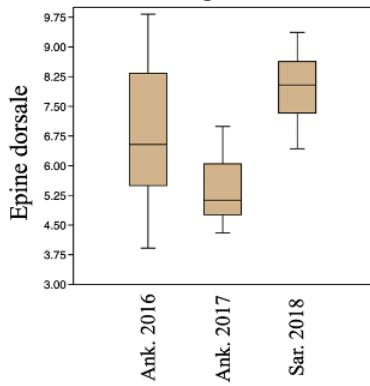
<i>Stethojulis sp.</i>	Épine anale	0,449	0,72
	Épine dorsale	5,422	<b>3,103.10<sup>-3</sup></b>
	Largeur de la bouche	3,049	<b>0,039</b>
	Longueur de la tête	1,769	0,168
	Hauteur de la tête	1,016	0,395
	Largeur de la tête	0,841	0,48
	Diamètre de l'œil	3,358	<b>0,028</b>
<i>Saurida sp.</i>	Épine anale	5,531	<b>0,026</b>
	Épine dorsale	1,361	0,253
	Largeur de la bouche	3,07	0,091
	Longueur de la tête	8,233	<b>7,74.10<sup>-3</sup></b>
	Hauteur de la tête	3,773	0,062
	Largeur de la tête	1,065	0,311
	Diamètre de l'œil	16,29	<b>3,817.10<sup>-4</sup></b>

Tableau 5 : Résultats des tests ANCOVA comparant l'ordonnée à l'origine des modèles linéaires.

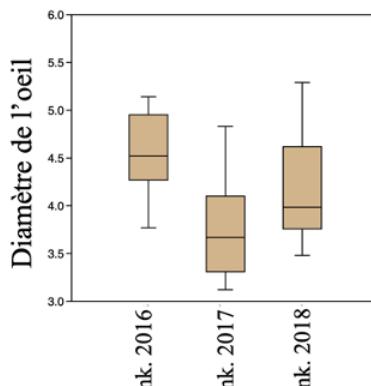
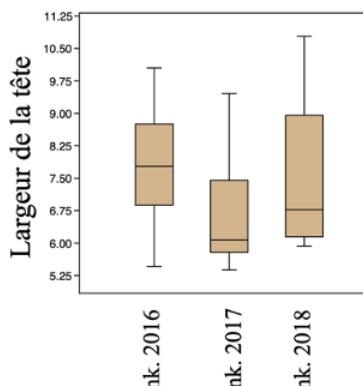
*Oplopomus oplopomus*



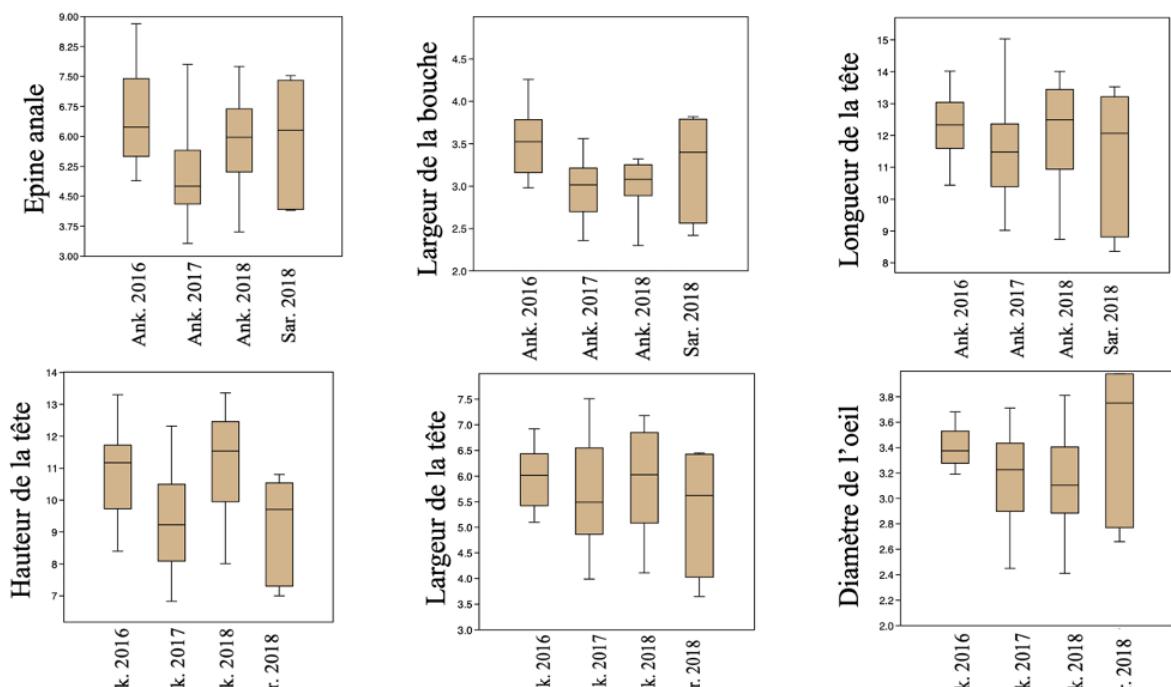
*Lethrinus sp.*



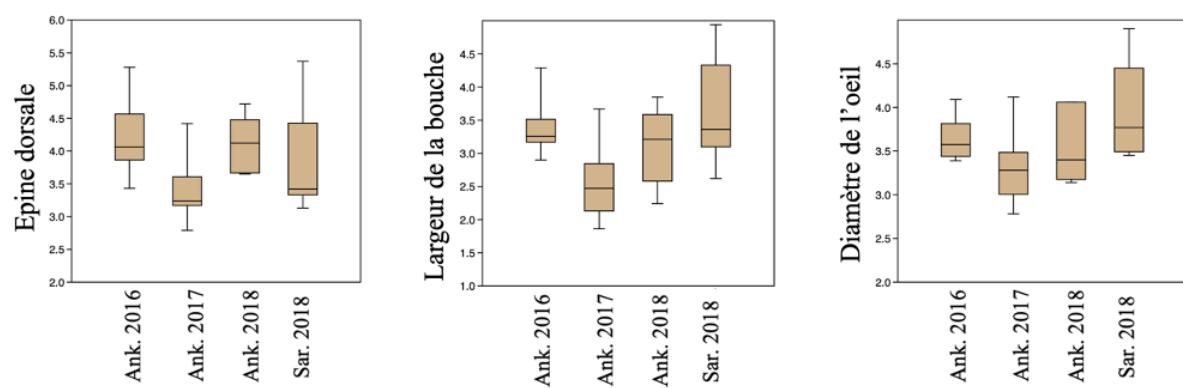
*Calotomus spinidens*



*Petroscirtes mitratus*



*Stethojulis sp.*



*Saurida sp.*

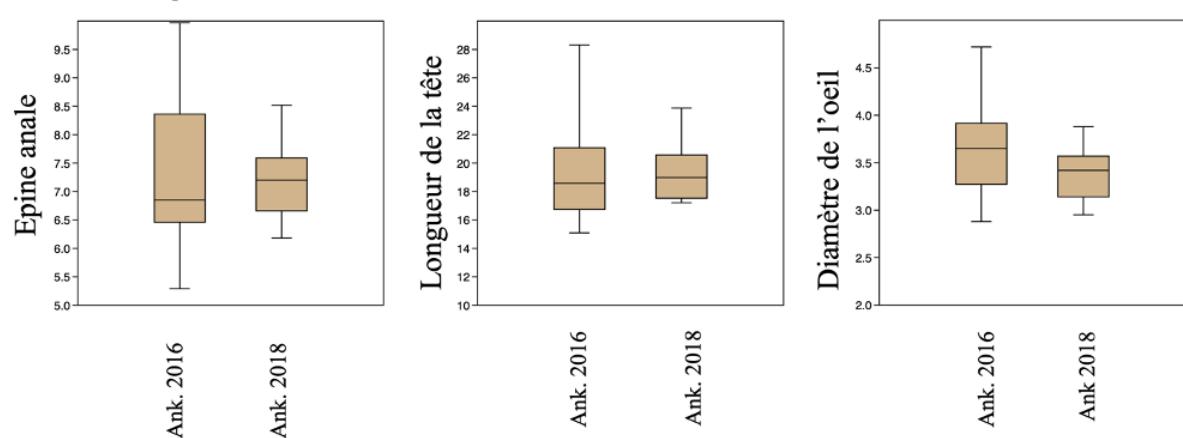


Figure 12 : Boites à moustache illustrant les variations des traits pour lesquels les résultats de l'ANCOVA étaient significatifs. Les deux sites de notre étude sont Ankilibé (Ank.) et Sarodrano (Sar.).

Globalement, la morphologie des quatre autres taxons varie moins. En effet, seules les épines dorsales ont une morphologie différente entre les populations de *Lethrinus sp.* (Tableau 5). Les épines étaient plus longues pour les individus pêchés à Sarodrano en 2018 comparées à celles des individus récoltés à Ankilibé en 2016 et 2017 (Figure 12).

*Calotomus spinidens*, *Stethojulis sp* et *Saurida sp* présentaient quelques différences morphologiques d'un site à l'autre et d'une année à l'autre (Tableau 5). Les *Calotomus spinidens* pêchés à Ankilibé en 2016 avaient une tête plus large et des yeux plus grands par rapport aux poissons récoltés à Ankilibé en 2017 et en 2018. Les poissons de *Stethojulis sp* collectés à Sarodrano en 2018 avaient, quant à eux, une bouche plus large et des yeux plus grands comparés aux poissons collectés sur le site d'Ankilibé de 2016 à 2018 (Figure 12). Enfin, les différences morphologiques entre les populations de *Saurida sp* concernant les diamètres des yeux, les longueurs de tête ainsi que les longueurs des épines anales sont relativement faibles (Figure 12).

Notons que le caractère morphologique le plus constant entre les différentes populations de tous les taxons est la hauteur de la tête. En effet, seul le taxon *Petroskirtes mitratus* a une hauteur de tête significativement différente selon les années et les sites. A contrario, le diamètre de l'œil semble être le trait qui varie le plus entre les différentes populations (Tableau 5).

### 3.2.2 Analyse multivariée

Chez *Oplopomus oplopomus*, les deux premières composantes principales expliquent ensemble 79% de la variabilité morphologique totale. Les deux populations récoltées sur le site d'Ankilibé en 2016 et en 2017 sont bien distinctes dans l'espace morphologique (Figure 13). Chaque population montre des morphologies significativement différentes (Tableau 6). Les différences morphologiques entre les deux populations s'expriment essentiellement le long de l'axe PC2, la population d'Ankilibé 2016 ayant proportionnellement une bouche plus large et des épines plus longues (Figure 13).

### *Oplopomus oplopomus*

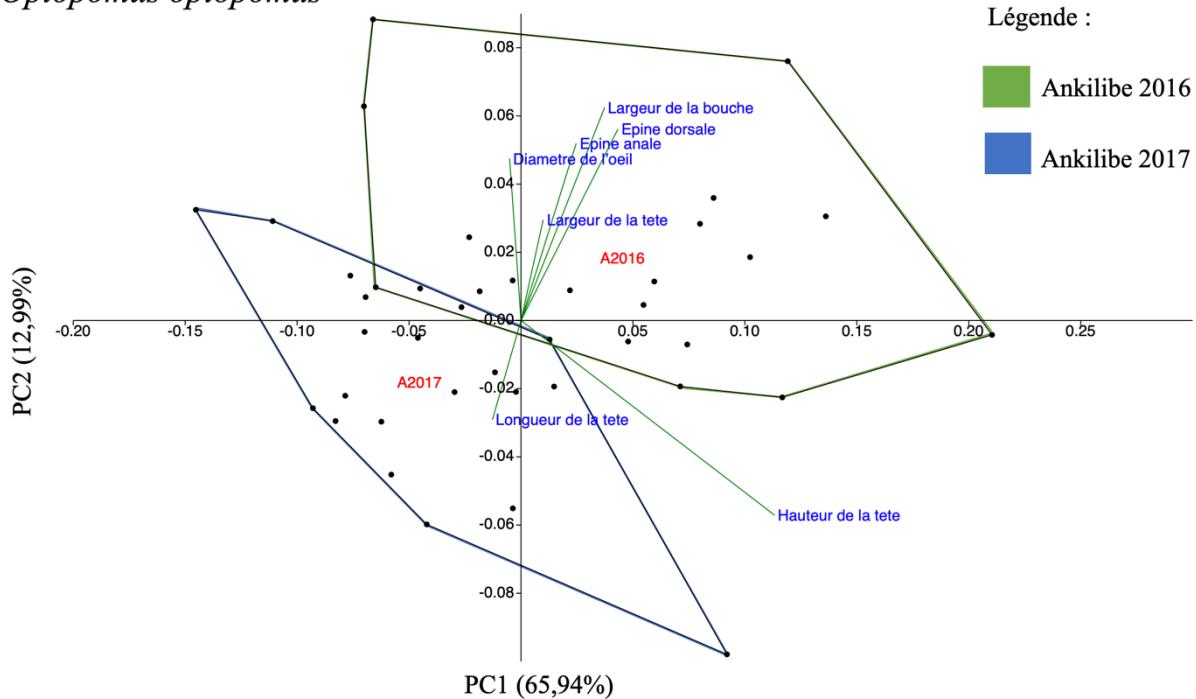


Figure 13 : Résultats de l'ACP de *Oplopomus oplopomus*.

En accord avec une analyse visuelle sur l'ACP, l'analyse SIBER confirme que la population d'*Oplopomus oplopomus* de 2016 montre une diversité morphologique plus grande que celle de 2017 (Tableau 7).

Taxon	Lamba de Wilks	Df1	Df2	F	P-value
<i>Oplopomus oplopomus</i>	0,24	7	32	14,45	$2,6.10^{-8}$
<i>Lethrinus sp.</i>	0,296	14	60	3,597	$2,589.10^{-4}$
<i>Calotomus spinidens</i>	0,345	14	48	2,408	0,012
<i>Petroscirtes mitratus</i>	0,083	21	95,31	6,258	$1,56.10^{-10}$
<i>Stethojulis sp.</i>	0,212	21	103,9	3,552	$8,87.10^{-6}$
<i>Saurida sp.</i>	0,522	7	23	3,008	0,021

Tableau 6 : Résultats des tests MANOVA.

Taxons	Ankilibe 2016	Ankilibe 2017	Ankilibe 2018	Sarodrano 2018
<i>Olopomus olopomus</i>	0,022	0,011	-	-
<i>Lethrinus sp</i>	0,017	0,022	-	$2,6 \cdot 10^{-3}$
<i>Calotomus spinidens</i>	0,012	0,014	0,011	-
<i>Petroscirtes mitratus</i>	0,027	0,017	0,012	$3,9 \cdot 10^{-3}$
<i>Stethojulis sp</i>	$6,3 \cdot 10^{-3}$	0,011	$4,9 \cdot 10^{-3}$	$5,3 \cdot 10^{-3}$
<i>Saurida sp</i>	0,02	-	0,02	-

Tableau 7 : Résultats des analyses de SIBER.

### *Lethrinus sp.*

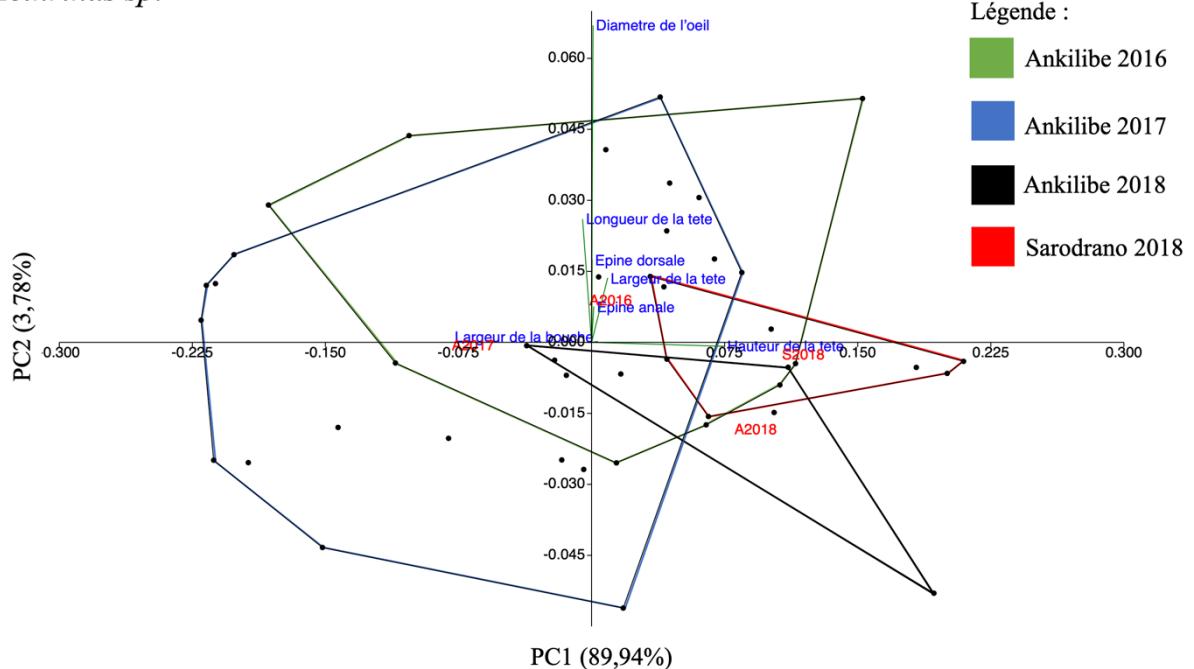


Figure 14 : Résultats de l'ACP de *Lethrinus sp.*

Chez *Lethrinus sp*, 94% de la variabilité morphologique totale est expliquée par les deux premières composantes principales. Il convient de noter que la première composante représente déjà 90% de variabilité à elle seule (Figure 14). Le test de MANOVA révèle que les populations récoltées sur les sites de Sarodrano (2018) et d'Ankilibe (2016 et 2017) ont des morphologies significativement différentes (Tableau 6). Les poissons pêchés à Ankilibe en 2016 avaient des épines dorsales plus longues que celles des poissons récoltés en 2017 (Figure 14).

Enfin, l'analyse SIBER suggère que la population de *Lethrinus sp* récoltée à Ankilibé en 2017 avait une diversité morphologique plus grande que celle d'Ankilibe (2016) et Sarodrano (2018) (Tableau 7).

### *Calotomus spinidens*

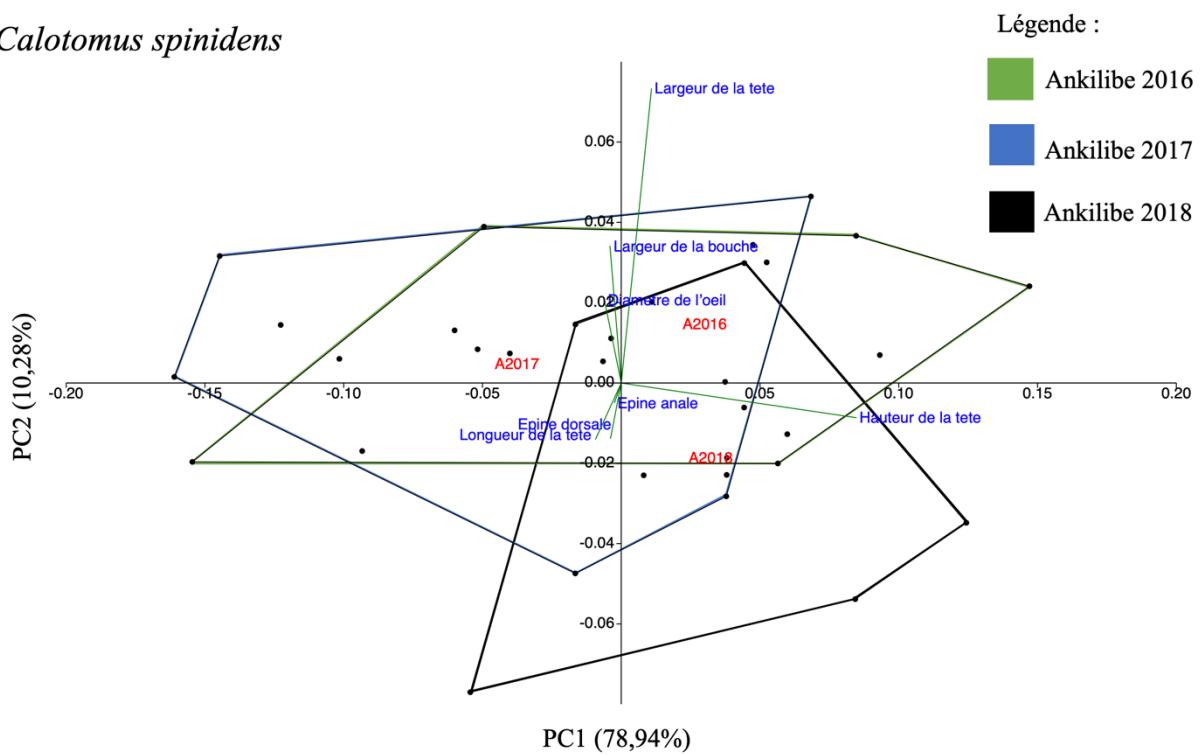


Figure 15 : Résultats de l'ACP de *Calotomus spinidens*.

Chez *Calotomus spinidens*, PC1 et PC2 expliquent ensemble 89% de la variabilité morphologique totale (Figure 15). Les trois populations de *Calotomus spinidens* montrent des morphologies significativement différentes (Tableau 6). La population sur le site d'Ankilibe collectée en 2018 présente une tête moins massive (large) par rapport aux populations de 2016 et de 2017 (Figure 15). L'analyse de SIBER indique que les trois populations ont une diversité morphologique très similaire (Tableau 7).

### *Petroscirtes mitratus*

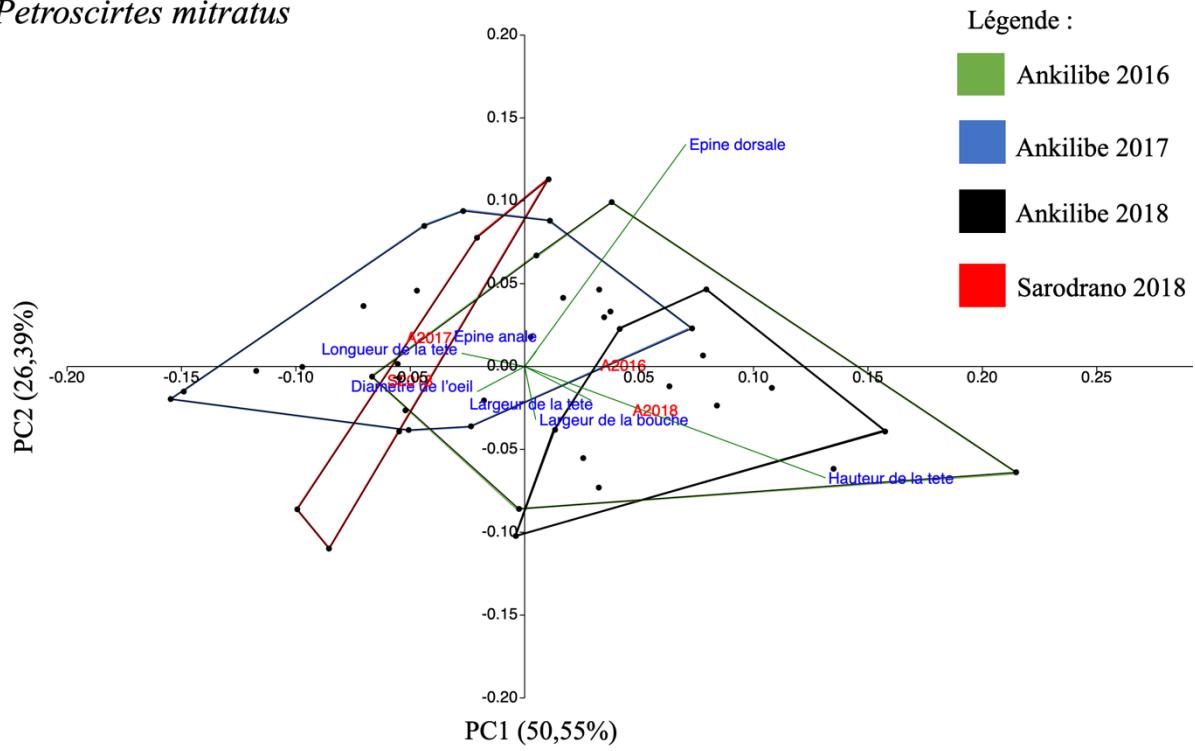


Figure 16 : Résultats de l'ACP de *Petroscirtes mitratus*.

Chez *Petroscirtes mitratus*, les deux premières composantes principales expliquent ensemble 77% de la variabilité morphologique totale (Figure 16). Les quatre populations de *Petroscirtes mitratus* montrent des morphologies significativement différentes (Tableau 6). Les différences morphologiques entre les populations s'expriment essentiellement le long de l'axe PC1 : les deux populations récoltées sur le site d'Ankilibe en 2016 et en 2018 ont des centroïdes similaires dans l'espace morphologique et présentent des têtes plus hautes et plus larges que celles des populations de Sarodrano (2018) et d'Ankilibe (2017) (Figure 16). L'analyse de SIBER révèle que la population de *Petroscirtes mitratus* de 2016 a une diversité morphologique plus grande que celle des autres populations (Tableau 7).

### *Stethojulis sp.*

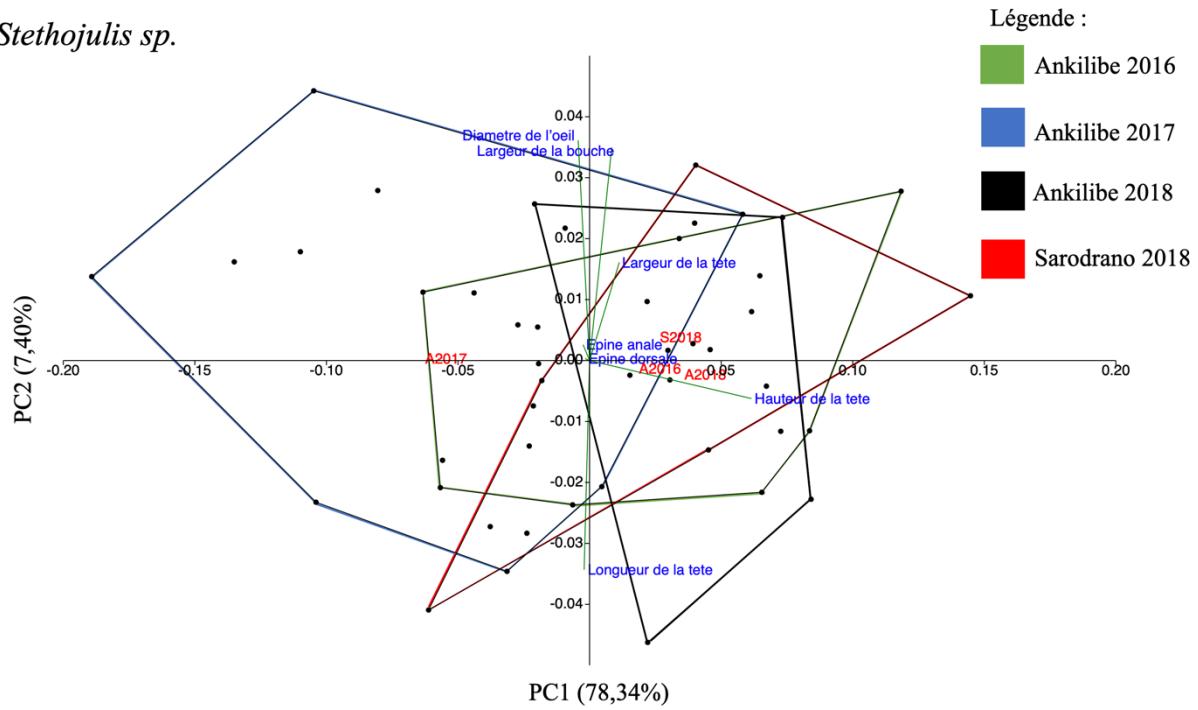


Figure 17 : Résultats de l'ACP de *Stethojulis sp.*

En ce qui concerne le taxon *Stethojulis sp*, 86% de la variabilité morphologique totale est expliquée par les deux premières composantes principales (Figure 17). Les centroïdes des populations d'Ankilibe (2016 et 2018) et de Sarodrano (2018) sont similaires et diffèrent significativement de la population d'Ankilibe inventoriée en 2017 (Figure 17, Tableau 6). En accord avec une analyse visuelle de l'ACP, l'analyse SIBER indique que la population de *Stethojulis sp* récoltée à Ankilibe en 2017 a une diversité morphologique plus grande que celles des autres populations. Les diversités morphologiques des trois autres populations sont très similaires (Tableau 7).

### *Saurida sp.*

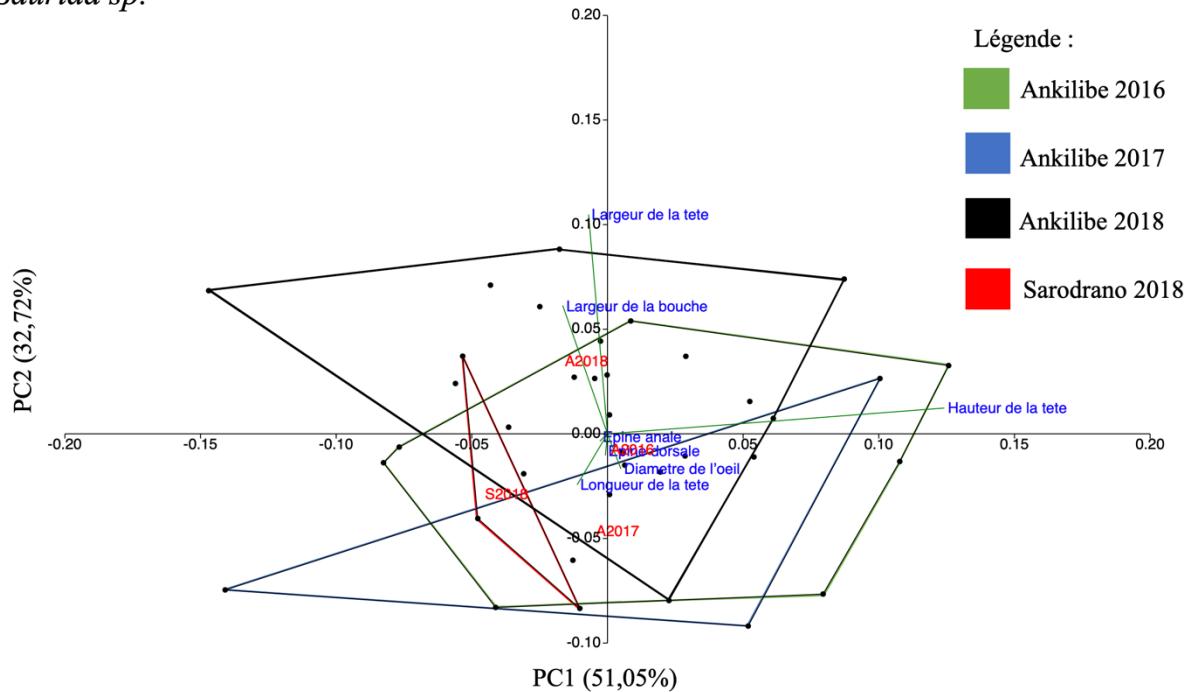


Figure 18 : Résultats de l'ACP de *Saurida sp.*

Chez *Saurida sp.*, PC1 et PC2 expliquent ensemble 84% de la variabilité morphologique totale (Figure 18). Le test MANOVA révèle que ces populations montrent des morphologies significativement différentes (Tableau 6). Les différences morphologiques entre les populations d'Ankilibe 2018 et 2016 s'expriment essentiellement le long de l'axe PC2 : la population de 2016 présente des yeux plus grands que la population d'Ankilibe 2018 (Figure 18). Enfin, l'analyse de SIBER signale que la diversité morphologique de ces deux populations est similaire (Tableau 7).

## 4. Discussion

### 4.1 Analyse des diversités taxonomique et écologique

#### 4.1.1 Comparaison des diversités taxonomique et écologique des assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT au cours du temps

Les assemblages de poissons associés aux herbiers tropicaux, y compris les herbiers du Grand Récif de Tuléar (GRT), évoluent au cours du temps. En effet, seules neuf espèces sont communes aux trois inventaires réalisés dans les herbiers du GRT entre 1967 et 2019. En outre, un accroissement des nombres de familles et d'espèces de poissons est constaté dans les herbiers entre 1967 et 2019. Le même constat est observé dans les herbiers tropicaux de régions géographiques autres que Tuléar. Malgré les perturbations environnementales avérées dans la Province de Tuléar (Chaboud, 2006 ; Andréfouët et al. 2013), la tendance générale ne semble pas être à la disparition des espèces de poissons sur le GRT. Cependant, plusieurs facteurs peuvent expliquer les différences de diversité entre les études.

Tout d'abord, des différences concernant la fiabilité des identifications ne sont pas à exclure. Jaonalison (2019) a utilisé le DNA barcoding pour établir sa liste d'espèces alors que Maugé (1967) et de Harmelin-Vivien (1979) ont réalisé leurs identifications grâce à des caractères morphologiques classiques. La technique moléculaire employée a augmenté la diversité taxonomique par identification d'espèces cryptiques. Parmi les 232 espèces recensées par Jaonalison (2019), 205 espèces (88%) ont été identifiées avec le DNA barcoding, mais 111 espèces seulement ont été associées à un nom d'espèce précis et 27 espèces (12%) ont été identifiées uniquement via leur morphologie. De plus, grâce à l'évolution de la science, cinq nouvelles espèces ont été décrites depuis 1967 et 1979.

Les techniques d'échantillonnage étaient elles aussi différentes. Sur le GRT, Maugé (1969) et Harmelin-Vivien (1979) utilisaient l'empoisonnement à la roténone et des explosifs. Maugé (1967), pour sa part, utilisait préférentiellement des sennes de rivage tandis que Harmelin-Vivien (1979) utilisait des filets maillants. Jaonalison (2019) a utilisé, quant à lui, uniquement des sennes de fond afin de cibler les juvéniles. Suivant les avantages et les inconvénients de la technique employée, les assemblages de poissons collectés peuvent donc varier. Par exemple,

la faune sédentaire ou cryptique bien représentée dans les prélèvements à la roténone, sera quasiment absente de ceux réalisés par dynamitage car les poissons restent généralement hors de portée des plongeurs au fond de leurs cachettes (Harmelin-Vivien, 1979). En outre, le rendement d'un prélèvement est également fonction de divers facteurs extérieurs tels que des conditions hydrologiques, du nombre de personnes ramassant les poissons et du temps consacré à la récolte (Harmelin-Vivien, 1979).

Enfin, les assemblages de poissons associés aux herbiers varient également au cours du temps, surtout dans des zones avec un marnage important comme dans le Sud-Ouest de Madagascar. Les poissons réalisent des migrations entre les écosystèmes côtiers à différentes échelles temporelles : des migrations sont réalisées sur plusieurs heures selon les marées tandis que des migrations sont effectuées tout au long de la journée lors de la recherche de nourriture. Finalement, des migrations ontogénétiques se produisent sur plusieurs mois voire des années chez les poissons des écosystèmes côtiers (Berkström et al. 2012). Ce facteur ne doit pas être négligé pour expliquer certaines différences entre les listes faunistiques.

Concernant la diversité trophique, nos résultats indiquent que les poissons présents dans les herbiers du GRT sont généralement piscivores et/ou consommateurs d'invertébrés. Les poissons carnivores font partie de nombreuses familles telles que les Lethrinidae, les Lutjanidae, les Labridae, les Mullidae, les Serranidae, les Apogonidae, les Muraenidae et les Scorpaenidae. Ces familles sont toujours représentées dans les herbiers du GRT. Par exemple, sur les 51 familles de poissons présentes dans les herbiers (Jaonalison 2019), trois familles de poissons (Labridae, Lethrinidae et Mullidae) représentent à elles seules un quart des espèces. En outre, la diversité trophique de l'ichtyofaune associée aux herbiers du GRT ne s'est pas modifiée entre 1967 et 2019 malgré l'évolution de la diversité taxonomique de ces assemblages au fil du temps. Ces changements, avec une diversité trophique constante et un accroissement de la diversité taxonomique, impliquent une certaine redondance fonctionnelle dans les herbiers du Tuléar. Par contre, la diversité trophique de poissons présents dans les herbiers de Zanzibar (Tanzanie), de l'île d'Inhaca (Mozambique) et de Laguindingan (Philippines) s'est modifiée au cours du temps. Les régimes alimentaires de ces poissons ont évolué vers une alimentation plus généraliste. Par exemple, les poissons présents dans les herbiers de Zanzibar en 2014 (Alonso Aller et al. 2014) sont davantage omnivores que les poissons inventoriés en 2006 (Dorenbosch et al. 2006). De plus, l'omnivorie apparaît dans l'alimentation des poissons présents dans les herbiers de Laguindingan (Espadero et al. 2020). Ces modifications du régime alimentaire

observées peuvent être une adaptation trophique des poissons suite à des variations environnementales (Paugy, 1994).

#### 4.1.2 Comparaison des diversités taxonomique et écologique entre des assemblages de poissons présents dans les herbiers du GRT avec celles des assemblages de poissons présents dans les mangroves du GRT

Dans notre étude, les herbiers marins comprennent un nombre d'espèces de poissons plus élevé que les zones de mangroves. Ce résultat peut notamment s'expliquer par le fait que le marnage est important à Tuléar. En effet, ces marées ont une amplitude qui varie de 0,25 à 3,15 mètres (Pichon, 1978). Par conséquent, les mangroves sont complètement drainées à marée basse (Laroche & Rasoanandrasana, 1997) ce qui influence fortement les assemblages de poissons. En outre, les techniques d'échantillonnage appliquées par les auteurs sont différentes entre les deux écosystèmes : les filets maillants ont été utilisés lors de la capture des assemblages de poissons présents dans les mangroves tandis que les sennes de fond ont été employées pour capturer les poissons présents dans les herbiers (Laroche & Rasoanandrasana, 1997 ; Jaonalison, 2019). En parcourant la littérature, on constate que toutes les études recueillies comparant les mangroves à des herbiers marins ont conclu que les assemblages de poissons sont distincts entre ces deux habitats (Robertson et Duke 1987 ; Thayer et al. 1987 ; Morton 1990, Newman et al. 2007, Honda et al. 2013) et notre revue bibliographique pour Tuléar appuie cette conclusion. En effet, seules 15 espèces sont communes entre les herbiers (232 espèces en 2019) et les mangroves (73 espèces) du GRT. Ces résultats soulignent l'importance d'inclure différents types d'habitats dans les aires marines protégées (AMP) afin de parvenir à une gestion durable des ressources pour la pêche côtière.

Concernant la diversité trophique, les poissons présents dans les mangroves du GRT sont davantage omnivores que les poissons associés aux herbiers. Cette caractéristique écologique confirme que les assemblages de poissons sont distincts entre les herbiers et les mangroves. Par exemple, aucune espèce de Mugilidae n'est recensée dans les herbiers du GRT tandis que six espèces de Mugilidae sont présentes dans les mangroves. Or, les poissons de la famille des Mugilidae se nourrissent de petits invertébrés (Harrison, 2002) mais surtout de grandes quantités de déchets végétaux et autres détritus dans les mangroves (Sasekumar, 1992). L'omnivorie caractérisant le régime alimentaire de nombreux poissons habitants les mangroves est probablement à mettre en relation au couplage de sources alimentaires provenant des

systèmes terrestres et aquatiques. Enfin, une perspective intéressante serait de réaliser une analyse plus fine du régime alimentaire afin d'examiner plus précisément les variations trophiques des différents écosystèmes présents à Tuléar.

Les herbiers et les mangroves associés au Grand Récif de Tuléar servent de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons et sont donc complémentaires pour le recrutement de l'ensemble des espèces de poissons. L'abondance de nourriture présente dans les mangroves et les herbiers favorise le développement et la survie des juvéniles. Le couvert végétal des herbiers protège les juvéniles contre les prédateurs tandis que l'hétérogénéité structurelle du milieu, notamment grâce aux racines de palétuviers, et la turbidité élevée des mangroves fournissent une barrière physique contre les prédateurs (Laegdsgaard and Johnson, 2001 ; Verweij et al. 2006 ; Hily et al. 2010). Une fois adultes, certaines espèces de poissons associés à ces écosystèmes (e.g. *Lethrinus harak*, *Lutjanus fulviflammus*, *Sphyraena barracuda*) migrent vers les récifs coralliens (Laroche & Rasoanandrasana, 1997 ; Nakamura et al. 2003 ; Jones et al. 2010 ; Hily et al. 2010 ; Berkström et al. 2013).

#### 4.1.3 Comparaison des diversités taxonomique et écologique entre des assemblages de poissons présents dans les herbiers du GRT avec celles des assemblages de poissons présents dans les herbiers d'autres régions géographiques

La richesse spécifique la plus élevée est observée dans les herbiers associés au GRT en 2019 avec 232 espèces de poissons. Outre l'utilisation de technique moléculaire employée par Jaonalison (2019), cette supériorité numérique peut s'expliquer par le fait que les herbiers marins qui ont une complexité structurelle plus élevée abritent une richesse, une abondance et une biomasse de poissons augmentées (Ambo-Rappe et al. 2013). Or, la région de Tuléar comprend sept angiospermes marines présentes dans les herbiers (Lepoint et al. 2008) et constituent des herbiers mixtes et monospécifiques (Harmelin-Vivien, 1983). Les différences de hauteur et de morphologie des rhizomes et des feuilles ainsi que les exigences granulométriques de ces angiospermes marines influencent la structure des habitats disponibles (Harmelin-Vivien, 1983). A l'opposé, les herbiers d'Afrique du Sud sont constitués uniquement de quatre espèces d'angiospermes marines dont l'espèce dominante est *Zostera capensis* (Short et al. 2007) et accueillent moins d'espèces de poissons que les herbiers de Tuléar (Paterson & Whitfield, 2000).

De manière générale, les nombres de familles communes varient peu entre herbiers de régions éloignées. Ce sont majoritairement les mêmes familles qui sont présentes dans ce type d'écosystème à l'échelle mondiale. Par contre, les nombres d'espèces communes entre le GRT et un endroit géographique donné décroissent au fur et à mesure que l'échelle spatiale s'agrandit. Ce résultat peut être expliqué par le fait que l'isolement des populations entre régions a favorisé l'apparition de nouvelles espèces, influençant donc la diversité beta (Palumbi, 1994).

Enfin, notre étude révèle que le stade juvénile est généralement dominant dans les herbiers tropicaux confirmant leur rôle de nurserie (Hily et al. 2010).

#### 4.2 Analyse de la diversité morphologique

Chaque population des six taxons prélevés dans les herbiers du GRT diffère significativement d'un point de vue morphologique. L'analyse univariée nous révèle que les taxons adultes benthiques *Petroscirtes mitratus* et *Olopomus oplopomus* présentent de plus grandes différences morphologiques que les taxons juvéniles. En effet, des variations allométriques caractérisent la croissance des poissons coralliens (Frédéric et al. 2008 ; Frédéric & Vandewalle, 2011). Le couplage de ces variations allométriques à la possible spécialisation de certains individus au cours de leur croissance peut, à terme, produire des populations plus hétérogènes et plus disparates. Inversement, les juvéniles sont arrivés récemment sur le récif avec leur morphologie larvaire. Ils sont donc présents depuis peu de temps dans les herbiers et les résultats d'une source de variations allométriques ne sont pas encore visibles.

L'analyse univariée nous indique également que le diamètre de l'œil est le trait qui varie le plus entre les différentes populations de taxons, notamment chez *Saurida sp*, *Calotomus spinidens*, *Stethojulis sp* et *Petroscirtes mitratus*. La taille des yeux occupe un rôle important chez les poissons : celui de pouvoir détecter la nourriture ainsi que les prédateurs (Atta, 2013 ; Kelley & Magurran, 2003). Tous les poissons prélevés à Sarodrano ont des yeux plus grands que les poissons prélevés à Ankilibé. Cette variation morphologique de la taille de l'œil peut être liée à des variations de turbidité entre sites qui impactent négativement la vision des poissons. En effet, Sarodrano est situé près du fleuve Onilahy contrairement à Ankilibé qui est plus éloigné. Le fleuve Onilahy pourrait véhiculer des apports terrigènes issus de la

déforestation présente à Tuléar (Chaboud, 2006) et impacter les poissons qui peuplent les herbiers de Sarodrano. Une adaptation des poissons face à une turbidité croissante consiste à augmenter le nombre de photorécepteurs afin de capter les faibles luminosités. Ainsi, cette adaptation devrait conférer des grands yeux chez les téléostéens en eaux peu profondes (Van der Meer & Anker, 1983 ; Pankhurst, 1989 ; Schmitz & Wainwright, 2011).

D'autres traits varient également entre les différentes populations de taxons tels que les longueurs des épines ainsi que les largeurs de la tête et de la bouche. En analysant l'évolution des poissons prélevés à Ankilibé au cours du temps, les analyses univariée et multivariée révèlent que les poissons pêchés en 2016 avaient globalement des épines dorsales plus longues (*Oplopomus oplopomus* et *Lethrinus sp*) ainsi qu'une bouche (*Oplopomus oplopomus* et *Petroscirtes mitratus*) et une tête plus larges (*Calotomus spinidens*) que les poissons récoltés en 2017 et en 2018. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les interactions écologiques au sein des assemblages de 2016 étaient différentes de celles présentes en 2017 et 2018. Les pêcheurs ciblent essentiellement les gros poissons et cette pression de pêche augmente chaque année (Chaboud, 2006 ; Bruggemann et al. 2012). Sachant que de longues épines servent à la protection vis-à-vis de poissons prédateurs (Bosher et al. 2006 ; Hodge et al. 2018), des épines de plus petites tailles chez les individus de 2017 et 2018 laissent supposer que des poissons prédateurs soient moins présents par rapport à 2016. Cette variation de proportion de poissons prédateurs pourrait être le résultat direct des activités de pêche. Les variations de largeur de tête et de bouche sont probablement à mettre en relation avec des modifications de l'écologie alimentaire des poissons (Wikramanayake, 1990). Étant donné que la surpêche modifie l'ensemble du réseau trophique (Scheffer et al. 2005), il est possible que ces variations morphologiques au niveau de la tête soient sous-jacentes à une adaptation trophique de certaines espèces.

A l'avenir, il serait intéressant de réitérer l'analyse de la diversité morphologique sur une plus longue durée. En effet, trois années (2016 à 2018) ne sont peut-être pas des périodes suffisamment longues pour évaluer une tendance globale dans les modifications des assemblages de poissons présents dans les herbiers de Tuléar. Enfin, des études supplémentaires sont nécessaires pour identifier clairement les facteurs écologiques dirigeant la variabilité adaptative des assemblages de poissons présents dans les herbiers de Tuléar.

## 5. Conclusion

Il y a une cinquantaine d'années, le Grand Récif de Tuléar (GRT) abritait l'une des biodiversités marines les plus riches de l'océan Indien. Actuellement, le GRT est menacé par de nombreuses pressions anthropiques telles que la surpêche et la pêche destructrice. Ainsi, il est important de mieux comprendre comment répondent les assemblages de poissons téléostéens associés aux herbiers du GRT face à ces variations environnementales. Notre étude bibliographique révèle que la tendance générale ne semble pas être à la disparition des espèces dans les herbiers du GRT. Les compositions spécifiques des poissons qui peuplent les herbiers du GRT ont changé entre 1967 et 2019 tandis que la diversité trophique de ces assemblages ne change pas au cours du temps. Des différences faunistiques et trophiques ont été recensées entre les assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT et ceux présents dans les herbiers d'autres régions géographiques. Les nombres d'espèces communes entre ces assemblages décroissent au fur et à mesure que l'échelle spatiale s'agrandit. De plus, des comparaisons entre les assemblages de poissons présents dans les herbiers associés au GRT et ceux présents dans les mangroves signalent également des différences taxonomiques et trophiques. Ces deux systèmes abritent une grande proportion de poissons juvéniles. Cela confirme le rôle de nurserie des herbiers et des mangroves mais ceux-ci n'abritent pas les mêmes espèces.

Les poissons présents dans les herbiers du GRT ne semblent pas disparaître mais semblent aussi dotés d'une certaine capacité d'adaptation. En effet, il a été démontré que la diversité morphologique présente au sein de populations de six taxons présents dans les herbiers du GRT (*Oplopomus oplopomus*, *Lethrinus sp*, *Calotomus spinidens*, *Petroscirtes mitratus*, *Stethojulis sp* et *Saurida sp*) variait significativement entre différents sites et au cours du temps. Les poissons pêchés à Sarodrano, site dont la pêche est plus modérée, avaient des yeux plus grands que ceux des poissons prélevés à Ankilibe. En outre, les poissons pêchés à Ankilibe en 2017 et en 2018 avaient globalement des épines dorsales ainsi que des largeurs de tête et de bouche plus faibles que les poissons pêchés à Ankilibe en 2016. Ces différences doivent être liées à une variation de facteurs environnementaux et anthropiques. Enfin, il apparaît que ce sont les populations de poissons adultes benthiques qui présentaient les plus grandes variations morphologiques, une plasticité phénotypique probablement exprimée au cours de la croissance.

## Bibliographie

- Almeida, A. J., Amoedo, L., & Saldanha, L. (2001). Fish assemblages in the seagrass beds at Inhaca Island (Mozambique)-cold season. *Boletim Do Museu Municipal Do Funchal*, 6, 111–125.
- Alonso Aller, E., Gullström, M., Eveleens Maarse, F. K. J., Gren, M., Nordlund, L. M., Jiddawi, N., & Eklöf, J. S. (2014). Single and joint effects of regional- and local-scale variables on tropical seagrass fish assemblages. *Marine Biology*, 161(10), 2395–2405. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2514-7>
- Ambo-Rappe, R., Nessa, M. N., Latuconsina, H., & Lajus, D. L. (2013). Relationship between the tropical seagrass bed characteristics and the structure of the associated fish community. *Open Journal of Ecology*, 3(05), 331-342.
- 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(3), 757–768. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1026-0>
- Ara, R., Arshad, A., Musa, L., Amin, S. M. N., & Kuppan, P. (2011). Feeding habits of larval fishes of the family Clupeidae (Actinopterygii: Clupeiformes) in the estuary of River Pendas, Johor, Malaysia. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 6(7), 816-821.
- Ardoïn-Bardin, S., Arnaud, N., Boutin, S., Chotte, J.-L., Jarne, P., Kosuth, P., Lebaron, P., & Servat, E. (2015). Changement climatique : impacts et adaptations. *Les Dossiers d'Agropolis International*, 20, 1–87.
- Atta, K. I. (2013). Morphological, anatomical and histological studies on the olfactory organs and eyes of teleost fish: *Anguilla anguilla* in relation to its feeding habits. *Journal of Basic & Applied Zoology*, 66(3), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.jobaz.2013.10.002>
- Aziz, A., Bujang, J. S., Zakaria, M. H., Suryana, Y., & Ghaffar, M. A. (2006). Fish communities from seagrass bed of Merchang Lagoon, Terengganu, Peninsular Malaysia. *Coastal Marine Science*, 30(1), 268–275.
- Barbier, E. B. (2017). Marine ecosystem services. *Current Biology*, 27(11), R507–R510. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.020>
- Berkström, C., Gullström, M., Lindborg, R., Mwandyia, A. W., Yahya, S. A. S., Kautsky, N., & Nyström, M. (2012). Exploring ‘knowns’ and ‘unknowns’ in tropical seascapes connectivity with insights from East African coral reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 107, 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.020>

- Berkström, C., Jörgensen, T. L., & Hellström, M. (2013). Ecological connectivity and niche differentiation between two closely related fish species in the mangrove-seagrass-coral reef continuum. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 477, 201–215. <https://doi.org/10.3354/meps10171>
- Binohlan, C., Froese, R., Pauly, D., & Reyes, R. (2011). The length-length table in FishBase. *FishBase. World Wide Web Electronic Publication*, [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), Version (04/2011).
- Bosher, B. T., Newton, S. H., & Fine, M. L. (2006). The spines of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*, as an anti-predator adaptation: an experimental study. *Ethology*, 112(2), 188–195.
- Bouchon-Navaro, Y., Bouchon, C., & Louis, M. (2004). L'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines des Antilles françaises : intérêt de leur protection. *Revue d'écologie*, 59, 253–272.
- Brenier, A., Ferraris, J., & Mahafina, J. (2012). Participatory assessment of the Toliara Bay reef fishery, southwest Madagascar. *Madagascar Conservation & Development*, 6(2), 60–67. <https://doi.org/10.4314/mcd.v6i2.4>
- Bruggemann, J. H., Rodier, M., Guillaume, M. M. M., Andréfouët, S., Arfi, R., Cinner, J. E., Pichon, M., Ramahatrata, F., Rasoamanendrika, F., Zinke, J., & McClanahan, T. R. (2012). Wicked social-ecological problems forcing unprecedented change on the latitudinal margins of coral reefs: The Case of southwest Madagascar. *Ecology and Society*, 17(4). <https://doi.org/10.5751/ES-05300-170447>
- Chaboud, C. (2006). Gérer et valoriser les ressources marines pour lutter contre la pauvreté. *Études Rurales*, 178(2), 197–212. <https://doi.org/10.4000/etudesrurales.8388>
- Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., & Yeo P.F. (1985). The families of the monocotyledons: Structure, evolution and taxonomy. Springer Verlag, Berlin
- De Angelo, J. A., Stevens, P. W., Blewett, D. A., & Switzer, T. S. (2014). Fish assemblages of shoal-and shoreline-associated seagrass beds in eastern Gulf of Mexico estuaries. *Transactions of the American Fisheries Society*, 143(4), 1037–1048.
- De Groot, S. J. (1973). Gaps in the studies on Behaviour of Indian Ocean flatfishes belonging to the Psettidae and Cynoglossidae. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 15(1), 251–261.
- De Troch, M., Mees, J., Papadopoulos, I., & Wakwabi, E. O. (1995). Fish communities in a tropical bay (Gazi Bay, Kenya): seagrass beds vs. unvegetated areas. *Netherlands Journal of Zoology*, 46(3–4), 236–252.
- Dorenbosch, M., Grol, M. G. G., Nagelkerken, I., & Velde, G. van der. (2006). Different surrounding landscapes may result in different fish assemblages in East African seagrass beds. *Hydrobiologia*, 563(1), 45–60. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1428-2>

- Du, J., Wang, Y., Peristiwady, T., Liao, J., Makatipu, P. C., Huwae, R., Ju, P., Loh, K. H., & Chen, B. (2018). Temporal and spatial variation of fish community and their nursery in a tropical seagrass meadow. *Acta Oceanologica Sinica*, 37(12), 63–72. <https://doi.org/10.1007/s13131-018-1288-z>
- Dussault, S. (2010). Effet des pesticides d'origine agricole provenant de sous bassins de la rivière Yamaska sur le système immunitaire et les antioxydants du ouaouaron (*Lithobates catesbeianus*). Université du Québec, Institut national de la recherche scientifique.
- Espadero, A. D. A., Nakamura, Y., Uy, W. H., Tongnunui, P., & Horinouchi, M. (2020). Tropical intertidal seagrass beds: An overlooked foraging habitat for fishes revealed by underwater videos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 526, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151353>
- Frédéric, B., Adriaens, D., & Vandewalle, P. (2008). Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(1), 92–105. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01003.x>
- Frederich, B., Michel, L., Zaeytydt, E., Lingofo Bolaya, R., Lavitra, T., Parmentier, E., & Lepoint, G. (2017). *Comparative Feeding Ecology of Cardinalfishes (Apogonidae) at Toliara Reef, Madagascar*. 56(10), 1–14.
- Frédéric, B., & Vandewalle, P. (2011). Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (Pomacentridae). *BMC Evolutionary Biology*, 11(82), 1–21.
- Froese, R., & Pauly, D. (2020). *Fish Base. World Wide Web Electronic Publication*. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) Accès le 7/07/2020
- Green EP., & Short FT. (2003). World Atlas of Seagrasses, prepared by the UNEP World Conservation Monitoring Centre, University of California Press, 298 pp.
- Gullström, M., & Dahlberg, M. (2004). Fish community structure of seagrass meadows around Inhaca Island, southern Mozambique. *Minor Field Study*, 106, 1–25.
- Gunn, J. S., & Thresher, R. E. (1991). Viviparity and the reproductive ecology of clinid fishes (Clinidae) from temperate Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 31(4), 323–344. <https://doi.org/10.1007/BF00002357>
- Harmelin-Vivien, M. L. (1983). Étude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines en milieux tropical et tempéré. *Revue d'écologie*, 38, 179–210.
- Harmelin-Vivien, M. L. (1979). Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : Écologie et relations trophiques. Aix-Marseille II.

- Harris, A., Manahira, G., Sheppard, A., Gouch, C., & Sheppard, C. (2010). Demise of Madagascar's once great barrier reef: changes in coral reef conditions over 40 years. *Atoll Research Bulletin*, 574, 1–16.
- Harrison, I. J. (2002). Order Mugiliformes, Mugilidae. *The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic*, 2, 1071–1085.
- Heithaus, M. R. (2004). Fish communities of subtropical seagrass meadows and associated habitats in Shark Bay, western Australia. *Bulletin of Marine Science*, 75(1), 79–99.
- Hiatt, R. W., & Strasburg, D. W. (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs*, 30(1), 65–127.
- Hily, C., Duchêne, J., Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Gigou, A., Payri, C., & Védie, F. (2010). Les herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer français. Hily, C., Gabrié, C., Duncombe, M. coord. IFRECOR, Conservatoire du littoral
- Hodge, J. R., Alim, C., Bertrand, N. G., Lee, W., Price, S. A., Tran, B., & Wainwright, P. C. (2018). Ecology shapes the evolutionary trade-off between predator avoidance and defence in coral reef butterflyfishes. *Ecology Letters*, 21(7), 1033–1042. <https://doi.org/10.1111/ele.12969>
- Honda, K., Nakamura, Y., Nakaoka, M., Uy, W. H., & Fortes, M. D. (2013). Habitat use by fishes in coral reefs, seagrass beds and mangrove habitats in the Philippines. *PLoS One*, 8(8), 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065735>
- Hori, M., Suzuki, T., Monthum, Y., Srisombat, T., Tanaka, Y., Nakaoka, M., & Mukai, H. (2009). High seagrass diversity and canopy-height increase associated fish diversity and abundance. *Marine Biology*, 156(7), 1447–1458. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1184-3>
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jaonalison, H. (2019). Les premiers stades de vie des poissons dans le SO de Madagascar : éléments pour une meilleure connaissance de la biodiversité et une meilleure gestion des ressources exploitées. Université de la Réunion, France & Université de Toliara, Madagascar.
- Jelbart, J. E., Ross, P. M., & Connolly, R. M. (2007). Fish assemblages in seagrass beds are influenced by the proximity of mangrove forests. *Marine Biology*, 150(5), 993–1002. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0419-9>
- Jones, D. L., Walter, J. F., Brooks, E. N., & Serafy, J. E. (2010). Connectivity through ontogeny: fish population linkages among mangrove and coral reef habitats. *Marine*

*Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 401, 245–258.  
<https://doi.org/10.3354/meps08404>

- Kelley, J. L., & Magurran, A. E. (2003). Learned predator recognition and antipredator responses in fishes. *Fish and Fisheries (Oxford, England)*, 4(3), 216–226. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00126.x>
- Kopp, D., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Mouillot, D., & Bouchon, C. (2010). Juvenile Fish Assemblages in Caribbean Seagrass Beds: Does Nearby Habitat Matter? *Journal of Coastal Research*, 26(6), 1133–1141. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-09-00063.1>
- Kühl, H. S., Boesch, C., Kulik, L., Haas, F., Arandjelovic, M., Dieguez, P., Bocksberger, G., McElreath, M. B., Agbor, A., & Agedakin, S. (2019). Human impact erodes chimpanzee behavioral diversity. *Science*, 363(6434), 1453–1455.
- Laegdsgaard, P., & Johnson, C. (2001). Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 257(2), 229–253. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00331-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00331-2)
- Laroche, J., Baran, E., & Rasoanandrasana, N. B. (1997). Temporal patterns in a fish assemblage of a semiarid mangrove zone in Madagascar. *Journal of Fish Biology*, 51(1), 3–20. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1997.0406>
- Lepoint, G., Frédéric, B., Gobert, S., & Parmentier, E. (2008). Isotopic ratios and elemental contents as indicators of seagrass C processing and sewage influence in a tropical macrotidal ecosystem (Madagascar, Mozambique Channel). *Scientia Marina*, 72(1), 109–117. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n1109>
- Madi Moussa, R., Bertucci, F., Jorissen, H., Gache, C., Waqalevu, V. P., Parravicini, V., Lecchini, D., & Galzin, R. (2020). Importance of intertidal seagrass beds as nursery area for coral reef fish juveniles (Mayotte, Indian Ocean). *Regional Studies in Marine Science*, 33, 100965. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100965>
- Manning, C. G., Foster, S. J., & Vincent, A. C. J. (2019). A review of the diets and feeding behaviours of a family of biologically diverse marine fishes (Family Syngnathidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 29(2), 197–221. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09549-z>
- Maugé, L. A. (1967). Contribution préliminaire à l'inventaire ichthyologique de la région de Tuléar. Annales de l'Université de Madagascar : série *Sciences de la Nature et Mathématiques*, 5, 215–246.
- McKenna, S. A., & Allen, G. R. (2005). A rapid marine biodiversity assessment of the coral reefs of Northwest Madagascar (Vol. 31). Conservation International.

- Millien, V., Ledevin, R., Boué, C., & Gonzalez, A. (2017). Rapid morphological divergence in two closely related and co-occurring species over the last 50 years. *Evolutionary Ecology*, 31(6), 847–864.
- Morton, R. M. (1990). Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Marine Biology*, 105(3), 385–394. <https://doi.org/10.1007/BF01316309>
- Nagelkerken, I., & van der Velde, G. (2002). Do non-estuarine mangroves harbour higher densities of juvenile fish than adjacent shallow-water and coral reef habitats in Curaçao (Netherlands Antilles)? *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 245, 191–204. <https://doi.org/10.3354/meps245191>
- Nakamura, Y., Horinouchi, M., Nakai, T., & Sano, M. (2003). Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing coral reef at Iriomote Island, southern Japan. *Ichthyological Research*, 50(1), 15–22. <https://doi.org/10.1007/s102280300002>
- Nakamura, Y., & Sano, M. (2004). Overlaps in habitat use of fishes between a seagrass bed and adjacent coral and sand areas at Amitorii Bay, Iriomote Island, Japan: Importance of the seagrass bed as juvenile habitat. *Fisheries Science*, 70(5), 788–803. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2004.00872.x>
- Newman, S. P., Handy, R. D., & Gruber, S. H. (2007). Spatial and temporal variations in mangrove and seagrass faunal communities at Bimini, Bahamas. *Bulletin of Marine Science*, 80(3), 529–553.
- Palumbi, S. R. (1994). Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 547–572. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.25.1.547>
- Pankhurst, N. W. (1989). The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes*, 26(3), 201–211.
- Paterson, A. W., & Whitfield, A. K. (2000). The Ichthyofauna Associated with an Intertidal Creek and Adjacent Eelgrass Beds in the Kariega Estuary, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 58(2), 145–156. <https://doi.org/10.1023/A:1007629328937>
- Paugy, D. (1994). Écologie des poissons tropicaux d'un cours d'eau temporaire (Baoulé, haut bassin du Sénégal au Mali) : adaptation au milieu et plasticité du régime alimentaire. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 27(2), 157–172.
- Peterson, C. T., & Grubbs, R. D. (2020). Distribution and abundance of elasmobranchs and large teleost fishes in a subtropical seagrass ecosystem: community structure along environmental and spatial gradients. *Environmental Biology of Fishes*, 103(4), 319–338. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00959-8>

- Phinrub, W., Montien-Art, B., Promya, J., & Suvarnaraksha, A. (2015). Fish Diversity and Fish Assemblage Structure in Seagrass Meadows at Sikao Bay, Trang Province, Thailand. *Open Journal of Ecology*, 5(12), 563–573. <https://doi.org/10.4236/oje.2015.512047>
- Pichon, M. (1978). Recherches sur les peuplements à dominance d'anthozoaires dans les récifs coralliens de Tuléar. *Atoll Research Bulletin*, 222, 1–447. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.222.1>
- Pogoreutz, C., Kneer, D., Litaay, M., Asmus, H., & Ahnelt, H. (2012). The influence of canopy structure and tidal level on fish assemblages in tropical Southeast Asian seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 107, 58–68. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.022>
- Robertson, A. I., & Duke, N. C. (1987). Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Biology*, 96(2), 193–205. <https://doi.org/10.1007/BF00427019>
- Saenger, P., Gartside, D., & Funge-Smith, S. (2013). A review of mangrove and seagrass ecosystems and their linkage to fisheries and fisheries management.
- Salvat, B. (1990). Menace et sauvegarde des espèces des récifs coralliens. *Cahiers d'Outre-Mer*, 43(172), 489–502. <https://doi.org/10.3406/caoum.1990.3364>
- Sasekumar, A., Chong, V. C., Leh, M. U., & D'cruz, R. (1992). Mangroves as a habitat for fish and prawns. *Hydrobiologia*, 247(1–3), 195–207.
- Scheffer, M., Carpenter, S., & Young, B. (2005). Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, 20(11), 579–581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.018>
- Schmitz, L., & Wainwright, P. C. (2011). Nocturnality constrains morphological and functional diversity in the eyes of reef fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 11(338), 1–13.
- Schwal, B. (2004). Dynamique de la biodiversité végétale dans les paysages d'agriculture intensive : utilisation du sol, composition floristique, végétation et structures paysagères du Lauragais haut-garonnais (Sud-Ouest, France), XIXe-XXe siècle. Toulouse II.
- Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., & Waycott, M. (2007). Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1–2), 3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., Calumpong, H. P., Carruthers, T. J. B., Coles, R. G., Dennison, W. C., Erftemeijer, P. L. A., Fortes, M. D., Freeman, A. S., Jagtap, T. G., Kamal, A. H. M., Kendrick, G.

- A., Judson Kenworthy, W., La Nafie, Y. A., Nasution, I. M., ... Zieman, J. C. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, 144(7), 1961–1971. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010>
- Silvestre, F. (2005). Réponses à un stress environnemental induit par le cadmium chez un crustacé euryhalin, *Eriocheir sinensis*. Approche intégrative incluant une analyse du protéome.
  - Smith, M. M., & Heemstra, P. C. (1986). Smiths' Sea Fishes.
  - Tamisier, A., Béchet, A., Jarry, G., Lefevre, J.-C., & Le Maho, Y. (2003). Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau : revue de littérature. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 58, 435–449.
  - Tedengren, M., Olsson, B., Reimer, O., Brown, D. C., & Bradley, B. P. (2000). Heat pretreatment increases cadmium resistance and HSP 70 levels in Baltic Sea mussels. *Aquatic Toxicology*, 48(1), 1–12.
  - Thayer, G. W., Colby, D. R., & Hettler, W. F. (1987). Utilization of the red mangrove prop root habitat by fishes in south Florida. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 35(1/2), 25–38. <https://doi.org/10.3354/meps035025>
  - Tkachenko, K. S. (2017). Coral reefs in the face of ecological threats of the 21st century. *Biology Bulletin Reviews*, 7(1), 64–83. <https://doi.org/10.1134/S2079086416050091>
  - Tyson S H, M. (2017). Functional ecology of fish on coral reefs: the roles of seascapes and subsistence fishing. Griffith University.
  - UNSG (2011). Protection of coral reefs for sustainable livelihoods and development: Report of the Secretary-General. United Nations General Assembly Sixty-sixth session, Item 20 (a) of the provisional agenda on Sustainable Development. p. 26.
  - Van der Meer, H. J., & Anker, G. C. (1983). Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven haplochromine species (Teleostei, Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 34(2), 197–209.
  - Verweij, M. C., Nagelkerken, I., Graaff, D. de, Peeters, M., Bakker, E. J., & van der Velde, G. (2006). Structure, food and shade attract juvenile coral reef fish to mangrove and seagrass habitats: a field experiment. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 306, 257–268. <https://doi.org/10.3354/meps306257>
  - Vivien, M. L. (1973). Régimes et comportements alimentaires de quelques poissons des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *La Terre et La Vie*, 4, 551–577.
  - Wasser, S. K., Bevis, K., King, G., & Hanson, E. (1997). Noninvasive physiological measures of disturbance in the northern spotted owl. *Conservation Biology*, 11(4), 1019–1022.

- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2–3), 213–251.
- Wikramanayake, E. D. (1990). Ecomorphology and Biogeography of a Tropical Stream Fish Assemblage: Evolution of Assemblage Structure. *Ecology (Durham)*, 71(5), 1756–1764. <https://doi.org/10.2307/1937583>
- Zakai, D., & Chadwick-Furman, N. E. (2002). Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biological Conservation*, 105(2), 179–187. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00181-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00181-1)

## Annexes

Tableau des corrélations entre les variables et les composantes principales pour chaque taxon

<i>Oplopomus oplopomus</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	0,189	0,398	-0,164	0,874	-0,057	-0,045	0,093
Épine dorsale	0,332	0,431	-0,716	-0,401	-0,088	0,151	0,002
Largeur de la bouche	0,286	0,479	0,521	-0,253	-0,357	-0,408	0,243
Longueur de la tête	-0,098	-0,223	-0,111	0,004	-0,173	0,223	0,921
Hauteur de la tête	0,869	-0,438	0,099	0,042	0,198	0,038	0,026
Largeur de la tête	0,076	0,227	0,376	-0,001	-0,169	0,869	-0,134
Diamètre de l'œil	-0,039	0,365	0,158	-0,096	0,874	0,049	0,256
<i>Lethrinus sp.</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	0,016	0,100	-0,084	0,107	-0,038	0,501	0,848
Épine dorsale	0,005	0,231	0,000	0,172	-0,057	0,800	-0,524
Largeur de la bouche	0,047	0,003	0,717	0,281	0,634	0,018	0,053
Longueur de la tête	-0,067	0,344	-0,358	0,817	0,056	-0,278	-0,012
Hauteur de la tête	0,989	-0,011	-0,127	0,020	0,064	-0,016	-0,020
Largeur de la tête	0,120	0,180	0,577	0,198	-0,751	-0,119	0,045
Diamètre de l'œil	0,011	0,886	0,028	-0,416	0,149	-0,133	0,036

<i>Calotomus spinidens</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	-0,029	-0,058	0,026	0,035	0,153	-0,217	0,961
Épine dorsale	-0,045	-0,161	-0,009	0,262	0,679	-0,610	-0,266
Largeur de la bouche	-0,047	0,395	0,790	-0,407	0,223	-0,028	-0,026
Longueur de la tête	-0,108	-0,163	-0,177	-0,179	0,654	0,684	0,048
Hauteur de la tête	0,981	-0,100	0,104	0,039	0,099	0,071	0,019
Largeur de la tête	0,126	0,849	-0,480	-0,030	0,164	-0,068	0,027
Diamètre de l'œil	-0,070	0,240	0,320	0,855	0,031	0,320	0,040
<i>Petroscirtes mitratus</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	0,033	0,060	-0,070	0,080	0,506	-0,323	0,790
Épine dorsale	0,451	0,860	0,119	0,185	0,006	0,063	-0,070
Largeur de la bouche	0,031	-0,206	0,295	0,576	0,546	-0,199	-0,448
Longueur de la tête	-0,177	0,051	0,006	-0,095	0,480	0,851	0,054
Hauteur de la tête	0,843	-0,431	-0,234	0,048	-0,007	0,209	0,062
Largeur de la tête	0,187	-0,132	0,890	-0,364	-0,035	0,010	0,144
Diamètre de l'œil	-0,133	-0,097	0,216	0,696	-0,463	0,292	0,378
<i>Stethojulis sp.</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	-0,039	0,041	0,197	0,633	-0,100	-0,696	-0,252
Épine dorsale	-0,027	0,005	0,219	0,341	0,291	0,019	0,866
Largeur de la bouche	0,133	0,552	-0,712	0,344	-0,164	0,124	0,098
Longueur de la tête	-0,033	-0,542	-0,133	0,571	0,162	0,520	-0,255
Hauteur de la tête	0,971	-0,098	0,160	0,030	-0,142	0,023	0,025
Largeur de la tête	0,178	0,254	-0,056	-0,052	0,905	-0,092	-0,264
Diamètre de l'œil	-0,069	0,571	0,600	0,189	-0,111	0,469	-0,205

<i>Saurida sp.</i>							
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Épine anale	-0,023	-0,028	0,154	0,153	0,381	-0,278	0,854
Épine dorsale	-0,006	-0,082	0,084	0,372	0,490	-0,599	-0,498
Largeur de la bouche	-0,131	0,487	-0,751	0,359	0,170	0,147	0,055
Longueur de la tête	-0,089	-0,193	-0,001	-0,326	0,747	0,528	-0,112
Hauteur de la tête	0,985	0,098	-0,081	-0,013	0,110	0,039	0,010
Largeur de la tête	-0,055	0,831	0,519	-0,120	0,113	0,045	-0,082
Diamètre de l'œil	0,039	-0,133	0,360	0,767	-0,057	0,509	-0,014