

## THESE en co-tutelle

UNIVERSITE DE LA REUNION, FRANCE  
&  
UNIVERSITE DE TOLIARA, MADAGASCAR

pour l'obtention du Titre de Docteur en biologie des populations de l'Université de La Réunion

Ecole doctorale sciences, technologies et santé  
&

du Titre de Docteur en Océanologie Appliquée de l'Université de Toliara  
Ecole doctorale Sciences Marines et Halieutiques

**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**

**Présenté par** : Henitsoa Jaonalison

**Sous la co-direction de** : Dominique Ponton (IRD)  
Jamal Mahafina (IH.SM)



**Soutenu le 28 novembre 2019, devant un jury composé de :**

**Président** : **Théodore RAZAKAMANANA**  
Professeur Titulaire de CE, Faculté des Sciences Université de Toliara

**Directeur de Thèse** : **Dominique PONTON**  
Directeur de Recherche à l'IRD

**Co-Directeur de thèse** : **Jamal MAHAFINA**  
Maître de Conférences, Institut Halieutique et des Sciences Marines

**Rapporteur interne** : **Eulalie RANAIVOSON**  
Professeur Titulaire, Institut Halieutique et des Sciences Marines

**Rapporteur externe** : **Bruno FREDERICH**  
Maître de Conférences HdR, Université de Liège, Belgique.

**Examinateur** : **Laure CARASSOU**  
Chargée de Recherche, IRSTEA, Bordeaux, France.

**Examinateur** : **Christian RALIJAONA**  
Maître de Conférences, Institut Halieutique et des Sciences Marines.

## REMERCIEMENT

La réussite d'une thèse est le fruit de la contribution de plusieurs personnes et entités. C'est avec une grande sincérité que j'adresse mes plus vifs remerciements et toute ma gratitude envers tous ceux que j'ai croisé le long de ces quatre années de thèse entre Madagascar, La Réunion, France, et Vietnam.

Je tiens tout d'abord à adresser mes plus sincères remerciements à mes directeurs de thèse. Dr Dominique PONTON, il me manque le mot pour te remercier. Tu as été plus qu'un encadrant, tu n'as pas compté ton temps, même les week-ends ou jours fériés, pour m'accorder ton soutien sans faille et m'épauler dans les dures épreuves que j'ai vécu au cours de cette thèse. Tes judicieux conseils aussi bien scientifiques que personnels m'ont été d'une grande aide le long de ces quatre années. Tes pertinentes remarques et ta relecture méticuleuse de chacun des chapitres m'ont sans aucun doute permis de préciser mon propos. Merci du fond du cœur pour ta patience, ton écoute, ta disponibilité, et surtout ta réactivité. Dr Jamal MAHAFINA qui m'a non seulement initié à la recherche en tant qu'encadrant lors de mon DEA, mais également m'a encouragé pour que je continue jusqu'au bout cette passionnante recherche dont cette thèse en est l'aboutissement. De plus, malgré ses lourdes occupations, il s'est toujours montré disponible pour me prodiguer ses nombreux conseils de qualité, et m'apporter son aide pour le bon déroulement de cette thèse.

J'adresse également mes remerciements : au directeur de l'école doctorale de l'Université de Toliara, qui est aussi le Président du jury, et de l'Université de La Réunion, ainsi qu'aux présidents de ces deux Universités pour avoir donné leurs avis favorables pour que je m'y inscrive et que cette thèse soit en co-tutelle ; et aux membres de mon comité de thèse composé de Dr Marc LEOPOLD, Pr Eulalie RANAIVOSON, Dr Jean-Dominique DURAND, Dr Hervé DEMARCQ, et mes directeurs de thèse pour leurs remarques et leurs suggestions qui m'ont permis de bien construire ce projet.

Je tiens également à remercier les membres du jury composé du Pr Théodore RAZAKAMANANA comme président du Jury, du Pr Eulalie RANAIVOSON et du Dr Bruno FREDERICH comme rapporteurs, des Dr Christian RALIJAONA et Dr Laure CARASSOU comme examinateurs, pour leurs disponibilités et conseils avisés dans le but d'améliorer la qualité de ce travail.

Je tiens à remercier les laboratoires et les équipes de recherche qui m'ont accueilli au cours de ma thèse. Merci au Dr Jean-Dominique DURAND, qui en plus de la qualité de ses remarques

sur mon manuscrit de thèse, m'a gentiment accueilli et m'a beaucoup appris sur le barcoding ADN dans son laboratoire à l'IRD Vietnam. Merci au Dr Hervé DEMARCQ, de m'avoir formé à l'extraction et l'analyse des données satellitaires dans son laboratoire à Sète. Je remercie aussi l'université de Perpignan de m'avoir accueilli pendant cinq mois pour une partie de mes analyses de données et l'Université de Montpellier pour avoir organisé un séminaire volant me permettant de partager une partie de mes résultats. Je tiens également à remercier la société OCEA Consult' pour l'attribution des pièges lumineux qui sont des matériaux cruciaux pour la réalisation de cette recherche, et à l'équipe du CEMEB pour s'être investi sur l'extraction et séquençage de l'ADN de mes échantillons. Je tiens aussi à remercier du fond du cœur tous les enseignants ainsi que l'ensemble du personnel administratif et technique de l'IH.SM, pour leur coopération et soutien le long de cette thèse.

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans l'aide précieuse des personnes qui m'ont aidée sur le terrain et au laboratoire. Merci aux assistants de terrain, Jean Jacques, Duphrehno, et Romario Tsipy, ainsi que les pêcheurs qui ont collaboré avec nous pour leur bravoure et patience malgré les conditions rencontrées sur le terrain. Je vous dois beaucoup. Mes sincères reconnaissances à l'équipe de JEAI-ACOM et certains étudiants de l'IH.SM, en particulier Radonirina Lebely BOTOSOAMANANTO, Helga RAVELOHASINA, Richard ANDRIAMANJATO, Rina RAHARINAIVO, et José RANDRIANANDRASANA pour leurs précieuses aides sous-marines, et Le Don AINA pour son aide pour cartographier les zones de pêche échantillonnées. Merci aux pilotes de l'IH.SM, Noelson et Tovondrainy, qui ont assuré la navigation que ce soit dans les bonnes ou mauvaises conditions, ce qui ne les empêchent pas de rester toujours de bonne humeur.

Je suis entièrement reconnaissant envers ma famille, notamment mes parents. Si je suis arrivé à ce stade, c'est grâce à eux qui m'ont épaulé pendant ces longues années d'études. Je vous remercie infiniment pour votre soutien et surtout votre patience malgré les difficultés que nous avons rencontré.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide financière et matérielle de: l'IRD via le programme d'Allocation de Recherche pour une Thèse au Sud (ARTS) et la Jeune Equipe Associée à l'IRD (JEAI-ACOM), du WIOMSA via les programmes MARG II et MARG III, du Critical Ecosystem and Partnership Funds (CEPF) via le projet de formation des conversationnistes marins (MG 64 341), et de la Rufford Foundation (2ac29a-1).

**LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT**

Je, soussigné Henitsoa Jaonalison, en ma qualité de doctorant de l'Université de La Réunion, déclare être conscient que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à Toliara, le 28 octobre 2019.

Signature :



**Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion**  
(Validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

**Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat**

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

**La contrefaçon et le faux**

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335\_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

**Le plagiat** est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.

## **Résumé général**

Les écosystèmes marins qui fournissent de multiples services écosystémiques indispensables au bien-être de l'humanité sont actuellement menacés par la surexploitation des ressources et l'utilisation d'engins de pêche destructifs. Ceci conduit à une perte à l'échelle globale de 20% des mangroves, 19% des récifs coralliens et 110 km<sup>2</sup> par an des herbiers. Les habitats côtiers qui soutiennent jusqu'à 20% de la production globale de la pêche sont les plus touchés, notamment dans les pays les moins avancés comme Madagascar. Dans ce pays, 87% des écosystèmes récifaux sont menacés, notamment dans le sud-ouest où les petits pêcheurs utilisent des engins prohibés capturant les juvéniles. Une meilleure connaissance de l'écologie des jeunes poissons est donc un point clé pour la mise en place des mesures de gestion efficaces et robustes. D'où l'objet de ce présent travail centré sur les jeunes stades de développement des poissons, identifiés en utilisant le barcoding ADN. Les identifications à l'espèce ont permis de prédire l'approvisionnement en post-larves et de découvrir la variabilité du recrutement en juvéniles qui semble liée à l'altération des apports en post-larves. Au total, 387 espèces ont été observées avec neuf nouvelles espèces pour Madagascar. L'intérêt et les limites du barcoding ADN sont largement discutés (chapitre 1). L'approvisionnement en post-larves a été mieux prédit par les conditions océaniques obtenues par télédétection avec une précision de 60% pour la richesse et 50% pour l'abondance. Pourtant, la performance des modèles pour prédire l'abondance semble influencée par les caractéristiques des masses d'eau qui sont différentes entre les deux sites, tandis que la performance pour prédire la richesse paraît similaire entre ces deux sites (chapitre 2). Les conditions océaniques obtenues par télédétection expliquent mieux certaines caractéristiques des assemblages de post-larves. Pourtant, ces conditions océaniques structurent davantage les assemblages de post-larves dans les masses d'eau présentant des caractéristiques d'eaux côtières que ceux dans les eaux présentant des caractéristiques océaniques (chapitre 3). La période de recrutement et les assemblages de juvéniles diffèrent entre les années. Ces variabilités interannuelles ont été aussi observées dans l'approvisionnement en post-larves qui semble conditionné par les variations des conditions océaniques. Ce qui suggère que les altérations des apports en post-larves influencent la distribution temporelle des juvéniles (chapitre 4). Le cas du recrutement des juvéniles de Siganidae, qui semble être fortement en lien avec les apports en post-larves, est développé dans la discussion générale. De même, la localisation des zones de nurseries a permis de proposer des mesures de gestion tenant compte du contexte local qui sont aussi discutées.

**Mot clés :** petite pêche, senne de fond, pièges lumineux, post-larves, juvéniles, barcoding ADN, diversité de poisson, modélisation écologique, mesures de protection, sud-ouest de Madagascar.

## **Global abstract**

Marine ecosystems which provide multiple ecosystem services essential to human well-being are currently threatened by resources overexploitation and the use of destructive fishing gears. This leads to a global loss of 20% of mangroves, 19% of coral reefs, and 110 km<sup>2</sup> per year of seagrass meadows. The coastal habitats that support up to 20% of global fisheries production are the most affected, particularly in least developed countries such as Madagascar. In this country, 87% of coral reef are threatened, particularly in the southwestern part of the island where small-scale fishermen practice juveniles fishing. A better knowledge of the ecology of young fishes is thus a key point for the implementation of effective and robust management measures. The present work focused on early developmental stages of fish identified using DNA barcoding. Identifications to the species level were used to predict the post-larvae supply and describe the variability in juveniles recruitment that appears to be related to the alteration of post-larvae supply. In total, 387 species were observed with nine new species for Madagascar. The interests and limitations of DNA barcoding are widely discussed in Chapter 1. Post-larvae supply was better predicted by the remotely sensed oceanic conditions with an accuracy of 60% for species richness and 50% for abundance. However, the performance of models for predicting abundance appears to be influenced by the characteristics of water masses that are different among sites, while the performance of models for predicting species richness appears similar between the sites (discussed in Chapter 2). The remotely sensed oceanic conditions better explained the post-larval fish assemblages. However, these oceanic conditions structure mostly the post-larval fish assemblages in water masses with coastal water characteristics than those in waters with ocean characteristics (discussed in Chapter 3). The period of juvenile recruitment as well as juvenile assemblages differed among years. These interannual variabilities were also observed on post-larvae supply which were explained by the interannual variation of oceanic conditions. This suggests that alterations in post-larvae supply influence the temporal distribution of juvenile fish, which is a subject discussed in Chapter 4. The case of Siganidae recruitment, which seems to be strongly linked to post-larvae supply, is developed in the final discussion of this thesis. Likewise, the identification of nursery areas allows to propose management measures to deal with the local context that are also discussed.

**Keywords:** small-scale fishing, mosquito seine nets, light traps, post-larvae, juveniles, DNA barcoding, fish diversity, ecological modeling, protection measures, SW Madagascar.

## SOMMAIRE

<b>Introduction générale.....</b>	<b>12</b>
Etats des ressources exploitées .....	12
Etats des habitats côtiers exploités .....	12
Importances des habitats côtiers pour la production de la pêche et le maintien de la biodiversité .....	14
Connaissance de la bio-écologie des poissons : vers une gestion des ressources .....	14
La place des outils d'identification dans la gestion des ressources .....	16
Etat des connaissances à Madagascar .....	18
Objectifs de la thèse.....	20
Plan de thèse .....	21
<b>Méthodes générales .....</b>	<b>24</b>
Sites d'étude .....	24
Plan d'échantillonnage .....	25
Processus d'identification des jeunes poissons .....	27
<b>Chapitre 1 . Amélioration des connaissances sur la biodiversité des poissons de Madagascar à l'aide du barcoding ADN .....</b>	<b>29</b>
1.1. Introduction .....	30
1.2. Matériels et méthodes .....	31
1.2.1. Analyses des données.....	31
1.3. Résultats.....	31
1.3.1. Composition et niveau d'identification des post-larves et poissons d'herbiers .	31
1.3.2. Ambiguïtés sur les noms d'espèces correspondant aux BINs.....	32
1.3.3. Effort en barcoding ADN pour Madagascar .....	48
1.3.4. Nouvelles espèces pour Madagascar.....	48
1.4. Discussion.....	54
1.5. Conclusion.....	57
<b>Chapitre 2. Influence des conditions environnementales sur la richesse et l'abondance des post-larves de poissons récifaux.....</b>	<b>58</b>
2.1. Introduction .....	59
2.2. Matériels et méthodes .....	61
2.2.1. Les variables expliquées.....	61
2.2.2. Les variables environnementales .....	61
2.2.3. Modélisations avec Random Forest .....	64
2.2.4. Structure des jeux de données utilisés pour la modélisation .....	66
2.3. Résultats.....	67
2.3.1. Richesse spécifique (S) et abondance (N) de post-larves de poisson récifaux ..	67
2.3.2. La capacité d'ajustement des modèles avec ou sans les variables locales .....	72
2.3.3. Performances des modèles RF pour prédire richesse spécifique et abondance .	73
2.3.4. Contributions relatives et seuils de valeurs des conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle .....	75
2.4. Discussion.....	76
2.4.1. Importance des variables locales pour expliquer les variations de l'abondance des post-larves.....	77
2.4.2. Importance de la combinaison des variables locales avec les conditions océaniques obtenues par télédétection .....	77
2.4.3. Seuils des paramètres importants pour prédire la richesse et l'abondance des post-larves	80
2.4.4. Éventuelles contributions d'autres facteurs.....	81

2.5. Conclusion.....	83
<b>Chapitre 3. Variabilité spatiale et interannuelle des assemblages de post-larves de poissons tropicaux expliquées par les conditions océaniques obtenues par télédétection</b>	<b>84</b>
3.1. Introduction .....	85
3.2. Matériels et Méthodes .....	86
3.2.1. Sites d'étude.....	86
3.2.2. Les variables explicatives .....	87
3.2.3. Analyses des données et Modélisations .....	89
3.3. Résultats.....	91
3.3.1. Variation spatio-temporelle des variables locales et des conditions océaniques obtenues par télédétection.....	91
3.3.2. Distribution spatiale des caractéristiques des substrats benthiques .....	94
3.3.3. Variabilité spatio-temporelle des assemblages des post-larves .....	94
3.3.4. Contribution relative des trois types des variables explicatives sur les assemblages des post-larves.....	96
3.3.5. Variation spatio-temporelle de la contribution des conditions océaniques obtenues par télédétection .....	97
3.3.6. Les seuils des conditions océaniques obtenues par télédétection pour les assemblages des post-larves.....	99
3.3.7. Seuils des conditions océaniques obtenues par télédétection pour les espèces .....	99
3.4. Discussion.....	100
3.4.1. Pertinence des conditions océaniques obtenues par télédétection pour expliquer les variations des assemblages des post-larves.....	101
3.4.2. Variabilité spatiale et interannuelle de la capacité d'ajustement des modèles Gradient Forest basés sur les conditions océaniques obtenues par télédétection .....	102
3.5. Conclusion.....	105
<b>Chapitre 4. Assemblages de juvéniles de poissons dans les herbiers du SO de Madagascar</b>	<b>106</b>
4.1. Introduction .....	107
4.2. Matériels et méthodes .....	108
4.2.1. Mensuration des captures.....	108
4.2.2. Caractérisation du fond benthique .....	108
4.2.3. Analyses de données .....	109
4.3. Résultats.....	110
4.3.1. Zones de pêche aux juvéniles et les variables explicatives.....	110
4.3.2. Variabilité interannuelle de la proportion de poissons juvéniles et adultes dans les sennes de fond.....	113
4.3.3. Distribution de la densité et de l'occurrence des espèces de juvéniles de poissons .....	115
4.3.4. Variabilité interannuelle et spatiale des assemblages des juvéniles de poissons..	117
4.3.5. Les assemblages des juvéniles de poissons vs les conditions environnementales et les caractéristiques du fond .....	118
4.4. Discussion.....	120
4.4.1. Richesse spécifique des poissons d'herbiers.....	120
4.4.2. La forte proportion en juvéniles de poissons dans la senne de fond.....	121
4.4.3. Importance des herbiers d'Ankilibe comme nurserie pour les poissons.....	121
4.4.4. Variabilité interannuelle des assemblages des juvéniles et de recrutement de poissons .....	123
4.4.5. Influence des caractéristiques du fond sur les assemblages des juvéniles.....	124
4.5. Conclusion.....	125



<b>Discussion générale et perspectives .....</b>	<b>126</b>
<b>Références .....</b>	<b>134</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>I</b>

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 0.1</b> : Evolution globale de la production de la pêche (en orange), de la population mondiale (en noir), et de la consommation en poissons (en rouge). Source : FAO (2018), modifiée.....	1
<b>Figure 0.2</b> : Proportion de récifs menacés par région basée sur 4 niveaux de menaces : faibles (bleu), moyennes (jaune), élevées (rouge), et très élevées (rouge foncé). D'après Burke et al. (2011), modifié .....	2
<b>Figure 0.3</b> : Cycle biologique des poissons fréquentant les habitats côtiers.....	4
<b>Figure 0.4</b> : Série de photos à différents stades de développement de <i>Chaetodon kleinii</i> . Crédit photographique : Frank Baensch.....	5
<b>Figure 0.5</b> : Principe du barcoding ADN.....	6
<b>Figure 0.6</b> : Petits pêcheurs pratiquant la pêche aux juvéniles de poissons dans les zones d'herbiers du sud-ouest de Madagascar en utilisant une senne de fond constituée de toile moustiquaire.....	8
<b>Figure 0.1</b> : Schéma conceptuel des analyses produites répondant aux questions abordées pour chaque chapitre.....	12
<b>Figure 0.8</b> : Sites d'échantillonnage dans les habitats récifaux pour les post-larves (cercles rouges) et dans les herbiers (cercle en pointillé). Avec ANA = récif d'Anakao, et GRT = Grand Récif de Toliara.....	14
<b>Figure 1.1</b> : Courbe d'accumulation des espèces (a) capturées au stade post-larve par les pièges lumineux et (b) obtenues à partir des captures des petits pêcheurs déployant la senne de fond dans les herbiers. Le nombre d'espèces est cumulé dans l'ordre des échantillons.....	21
<b>Figure 2.1</b> : Localisation des sites d'échantillonnage des post-larves (points rouges). Avec ANA = récif d'Anakao, et GRT = grand récif de Toliara. Les 3 zones d'extraction des données satellitaires sont indiquées.....	51
<b>Figure 2.2</b> : Représentation schématique du processus de modélisation présentant en (a) la structure des jeux de données et en (b) les étapes de processus de modélisation par Random Forest (en gras) ainsi que les résultats de chaque étape (en italiques). Avec Re : variables réponses ou expliquées, Pr : variables explicatives, JDD : jeu de données, rang : rang de chaque variable explicative basé sur leur score d'importance (Score) obtenue via la mesure d'importance par permutation (% IncMSE), Dir : direction du vent et du courant, Seuil : seuil obtenu à partir des graphes partiels pour chaque variable explicative, Effet : impact de chaque variable explicative sur les variations de N et de S. Voir le texte pour une description détaillée des étapes et de toutes les paramètres obtenus.....	54
<b>Figure 2.3</b> : Variations temporelles de l'abondance et de la richesse spécifique des post-larves de poissons capturées à l'aide de pièges lumineux au nord du Grand Récif de Toliara (GRT) et proche de l'île de Nosy Ve, en face d'Anakao (ANA). Chaque point noir correspond à un échantillon par station et par nuit. La courbe noire a été obtenue à l'aide de la méthode « loess » afin de visualiser les tendances, la couleur grise indique l'intervalle de confiance autour de chaque courbe de tendance. La localisation exacte des 2 sites est présentée dans la Figure 2.1.....	56

**Figure 2.4 :** Valeurs prédites par les modèles RF construits avec les jeux de données d'apprentissage (Train-JDD) pour la richesse (a) et les abondance (b) comparées aux valeurs observées à partir des jeux de données test (Test-JDD). Les droites en rouge correspondent à la ligne 1:1. Chaque point noir correspond à une observation du jeu de données Test-JDD.....63

**Figure 2.5 :** Importance et contribution partielle des paramètres significativement importants pour prédire l'abondance (N) et la richesse (S) des post-larves de poissons capturées à l'aide de pièges lumineux au nord du Grand Récif de Toliara (GRT) et proche de l'île de Nosy Ve, en face d'Anakao (ANA). Ces informations ont été synthétisées à partir des graphes partiels présentés dans l'Annexe 2.1. Avec COT-PE : paramètres les plus importants parmi les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle, SST température de l'eau de surface en °C, Chla concentration en chlorophylle a en  $\text{mg.m}^{-3}$ , vent et courant en  $\text{m.s}^{-1}$  pour la vitesse, la direction (Dir) étant indiquée par l'orientation des flèches, Rg : rang de chaque paramètre basé sur le score d'importance, le rang 1 correspondant au score le plus important pour la variable expliquée, Score : score obtenu à travers la mesure d'importance par permutation (% IncMSE), Seuil : le seuil obtenu à partir des graphes partiels, et Effet : impact de chaque paramètre sur les variations de l'abondance et de la richesse, +correspondant à un impact positif ou une augmentation de la variable expliquée.....64

**Figure 2.6 :** Variabilité temporelle des caractéristiques des masses d'eau au site GRT (Grand récif de Toliara) et ANA (Récif d'Anakao) de novembre (nov.) à avril (avr.). Avec SST : température de l'eau de surface en °C, Transp\_eau : transparence de l'eau en mètres, et salinité : salinité de l'eau de surface.....68

**Figure 2.7 :** Variations temporelles des valeurs moyennes de conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle de novembre (nov.) à décembre (déc.) sur une période de 8 jours avant chaque période d'échantillonnage et pour les 3 campagnes confondues. Avec Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle a (en  $\text{mg.m}^{-3}$ ), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en  $\text{m.s}^{-1}$ ), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en  $\text{m.s}^{-1}$ ), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en  $\text{m.s}^{-1}$ ) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en  $\text{m.s}^{-1}$ ). Les barres horizontales correspondent aux valeurs médianes, les extrémités inférieures et supérieures des boites respectivement au 1er et 3ème quartile, les barres verticales aux valeurs dans le 1.5 fois l'écart interquartile au dessous de 1er quartiles et au dessus de 3eme quartile, et les points individuels aux valeurs extrêmes.....69

**Figure 3.1 :** Sites d'échantillonnage des post-larves (points noirs) : avec GRT = Grand récif de Toliara et ANA: récif d'Anakao. Le rectangle en pointillé correspond à la zone d'extraction pour les conditions océaniques obtenues par télédétection.....76

**Figure 3.2 :** Ordination des variables locales par analyse en composantes principales. Avec a) pourcentage de variance pour chaque dimension, b) variables factorielles, c) plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude et jaune pour la seconde. Chaque point correspond à un enregistrement par site et par mois. Le point bleu correspond au barycentre des observations pour le site GRT, le point rose à celui pour celles du site ANA. Le nom des variables est présenté Tableau 3.1.....80

**Figure 3.3 :** Analyse en composantes Principales (ACP) des conditions océaniques obtenues par télédétection. Avec a) le pourcentage de variance expliquée pour chaque composante, b)

variables factorielles, c) le plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude et des points jaunes pour la seconde.....81

**Figure 3.4 :** Variabilité interannuelle des conditions océaniques obtenues par télédétection pour chaque mois d'échantillonnage. Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle a (en mg m<sup>-3</sup>), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en m s<sup>-1</sup>), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en m s<sup>-1</sup>), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en m s<sup>-1</sup>) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en m s<sup>-1</sup>). Les barres horizontales correspondent aux valeurs médianes, les extrémités inférieures et supérieures des boîtes respectivement au 1er et 3ème quartile, les barres verticales aux valeurs dans le 1.5 fois l'écart interquartile au dessous de 1er quartiles et au dessus de 3eme quartile, et les points individuels aux valeurs extrêmes.....82

**Figure 3.5 :** Caractéristiques du substrat benthique au site GRT (barres et points bleus) et au site ANA (barres et points roses), avec a) pourcentages de recouvrement de chaque caractéristique du substrat et b) ordination des caractéristiques de substrat benthique par « multidimensional scaling » (MDS).....83

**Figure 3.6 :** Occurrence des 20 espèces des post-larves de poissons les plus fréquentes observées au site GRT au cours de la première saison chaude (a) et de la seconde saison chaude (c), et au site ANA au cours de la première saison chaude (b) et de la seconde saison chaude (d).....84

**Figure 3.7 :** Abondance log-transformée des 20 espèces de post-larves de poissons les plus abondantes observées au site GRT au cours de la première saison chaude (a) et de la seconde saison chaude (c), et au site ANA au cours de la première saison chaude (b) et de la seconde saison chaude (d).....85

**Figure 3.8 :** Résultats des analyses « Gradient Forest » pour les sites GRT (a, b, e et f) et ANA (c, d, g et h) indiquant l'importance globale R<sup>2</sup> des variables explicatives (a et c pour la première saison chaude, e et g pour la seconde), et la capacité d'ajustement (R<sup>2</sup>) pour les assemblages des post-larves les mieux expliqués (b et d pour la première saison chaude, f et h pour la seconde). Seule les espèces avec R<sup>2</sup>>0 sont représentées.....87

**Figure 3.9 :** Variabilité spatiale et interannuelle de l'importance de la contribution (basée sur la valeur de R<sup>2</sup>) des variables explicatives les plus importantes (par ordre d'importance décroissante) pour chacune des principales espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite (en ordre décroissant) avec a et b pour les sites GRT et ANA pendant la première saison chaude et c et d pour ces mêmes sites pendant la seconde saison chaude. Les valeurs de seuil (Seuil) ont été obtenues à partir de l'Annexe 3.5 pour la première saison chaude et à partir de l'Annexe 3.6 pour la seconde saison chaude. Le tiret (-) indique l'absence de seuils et les flèches indiquent la direction des vents et des courants de l'eau de surface.....89

**Figure 4.1 :** Localisation des zones de pêches et distribution des caractéristiques du substrat benthique pour la première saison chaude (a) et seconde saison chaude (b).....99

**Figure 4.2 :** Analyse en composantes principales (ACP) des conditions environnementales et des caractéristiques des habitats benthiques. Avec a) pourcentage de variance pour chaque dimension, b) variables factorielles, c) le plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude (2016-2017) et des points jaunes pour la seconde (2017-2018).....100

<b>Figure 4.3 :</b> Variabilité temporelle des conditions environnementales et des caractéristiques du benthiques dans les zones fréquentées par les petits pêcheurs pour la première saison chaude (2016-2017) et la seconde (2017-2018).....	101
<b>Figure 4.4 :</b> Courbe d'accumulation des espèces de poissons obtenues à partir des captures des petits pêcheurs déployant la senne de fond dans les herbiers d'Ankilibe. Le nombre d'espèces est cumulé dans l'ordre des échantillons.....	102
<b>Figure 4.5 :</b> Variations temporelles et interannuelles du nombre d'individus (a1: saison chaude 2016-2017, a2: saison chaude 2017-2018) et de la richesse en espèces (b1: saison chaude 2016-2017, b2: saison chaude 2017-2018) de juvéniles et adultes de poissons dans les herbiers. Chaque point noir correspond à un échantillon, les lignes bleues indiquent la tendance, tandis que les zones grises correspondent à l'intervalle de confiance autour de la tendance.....	103
<b>Figure 4.6 :</b> Nombre moyen d'individus par ha (a1 : 2016-2017 et a2 : 2017-2018) et occurrence (b1 : 2016-2017 et b2 : 2017-2018) pour les 20 espèces les plus abondantes et les plus fréquentes observées au stade juvénile dans les herbiers d'Ankilibe .....	105
<b>Figure 4.7 :</b> Variation temporelle de l'abondance des 3 espèces les plus dominantes durant les 2 saisons chaudes.....	105
<b>Figure 4.8 :</b> Variations de la taille de <i>Siganus sutor</i> de novembre (Nov.) à avril (Avr.) durant la saison chaude 2016-2017 et saison chaude 2017-2018.....	106
<b>Figure 4.9 :</b> Ordination par « Multidimensionnal scaling » de la variabilité interannuelle (a) et spatiale (b) des assemblages des juvéniles de poissons capturés dans les herbiers. Avec S1 : saison chaude 2016-2017, et S2 : saison chaude 2017-2018. La variabilité des assemblages des juvéniles de poissons le long de chaque axe est présentée par les boîtes à moustaches en dessus et à droite de la figure. Les classes de phanérogames ont été définis en se basant sur l'annexe 4.1.....	107
<b>Figure 4.10 :</b> Ordination des assemblages de juvéniles en fonction des variables explicatives pour la première saison chaude (a) et seconde saison chaude (b) en utilisant l'analyse de redondance (RDA).....	108
<b>Figure 4.11 :</b> Distribution spatiale de la taille et de l'abondance des juvéniles de <i>Siganidae</i> dans les herbiers d'Ankilibe pour la première (a, et b) et seconde saison chaude (c et d).....	111
<b>Figure 4.12 :</b> Nombre de post-larves et juvéniles de <i>Siganidae</i> par mois (de novembre et avril) pour la première (Saison chaude#1) et seconde saison chaude (Saison chaude#2).....	113

## LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1.1 :** Liste des espèces capturées par les pièges lumineux durant 3 saisons chaudes et par les sennes de fond durant 2 saisons chaudes, organisées selon Nelson (2006) et barcoding Index Number (BIN) correspondant. L'abondance totale par engin ainsi que le nombre de spécimens barcodés avec succès sont indiqués. Avec \* : nouveaux BIN pour BOLD et \*\* : nouveau BIN pour Madagascar.....23
- Tableau 1.2 :** Espèces dont les différents BINs associés proviennent d'individus capturés dans différentes zones géographiques.....38
- Tableau 1.3 :** Espèces dont les différents BINs associés proviennent d'individus capturés dans des zones géographiques qui ne diffèrent pas clairement.....41
- Tableau 2.1 :** Description des variables réponses et explicatives utilisées pour les modèles de forêt aléatoire (Random Forest). Avec LO : variables locales, COT-PE, COT-ME, COT-GE : conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours de 8, 16, et 24 jours avant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et grande échelle.....52
- Tableau 2.2 :** Résolution spatiale et temporelle des conditions océaniques obtenues par télédétection et nombres de pixels correspondant à chaque échelle. COT-PE, COT-ME, et COT-GE correspondent aux données extraites respectivement au cours des 8, 16, et 24 jours précédant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et large échelle. Le nom complet de chaque variable est détaillé dans le Tableau 2.1 .....53
- Tableau 2.3 :** Liste des espèces capturées par les pièges lumineux durant 3 saisons chaudes. L'abondance totale est rapportée pour chaque site avec ANA= récif d'Anakao et GRT= Grand Récif de Toliara (voir Figure 2.1 pour la position exacte de chaque site).....57
- Tableau 2.4 :** Pourcentages de déviance expliquée par les modèles RF ajustés indépendamment avec les variables locales et les conditions océaniques obtenues par télédétection à différentes échelles, ou en combinant les variables locales avec chaque échelle de conditions océaniques pour expliquer les variations de la richesse (S) et abondance (N). Les colonnes « Sans Variables locales » correspondent aux valeurs obtenues pour les modèles exécutés sans les variables locales. Les colonnes « Avec Variables locales » correspondent aux valeurs obtenues pour les modèles exécutés avec les variables locales sélectionnées. COT-PE, COT-ME, COT-GE désignent les conditions océaniques obtenues par télédétection au cours des 8, 16, et 24 jours précédant le jour l'échantillonnage respectivement à petite, moyenne et grande échelle spatiale. Voir la Figure 2.2 pour la description du processus de la modélisation et la Figure 2.1 pour les 3 zones d'extraction des données satellitaires.....62
- Tableau 2.5 :** Performances des modèles RF basés sur la combinaison des variables locales et des conditions océaniques obtenues par télédétection à chacune des 3 échelles pour prédire les variations de la richesse (S) et de l'abondance (N) des post-larves. La performance est mesurée par le coefficient de détermination (R<sup>2</sup>-Test) et l'erreur quadratique moyenne (RMSE-Test) basée sur le jeu de données Test-JDD des 2 sites GRT et ANA. LO+COT-PE, LO+COT-ME, et LO+COT-GE désignent la combinaison des variables locales (LO) avec les conditions océaniques obtenues par télédétection (COT) à petite, moyenne et grande échelles spatiales extraites respectivement au cours des 8, 16, 24 jours précédant le jour d'échantillonnage. Voir la Figure 2.2 pour la description du processus de la modélisation et la Figure 2.1 pour les 3 zones d'extraction des données satellitaires.....63

**Tableau 3.1 :** Description des variables explicatives utilisées pour les modèles « Gradient Forest ».....77

**Tableau 3.2 :** Capacités d'ajustement des modèles obtenus par analyses « Gradient Forest » pour expliquer les assemblages de post-larves de poissons capturées aux sites GRT et ANA avec 4 différents jeu de variables explicatives : CSB pour les caractéristiques du substrat benthique, LO pour les variables locales, COT pour les conditions océaniques obtenues par télédétection, et CSB + LO + COT pour la combinaison des trois.  $R^2_{max}$ . désigne la valeur maximale du coefficient de détermination  $R^2$  correspondant à l'espèce la mieux expliquée et  $R^2_{moy}$ . correspond à la moyenne des coefficients de détermination pour les assemblages de post-larves.....85

**Tableau 3.3 :** Capacité d'ajustement des modèles obtenus par analyses « Gradient Forest » pour les assemblages de post-larves de poissons capturés aux sites GRT et ANA. Ces modèles ont été construits séparément pour chaque saison chaude avec les conditions océaniques obtenues par télédétection (COT).  $R^2_{max}$ . désigne la valeur maximale du coefficient de détermination  $R^2$  correspondant à l'espèce la mieux expliquée et  $R^2_{moy}$ . correspond à la moyenne des coefficients de détermination pour les assemblages de post-larves.....86

**Tableau 4.1 :** Valeurs minimales (Min.), moyennes (Moy.) et maximales (Max.) du nombre d'individus par hectare et richesse de juvéniles et adultes de poissons par hectare observées durant chaque saison chaude.....103

**Tableau 4.2 :** Espèces contribuant aux différences dans les assemblages des juvéniles entre la première saison chaude et la seconde détectées par analyse SIMPER. Av.saison#1 et Av.saison#2 correspondent respectivement aux moyennes du nombre d'individus par ha observées durant la première et la seconde saison chaude.....107

**Tableau 4.3 :** Procédure de sélection de la meilleure combinaison de variables expliquant la variation des assemblages des juvéniles de poissons pour chaque saison chaude. Le meilleur modèle correspond à la plus petite valeur AIC (Akaike information criterion) et la proportion de la variabilité expliquée par les meilleurs modèles est révélée par la valeur de  $R^2$  ajustée correspondante ( $R^2_{adj}$ ).....108

## LISTE DES ANNEXES

**Annexe 1.1 :** Liste des spécimens barcodés avec succès dans le cadre du présent travail. Les informations concernant tous ces individus seront prochainement libres d'accès dans le groupe de données [DS-PhDJao] sous BOLD (<http://v4.boldsystems.org>). Le projet COLOR correspond aux post-larves capturées à l'aide de pièges lumineux durant la saison chaude 2014-2015, le projet RFSIO celles capturées durant les saisons chaudes 2016-2017 et 2017-2018, le projet IFBIO aux individus capturés à l'aide de sennes de fond durant ces mêmes saisons. Avec BIN : barcoding number, Long. Sep : longueur de la séquence CO1 obtenue (en nombre de paires de bases), le chiffre entre crochet indique le nombre de bases non identifiées dans la séquence.....I

**Annexe 2.1 :** Graphes partiels des conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours des 8 jours précédant l'échantillonnage sur une zone de 50 x 120 km et qui sont les plus importantes pour expliquer la richesse et l'abondance des post-larves de poissons observées aux sites du grand récif de Toliara (GRT) et Anakao (ANA). Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle a (en mg.m<sup>-3</sup>), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>).....XXVI

**Annexe 2.2 :** Graphes partiels des variables locales les plus importantes pour expliquer l'abondance des post-larves de poissons observée aux sites GRT et ANA. Avec Dif\_pose : la différence entre moment de la pose et moment du coucher du soleil (en minutes), et Transp\_eau : la transparence de l'eau (en m).....XXVII

**Annexe 2.3 :** Importance des variables explicatives obtenue par permutation (%IncMSE) et rang (Rg) des variables expliquant les variations de la richesse (S) et de l'abondance (N) des post-larves capturées au site GRT (Grand récif de Toliara) et ANA (Récif d'Anakao). Les variables locales (LO) ont été combinées à chacune des 3 échelles des conditions océaniques obtenues par télédétection avant d'ajuster le modèle. Avec COT-PE, COT-ME, COT-GE : conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours de 8, 16, et 24 jours avant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et grande échelle. Voir le Tableau 2.1 pour les noms complets des variables.....XXX

**Annexe 2.4 :** Nombre d'espèces communes (diversité zêta, points reliés par la ligne noire) à tous les échantillons d'une période d'échantillonnage donnée pour la saison chaude 2014-2015 (avec a1 pour GRT, a2 pour ANA), la saison chaude 2016-2017 (avec b1 pour GRT, b2 pour ANA) et pour la saison chaude 2017-2018 (avec c1 pour GRT, c2 pour ANA). L'ordre zêta correspond au mois d'échantillonnage avec un total de 5 (année1) à 6 (années 2 et 3) mois par site. Les lignes en pointillées indiquent le nombre minimal d'espèces communes minimum (ligne inférieure) et maximum (ligne supérieure) entre les échantillons.....XXIX

**Annexe 3.1 :** Contribution de chaque caractéristique du substrat benthique basée sur le test SIMPER, avec Av. contrib : contribution moyenne sur chaque site (GRT et ANA)..... XXX

**Annexe 3.2 :** Ordination par « multidimensionnal scaling » de la variabilité spatiale des assemblages des post-larves de poissons, a) pour les 2 saisons chaudes combinées, b) pour la première saison chaude, et c) pour la seconde saison chaude. Les points bleus correspondent au site GRT et les points roses au site ANA. La variabilité des assemblages des post-larves de



poissons le long de chaque axe est affichée par les boîtes à moustaches au dessus et à droite de la figure..... XXXI

**Annexe 3.3 :** Ordination par « multidimensionnal scaling » de la variabilité interannuelle des assemblages des post-larves de poissons : a) pour GRT, et b) pour ANA avec des points marrons pour la première saison chaude et des points noirs pour la seconde saison chaude. La variabilité des assemblages des post-larves de poissons le long de chaque axe est affichée par les boîtes à moustaches en dessus et à droite de la figure..... XXXII

**Annexe 3.4 :** Seuils (flèches rouges) pour les variables expliquant le mieux les assemblages de post-larves de poissons. Ces seuils correspondent à la valeur de la variable lorsque le ratio de densités (trait plein bleu) devient supérieur à 1 (trait horizontal pointillé bleu). Les traits pleins noir et rose correspondent respectivement à la densité des nœuds et la densité des données. L'axe des Y correspond à ces valeurs de densités.....XXXIII

**Annexe 3.5 :** Courbes d'importance cumulée ( $R^2$ ) des conditions océaniques obtenues par télédétection dans les 2 sites pour la première saison chaude montrant la réponse de chaque espèce le long du gradient de valeurs de chaque variable explicative. Les valeurs les plus élevées, à droite de chaque courbe, correspondent à la contribution à  $R^2$  de chaque variable explicative, comme indiqué dans la Figure 3.9.....XXXIV

**Annexe 3.6 :** Courbes d'importance cumulée ( $R^2$ ) des conditions océaniques obtenues par télédétection dans les 2 sites pour la seconde saison chaude montrant la réponse de chaque espèce le long du gradient de valeurs de chaque variable explicative. Les valeurs les plus élevées, à droite de chaque courbe, correspondent à la contribution à  $R^2$  de chaque variable explicative, comme indiqué dans la Figure 3.9.....XXXV

**Annexe 4.1 :** Caractéristiques du fond dans les zones de pêches pour chaque saison chaude, et définition des classes de phanérogames, de sable et de coraux. Les lignes verte, jaune, et rose correspondent respectivement aux taux de recouvrement élevée, moyen, et faible pour chaque caractéristique.....XXXVI

**Annexe 4.2 :** Taxons contribuant à la différence des assemblages de juvéniles en fonction des différentes classes de recouvrement par les phanérogames détectées par des analyses SIMPER. Av.Elevée, Av.Moy et Av.Faible correspondent respectivement aux moyennes en termes de nombre d'individus par ha observées dans les zones de pêches fortement, moyennement et faiblement couvertes par des phanérogames.....XXXVII

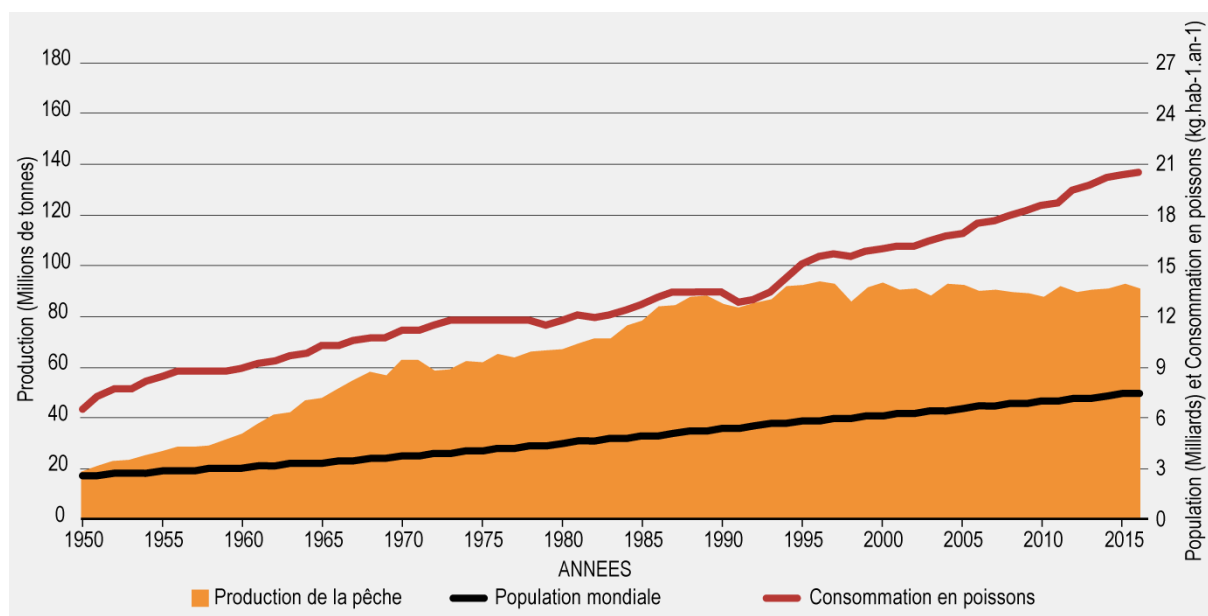
**Article 1 :** Predicting species richness and abundance of tropical post-larval fish using machine learning .....XXXVIII

**Article 2 :** Spatial and Interannual Variability of Presettlement Tropical Fish Assemblages Explained by Remote Sensing Oceanic Conditions .....LXVIII

## Introduction générale

### Etats des ressources exploitées

La production de la pêche et de l'aquaculture occupe une place importante pour la sécurité alimentaire et le développement économique des pays aussi bien développés que moins avancés (FAO, 1995). En 2016, ce secteur faisait travailler 59,6 millions de personnes pour une production mondiale autour de 171 millions de tonnes, dont 53% provenant de la pêche, correspondant à une valeur estimée à 362 milliards de dollars (FAO, 2018). Il peut être constaté que la production de la pêche atteint un plateau entre 2011 et 2015 avec une production de 92,2 millions de tonnes en 2011 et 92,7 millions de tonnes en 2015. Cette production commence à chuter à partir de 2016 avec une production de 90,9 millions de tonnes (FAO, 2018). Ce déclin intervient alors que la population mondiale, qui ne cesse de s'accroître, a tendance à faire augmenter l'exploitation des ressources marines. La consommation moyenne en poissons est ainsi passée de 6,5 kg par personne et par an en 1950 à 20,2 kg en 2015 (**Figure 0.1**). D'après FAO (2016), 58% des ressources globales en poissons atteignent leur rendement maximal durable (dont 33% dans l'ouest de l'océan Indien) et 31% sont surexploitées.

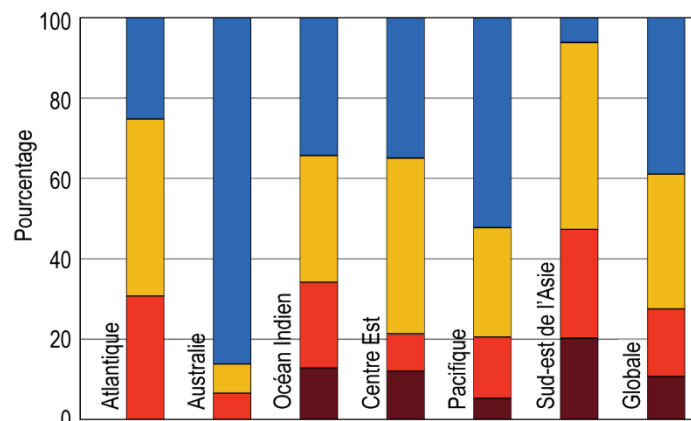


**Figure 0.1 :** Evolution globale de la production de la pêche (en orange), de la population mondiale (en noir), et de la consommation en poissons (en rouge). Source : FAO (2018), modifiée.

### Etats des habitats côtiers exploités

L'augmentation de l'effort en termes d'exploitation liée à l'accroissement global de la population rend vulnérables les écosystèmes marins (Trivedi *et al.*, 2016). Jusqu'à 60% des écosystèmes marins, constitués par les marais et zones intertidales (y compris les herbiers), les estuaires et lagons, les mangroves et récifs coralliens, ainsi que les zones profondes (Kaiser and

Roumasset, 2002), ont été dégradés ou utilisés de façon irrationnelle (UNEP, 2011). Les habitats côtiers comme les mangroves, les herbiers, et les récifs coralliens sont les plus touchés, avec une perte globale depuis 1980 estimée à 20% de leur surface pour les mangroves et 19% pour les récifs coralliens (UNDP, 2012). Quant aux herbiers, les pertes globales par rapport à la surface totale n'ont pas été jusqu'à présent évaluées malgré le développement de la télédétection utilisant les imageries satellitaires (Knudby et Nordlund, 2011). Cette absence d'information est due à la large distribution des herbiers et au manque de ressources scientifiques focalisées sur ces habitats (Unsworth *et al.*, 2019). Elle est aussi due à l'inaccessibilité de certaines zones profondes, notamment dans l'océan Indien (Esteban *et al.*, 2018). Pourtant, une perte d'environ 110 km<sup>2</sup> d'herbier par an a été rapportée entre 1980 et 2006 (Waycott *et al.*, 2009), 65% de ces pertes étant observées près de la côte (Lotze, 2006). Suite à ces pertes, il est estimé que 15% des espèces d'herbiers sont en voie d'extinction (Short *et al.*, 2011). En fait, ces écosystèmes côtiers sont parmi les plus menacés par la surexploitation et l'utilisation d'engins destructifs (Burke *et al.*, 2011 ; Grech *et al.*, 2012) qui sont utilisés dans les zones peu profondes tout près de la côte (Unsworth *et al.*, 2019). Par exemple, jusqu'à 60% de la surface totale des récifs coralliens au niveau mondial sont menacés par la surexploitation et l'utilisation d'engins destructifs (Burke *et al.*, 2011). Cette proportion augmente jusqu'à 65% dans l'océan Indien, 35% étant considérés comme fortement menacés dans cette région (**Figure 0.2**). De même, de nombreuses études ont mis en évidence les fortes menaces pesant sur les herbiers dans le monde entier (Waycott *et al.*, 2009 ; Unsworth *et al.*, 2018). Dans la région tropicale de l'indopacifique, la dégradation des herbiers est principalement causée par les activités de pêche utilisant les filets (Grech *et al.*, 2012).



**Figure 0.2 :** Proportions de récifs menacés par région basées sur quatre niveaux de menaces : faibles (bleu), moyens (jaune), élevés (rouge), et très élevés (rouge foncé). D'après Burke et al. (2011), modifié.

### **Importances des habitats côtiers pour la production de la pêche et le maintien de la biodiversité**

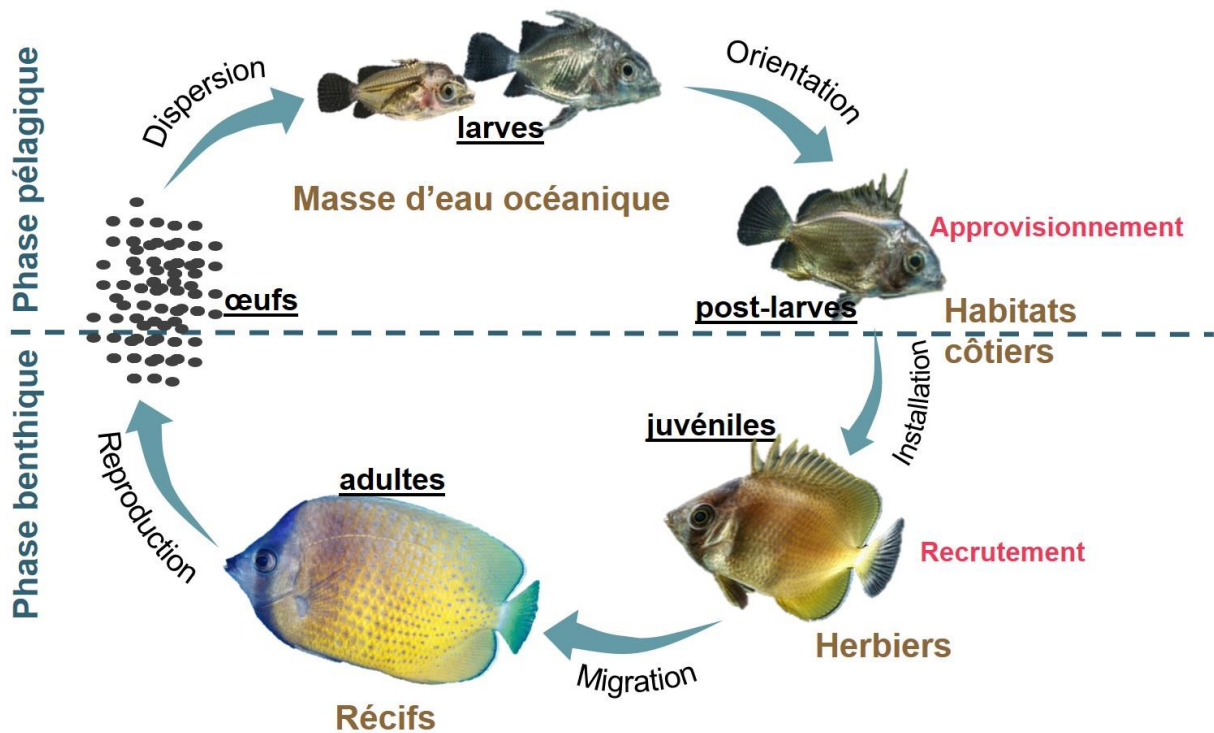
Les habitats côtiers, notamment les herbiers et les mangroves, constituent des habitats très importants où les post-larves de poissons, y compris les espèces communes dans les habitats récifaux, s'installent pour se développer durant leur phase juvénile (Parrish, 1989). Ces habitats jouent donc un rôle écologique important pour les jeunes poissons (Beck *et al.*, 2001 ; Jones, 2014 ; Jackson *et al.*, 2015). De ce fait, toute dégradation de ces habitats a des impacts négatifs sur la production de la pêche puisqu'ils soutiennent jusqu'à 20% de la production globale de la pêche (Unsworth *et al.*, 2019), et jusqu'à 30 à 40% de celle de certaines régions comme la Méditerranée (Jackson *et al.*, 2015). Il est ainsi estimé que la subsistance de 275 millions de personnes dans le monde, dont environ 65,2 millions dans l'océan Indien, dépend directement des ressources associées aux habitats côtiers (Burke *et al.*, 2011). Cette dépendance aux ressources marines est d'autant plus forte dans les pays les moins avancés (Burke *et al.*, 2011) où domine la petite pêche (GIZ, 2019) et où jusqu'à 50% de la production en poissons est exportée (FAO, 2016).

La dégradation de ces habitats, ainsi que la surexploitation des ressources, ont également des répercussions sur le nombre d'espèces marines (OECD, 2017) qui a diminué de 39% entre 1970 et 2010. Des stratégies de gestion des ressources ont été développées à travers la mise en place d'aires marines protégées (AMP) qui couvrent 4,1% de la surface totale des écosystèmes marins, soit 14,9 millions km<sup>2</sup>. Seuls 10,1% des eaux côtières ont été jusqu'à présent protégées (OECD, 2017), avec seulement 2,4% des eaux sous juridiction nationale en Afrique (Deguignet *et al.*, 2014). L'établissement et l'expansion de zones protégées nécessitent en effet la connaissance des habitats clés utilisés par les espèces marines pour que la conception et la création de ces AMP reposent sur des fondements scientifiques. Les mesures de protection ne devraient pas être entreprises sans clairement savoir les espèces qui sont les plus affectées par la pêche et sans connaître leur écologie.

### **Connaissance de la bio-écologie des poissons : vers une gestion des ressources**

Les poissons fréquentant les habitats côtiers doivent passer par une phase pélagique (parfois pour les œufs, presque toujours pour les larves) et une benthique (pour les juvéniles et adultes) (**Figure 0.3**). C'est durant la phase pélagique que les œufs, et surtout les larves, sont potentiellement dispersés en suivant la dynamique des masses d'eau (Mora et Sale, 2002). La dispersion des larves est fortement dépendante des conditions hydrodynamiques telles que les courants et les vents de surface, mais aussi du comportement des larves dès qu'elles sont capables de nager (Leis, 2006). Le succès de cette dispersion est aussi fonction de la

température de l'eau (Stoll et Beeck, 2012), de la disponibilité en nourriture (Hsieh *et al.*, 2010) liée à la concentration en chlorophylle *a* et à la température de l'eau de surface (Chen *et al.*, 2018). Ce succès dépend aussi de la survie des larves (Pineda *et al.*, 2007) qui est à son tour favorisée par la production primaire (Andrade *et al.*, 2015). Une mortalité des larves pouvant atteindre plus de 99%, liée principalement à la prédation (Doherty *et al.*, 2004), a été observée durant la phase pélagique qui peut durer de 10 à 100 jours suivant les espèces et les conditions rencontrées durant la dispersion (Leis, 1991). Ainsi, moins de 1% de larves atteignent un stade permettant leur installation, c'est-à-dire la phase de transition entre le stade larvaire pélagique et celui de juvénile benthique (Andrews et Anderson, 2004). Ce n'est que durant cette phase de transition que le terme « post-larves » s'utilise.



**Figure 0.3** : Cycle biologique de poissons fréquentant les habitats côtiers.

Ainsi, la composition des assemblages de post-larves qui vont s'installer dans les habitats benthiques dépend du succès de l'approvisionnement en larves comme indiqué par Hamer et Jenkins (1997) ainsi que Jenkins et King (2006). Au moment de l'installation, jusqu'à 60% des post-larves disparaissent (Doherty *et al.*, 2004). Parmi les différents habitats côtiers, les post-larves de certaines espèces de poissons s'installent dans les zones d'herbiers (Unsworth *et al.*, 2008). Ainsi, une forte proportion des espèces de poissons provenant des habitats adjacents, y compris les récifs coralliens, passent leurs stades juvéniles dans les zones d'herbiers (Honda *et al.*, 2013). De ce fait, l'identification de nurserie de juvéniles dans les herbiers constitue un

élément clé dans la gestion des ressources marines pour réduire les impacts des activités de pêche sur les jeunes poissons durant cette phase critique de leur cycle de vie (Criscoli *et al.*, 2017). La protection de ces zones devrait assurer une meilleure survie de ces jeunes poissons dont la composition et l'abondance constituent des indicateurs sensibles pour la prédiction des captures de la pêche (Stephens *et al.*, 1988). Cette meilleure survie pourrait significativement améliorer le succès du recrutement dans les populations adultes (Gilliers *et al.*, 2006 ; Scharf *et al.*, 2006 ; Mellin, 2007).

#### **La place des outils d'identification dans la gestion des ressources**

L'identification des poissons tient aussi une place importante pour l'amélioration de la connaissance sur la biodiversité qui est devenue urgente face aux pertes causées par les activités anthropiques susmentionnées. La qualité des outils d'identification est également importante pour aboutir à une meilleure gestion des espèces ciblées par la pêche. Les outils d'identification traditionnels basés sur des caractères morphologiques et méristiques ne permettent pas d'identifier les premiers stades de développement des poissons puisque certains caractères des adultes sont absents chez les jeunes (**Figure 0.4**).

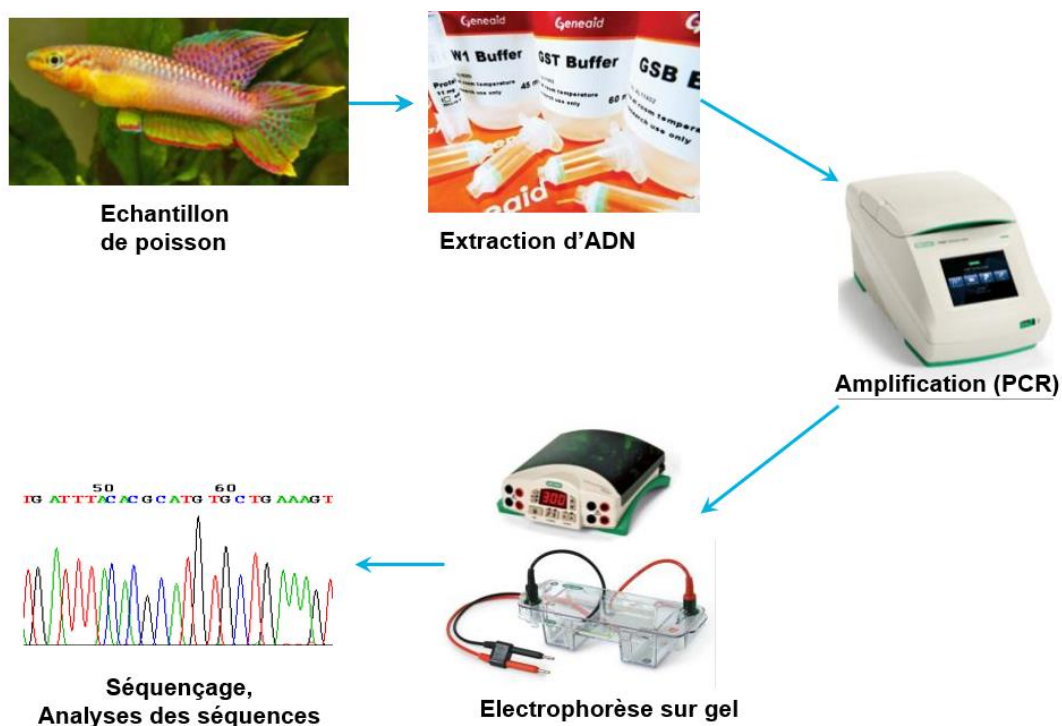


**Figure 0.4 :** Série de photos à différents stades de développement de *Chaetodon kleinii*. Crédit photographique : Frank Baensch.

Pourtant, le suivi du recrutement d'une espèce pour la localisation de sa zone de nurserie, comme dans le cadre des travaux effectués en Indonésie (Syukur *et al.*, 2016), nécessite l'identification précise de l'espèce au stade jeune. De plus, le suivi des jeunes poissons utilisant des outils moléculaires pour les identifier à l'espèce permet d'améliorer la connaissance sur la

biodiversité comme démontré dans la zone ouest de l’océan Indien (Steinke *et al.*, 2016 ; Collet *et al.*, 2018).

Les limites de l’identification basée sur la morphologie et les caractères méristiques obligent à recourir à l’outil moléculaire qui est capable d’identifier les espèces de poissons (Zhang et Hanner, 2011). Cette approche moléculaire connue sous le terme de « barcoding ADN » est capable d’identifier les espèces à différents stades de développement, mais aussi de distinguer des espèces qui sont similaires morphologiquement ou espèces cryptiques (Bingpeng *et al.*, 2018). Il s’agit donc d’un puissant outil d’évaluation de la biodiversité en poissons et de gestion des pêcheries comme déjà indiqué par Weigt *et al.* (2012). Le principe du barcoding ADN est, dans un premier temps, d’extraire l’ADN à partir d’un tissu du poisson, d’amplifier le gène de la cytochrome-oxydase 1 (CO1) en utilisant des amorces développées par Ward *et al.* (2005), puis de séquencer ce gène (**Figure 0.5**). L’identification se fait alors en comparant la séquence obtenue à celles présentes dans une bibliothèque de séquences en ligne comme « BOLD » ou « Barcode of Life Datasystems ».



**Figure 0.5** : Principe du barcoding ADN

### **Etat des connaissances à Madagascar**

À Madagascar, un peu plus de deux millions d'habitants vivaient à une distance de 10 à 30km des récifs coralliens en 2007 d'après Burke *et al.* (2011). Ces habitants sont donc fortement dépendants des ressources marines pour leur subsistance et comme source de revenus (Le Manach *et al.*, 2012). Cette forte dépendance vis-à-vis des ressources marines est due à la mauvaise production agricole à l'intérieur des terres (Cooke *et al.*, 2000). De ce fait, les ressources marines sont de plus en plus exploitées et un déclin pourrait constituer un problème majeur pour le développement des communautés riveraines. Comme dans tous les pays les moins avancés, la petite pêche tient une place importante à Madagascar et l'augmentation de la pression de cette activité de pêche liée au changement climatique et à l'accroissement de la population conduit à la surexploitation des ressources marines (Harris, 2011 ; Harris *et al.*, 2012). En conséquence, Madagascar qui présente 2 % de la surface mondiale des récifs coralliens (soit 3 934 km<sup>2</sup> sur 249 713 km<sup>2</sup>) et 12,5% de leur surface totale dans l'océan Indien (3 934 sur 31 543km<sup>2</sup>) fait partie des cinq pays de la zone ouest de l'océan Indien, et des 27 pays au monde, qui ont été identifiés comme fortement vulnérables aux pertes de récifs coralliens (Burke *et al.*, 2011). Selon ces auteurs, seulement 2% de la surface totale des récifs coralliens à Madagascar (2% des 3 934 km<sup>2</sup>) se trouvent dans les aires marines protégées contre 75% en Australie et 85% à Hawaii. Madagascar se retrouve ainsi être le quatrième pays où les récifs coralliens sont les plus menacés après les Philippines, Cuba, et l'Indonésie avec jusqu'à 87% des récifs menacés par la surexploitation et l'utilisation des engins destructifs, valeur qui peut monter jusqu'à 94% en considérant le stress thermique. Les pressions sur les habitats côtiers et les ressources associées sont plus importantes dans l'ouest du pays. Dans cette zone, le nombre de petits pêcheurs est très important (Laroche *et al.*, 1997) du fait de la présence d'un large plateau continental, de celle de 98% des mangroves du pays (Giri et Muhlhausen, 2008) ainsi que de récifs coralliens (Cooke *et al.*, 2003) qui sont facilement accessibles par les petits pêcheurs.

Madagascar est connu pour sa forte richesse en diversité poisson marin. Une publication récente basée sur 780 études taxonomiques et des collections de poissons provenant de 27 muséums mentionne que Madagascar compte 1 689 espèces marines (y compris les espèces anadromes et catadromes), avec 43 espèces endémiques (Fricke *et al.*, 2018). Une comparaison de la richesse spécifique en poissons dans le sud-ouest de Madagascar avec celles de Moorea en Polynésie a été réalisée il y a 30 ans par Harmelin-Vivien (1989). Cette auteure a trouvé que cette richesse spécifique en poissons est plus importante à Madagascar qu'en Polynésie. D'après elle, cette forte richesse serait associée aux effets des vents et des courants sur la



dispersion des larves de poissons et aussi aux apports élevés en nutriments dans les eaux côtières à travers les apports terrigènes (Sournia, 1972). Mais aucune étude n'a jamais étudié si ces facteurs, en particulier la dispersion larvaire, ont également des effets sur les poissons aux alentours de Toliara. D'ailleurs, toutes les études sur lesquelles se base le travail de Fricke *et al.* (2018) ont été focalisées presque uniquement sur des poissons au stade adulte du fait qu'ils constituent la cible privilégiée des pêcheries. Les jeunes poissons ont été sous-étudiés à Madagascar aussi bien en ce qui concerne les études de biodiversité que celles en écologie. Pourtant la présence de jeunes poissons dans les captures des pêcheurs traditionnels a été constatée depuis les années 80 (Laroche et Ramanarivo, 1995), notamment dans le sud-ouest de Madagascar (Ranaivomanana, 2006) où les petits pêcheurs les capturent de manière intensive (Ramahatratra, 2014). Le manque de connaissances sur les juvéniles de poissons est préjudiciable dans la mesure ils sont fortement exploités par la petite pêche. De plus, la petite pêche est souvent pratiquée dans les herbiers et les habitats adjacents (**Figure 0.6**) qui jouent un rôle de nurseries pour des jeunes poissons dans tous les systèmes récifo-lagonaires et donc probablement dans la baie de Toliara. Comme mentionné plus haut, un très faible taux de survie des jeunes poissons lié aux activités de la petite pêche pourra d'une part perturber la dynamique des populations par le manque de renouvellement en adultes et d'autre part renforcer les menaces pesant sur la biodiversité en poissons.



**Figure 0.6 :** Petits pêcheurs pratiquant la pêche aux juvéniles de poissons dans les zones d'herbiers du sud-ouest de Madagascar en utilisant une senne de fond constituée de toile moustiquaire.

Conscient des menaces qui pèsent sur la biodiversité et les ressources en poissons, Mahafina (2011) a effectué la première étude sur les premiers stades de vie de poissons. L'optique de ce travail était de décrire la diversité en post-larves de poissons capturées par des pièges lumineux

et d'étudier la possibilité de les valoriser à des fins aquacoles et pour l'aquariophilie. Un projet de recherche basée sur l'approche PCC (Post-larvae Capture and Culture) a été mené durant trois années successives à partir de 2010 pour étudier la possibilité de valoriser les post-larves comme activité alternative à la pêche. Cette méthode PCC préconise de collecter une infime partie des post-larves, avant qu'elles ne disparaissent au moment de leur installation et une fois installées, afin d'améliorer leur survie durant l'élevage (Bell *et al.*, 2009). Cette approche semble présenter peu d'impact sur la dynamique des populations de poissons adultes (Bell *et al.*, 1999). Ce principe pourrait constituer la base de diverses activités économiques, via le marché de poissons ornementaux ou l'élevage en mer de poissons de bouche (Hughes *et al.*, 2003). Toutefois, cette activité prometteuse a été jusqu'à présent un échec pour Madagascar. Ceci est peut-être dû au manque d'approvisionnement en post-larves capturées par les pièges lumineux qui ont été posés au hasard sans tenir en compte l'effet de l'environnement. Jaonalison *et al.* (2016) ont tenté de mettre en évidence la relation entre la structure des assemblages des post-larves de poissons récifaux et certaines variables environnementales locales comme la température de l'eau de surface et la turbidité. Étant donné que les poissons récifaux ont un cycle de vie complexe et que la majorité des larves proviennent à priori du large, les variables environnementales locales ne peuvent être suffisantes pour prédire l'arrivée des post-larves au niveau des récifs ou pour définir à l'avance la période favorable à leurs captures. Les effets des conditions océaniques à plus large échelle, qui pourraient conditionner l'arrivée des larves au niveau des habitats côtiers, n'ont pas été étudiés ni à Madagascar ni ailleurs.

Étant donné l'importance de l'outil moléculaire sur l'identification des jeunes poissons, le volet 2 du programme FED-FEDER (Fonds Européen de Développement Régional) « Biodiversité » porté par l'université de La Réunion en 2014-15 a permis de débiter des travaux d'identification à l'espèce des post-larves capturées dans la région de Toliara et à La Réunion via les images à haute résolution et le barcoding ADN. Les résultats préliminaires de ce projet conjoint entre IH.SM, IRD et OCEA Consult' ont été présentés lors du 9<sup>ème</sup> Congrès du WIOMSA à Durban (Collet *et al.*, 2015 ; Jaonalison *et al.*, 2015). Cette approche d'identification développée dans le cadre du programme FED-FEDER « Biodiversité » a été adoptée pour cette thèse.

### **Objectifs de la thèse**

Dans ce contexte, les objectifs spécifiques de ce travail de thèse ont été organisés ainsi :

- a. Décrire la diversité des assemblages des post-larves de poissons d'une part, et des juvéniles dans les herbiers capturés par les petits pêcheurs d'autre part, afin d'améliorer les connaissances sur les espèces de poissons présentes à Madagascar ;

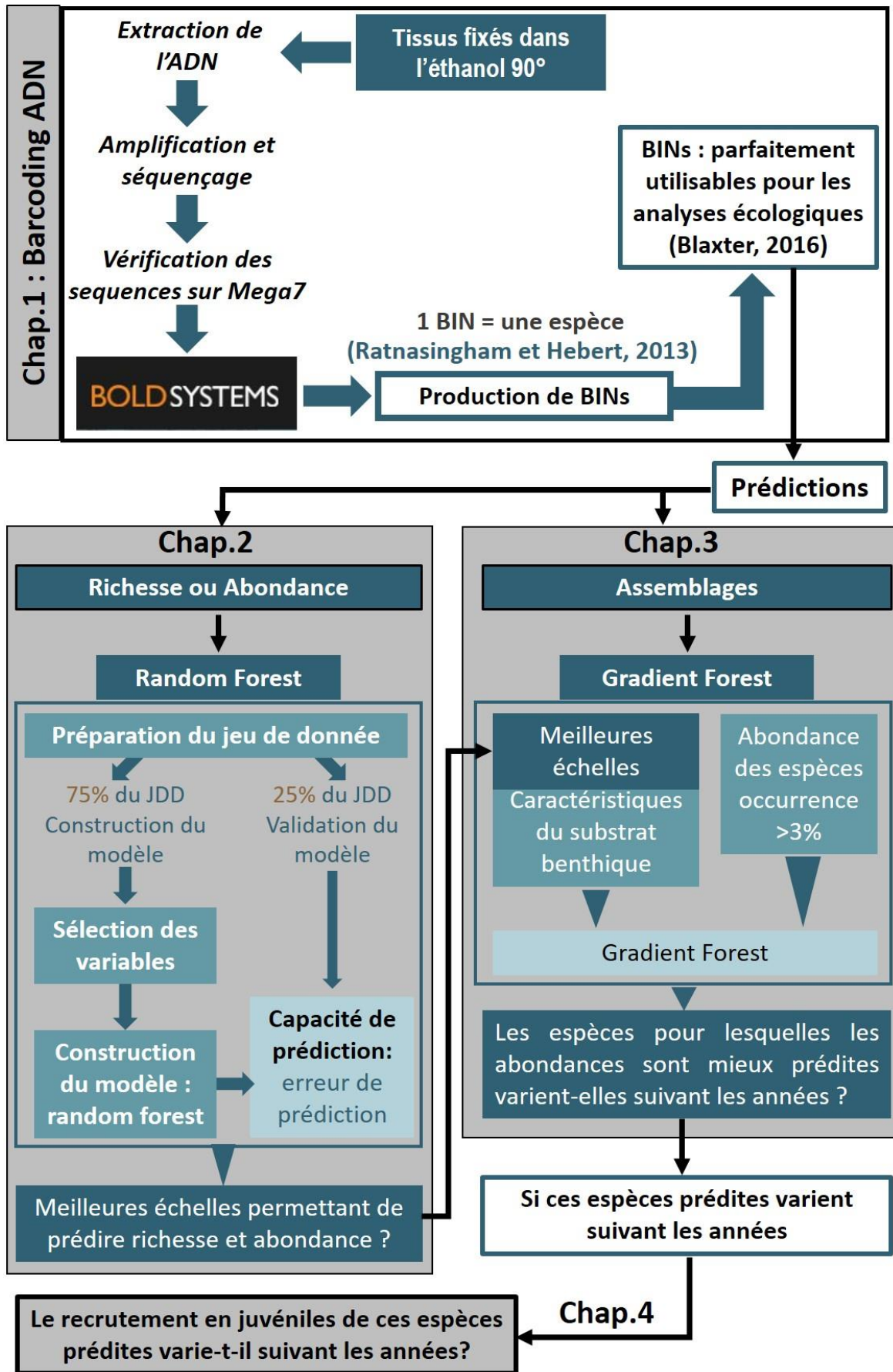
- b. Prédire la dynamique spatiale de la richesse spécifique et de l'abondance des post-larves en utilisant les conditions océaniques extraites à différentes échelles de temps et d'espace ;
- c. Modéliser la dynamique spatiale et temporelle des assemblages de post-larves en identifiant les facteurs environnementaux qui participent à ces dynamiques ;
- d. Décrire les dynamiques spatiales et temporelles des assemblages des juvéniles de poissons et identifier les zones de nurseries des espèces les plus ciblées par la petite pêche.

### **Plan de thèse**

Ces quatre objectifs spécifiques ont été développés dans quatre chapitres différents. Chaque chapitre a été rédigé de façon autonome, initialement en anglais, afin de pouvoir constituer un article scientifique. Deux sur quatre des chapitres du manuscrit ont été soumis pour publication dans deux revues internationales à comité de lecture (voir l'annexe Article1 et Article2) et qui sont actuellement acceptés. Les deux autres seront soumis en début de l'année 2020.

Bien que pouvant se lire de manière séparée, tous ces chapitres sont reliés entre eux (**Figure 0.1**). Ainsi, le chapitre 1, relatif à l'identification des spécimens basée sur le barcoding ADN, est la base des trois autres chapitres. Ce chapitre a permis d'améliorer les connaissances sur les stades jeunes de poissons récifo-lagonaires et contribue à la récolte d'informations qui pourront être utilisées en parallèle pour développer un guide d'identification des post-larves et juvéniles de poissons. Le chapitre 2, qui utilise les informations sur la diversité des post-larves, a permis de prédire l'arrivée des post-larves en termes de richesse et d'abondance et d'identifier l'échelle spatiale des facteurs environnementaux qui prédisent le mieux les variations de richesse et d'abondance des post-larves. Les modèles prédictifs ont été construits en utilisant l'algorithme Random Forest (Breiman, 2001). La meilleure échelle identifiée dans le chapitre 2 a été utilisée pour modéliser les variations des assemblages des post-larves dans le chapitre 3 grâce à la méthode Gradient Forest basée elle-même sur des analyses de type Random Forest. Cet algorithme Gradient Forest permet d'identifier des gammes de valeurs de facteurs environnementaux qui marquent un changement dans la structure des assemblages de post-larves (Tang *et al.*, 2017). L'approche par Gradient Forest permet également d'identifier les variations interannuelles de la composition des assemblages pour les espèces dont l'abondance répondent au gradient de variation des facteurs environnementaux. Étant donné que le succès de l'approvisionnement en post-larves explique les variations des assemblages de juvéniles installés, et qu'une forte proportion des espèces de poissons récifaux utilisent les herbiers comme zone de nurseries, les informations obtenues dans le chapitre 3 ont été utilisées comme éléments supplémentaires pour discuter des variations interannuelles des assemblages de

juvéniles de poissons d’herbiers dans le chapitre 4. Dans ce chapitre, une analyse spatiale de la distribution de l’abondance de juvéniles de poissons a été effectuée pour identifier les zones de nurseries importantes dans les zones d’herbiers. L’apport de cette étude pour faire face au contexte rencontré dans la région et au niveau national a été largement discuté dans la discussion générale de cette thèse. Des pistes de mesures de gestion, ou de création d’activités alternatives, sont proposées dans cette dernière partie pour assurer la durabilité de la production de la pêche dans la zone et la sécurité alimentaire des communautés locales.



**Figure 0.7** : Schéma conceptuel des analyses produites répondant aux questions abordées pour chacun des chapitres 1 à 4.

## Méthodes générales

### Sites d'étude

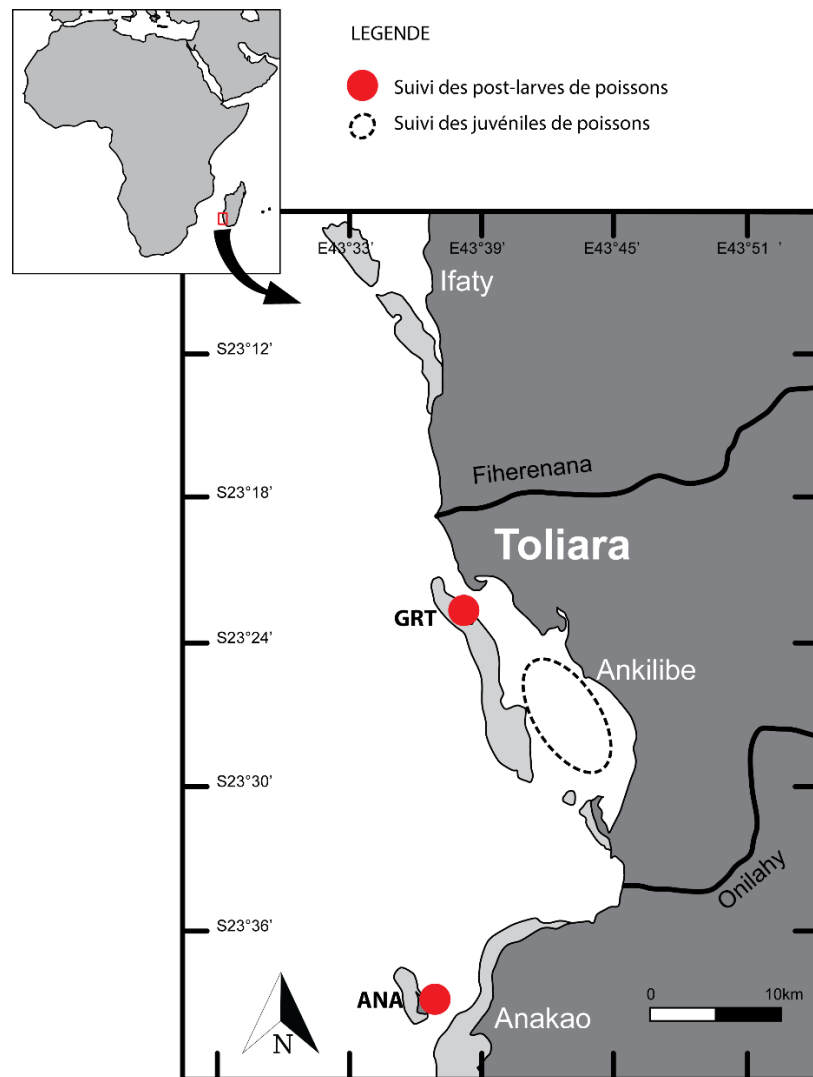
Ce travail de thèse a été réalisé dans deux habitats côtiers dans le sud-ouest de Madagascar : des habitats récifaux et des herbiers de phanérogames (**Figure 0.8**). Le suivi des post-larves a été conduit dans (i) le récif à caye de Nosy Ve au large d'Anakao et (ii) dans l'extrême nord du Grand Récif de Toliara. Le choix de ces sites est basé sur la disponibilité des informations sur ces habitats et sur les ressources associées (Mahafina, 2011 ; Bruggemann *et al.*, 2012).

Le premier site, en face d'Anakao (ANA), correspond au récif corallien entourant l'île de Nosy Ve. Ce site, situé à 10 km au sud de l'embouchure du fleuve Onilahy, est influencé par le panache d'eaux très turbides provenant de ce fleuve lorsqu'il est poussé vers le sud par le vent du nord-est appelé localement « Varatraza ». L'apport important en eau douce par ce fleuve explique la forte variabilité des caractéristiques des masses d'eau entre décembre et février, c'est-à-dire pendant la saison chaude et la saison des pluies, avec la température de l'eau de surface variant de 23,5 à 29,0°C et la salinité variant de 32 à 35 (Jaonalison *et al.*, 2016).

Le deuxième site (GRT) est localisé à l'extrême nord du grand récif de Toliara (**Figure 0.8**). Ce récif s'étend sur 19 km et représente environ 33 km<sup>2</sup> de récifs peu profonds où la diversité corallienne a connu une diminution depuis les années 60 (Bruggemann *et al.*, 2012). Le site GRT est situé à 4,5 km au sud de l'embouchure du fleuve non-permanent Fiherenana et à 25 km au nord de celle du fleuve Onilahy. Les caractéristiques des masses d'eau varient également au site GRT avec une température de l'eau de surface variant de 24 à 28 °C et une salinité comprise entre 33 et 36 (Jaonalison *et al.*, 2016). Néanmoins, les caractéristiques des masses d'eau au niveau du site GRT peuvent être considérées comme moins variables que celles observées au site ANA. Cette faible variabilité est due aux courants de marée diurnes qui induisent un brassage intense et régulier des eaux dans la partie nord du GRT (Arfi *et al.*, 2007).

Le suivi des poissons d'herbiers a été effectué en face du village d'Ankilibe du fait de la présence de petits pêcheurs utilisant des sennes de fond capturant des juvéniles de poissons (Ranaivomanana, 2006). Il était initialement prévu que le suivi de la pêche aux juvéniles s'effectue dans deux villages auprès de pêcheurs qui utilisent la senne de fond à savoir : Ankiembe-haut qui borde Toliara et Ankilibe qui se situe à 15km au sud de Toliara. Une campagne exploratoire a été menée en octobre 2016 pour tester la faisabilité de l'approche de suivi de la pêche aux juvéniles dans ces deux villages. À l'issue de cette campagne, une nouvelle approche a été adoptée en diminuant non seulement l'effort prévu initialement (en termes de

nombre de coups de pêche échantillonnés), mais également le nombre de villages. Seul le village d'Ankilibe a donc été retenu comme site d'étude en raison de la forte biomasse de juvéniles débarquées et de la présence de pêcheurs d'autres villages qui se rendent sur Ankilibe pour pratiquer la pêche aux juvéniles. Il s'agit en effet de la plus importante zone d'herbiers dans le lagon du grand récif de Toliara (Harmelin-Vivien, 1978), herbiers constitués par sept espèces de phanérogames (Lepoint *et al.*, 2008).



**Figure 0.8 :** Sites d'échantillonnage dans les habitats récifaux pour les post-larves (cercles rouges) et dans les herbiers (cercle en pointillé). Avec ANA = récif d'Anakao, et GRT = Grand Récif de Toliara.

### Plan d'échantillonnage

Pour les post-larves, l'échantillonnage a été effectué au cours de trois périodes de six mois de novembre à avril pendant les saisons chaudes 2014-2015, 2016-2017 et 2017-2018. La saison chaude correspond au moment où les captures de post-larves sont les plus abondantes et présentent la plus grande diversité (Briot, 2012). Pour chaque saison chaude, trois stations par

site ont été échantillonnées en utilisant les pièges lumineux de type SLEEP développés par la société OCEA Consult' basée à La Réunion. Chaque campagne d'échantillonnage s'est déroulée sur trois nuits consécutives centrées sur la nouvelle lune, dans la mesure où la colonisation larvaire en milieu récifal se fait principalement autour de cette phase lunaire (Robertson *et al.*, 1988 ; Dufour, 1992). Bien que les pièges lumineux soient sélectifs et que leur efficacité soit influencée par les courants ou la turbidité de la colonne d'eau (Marchetti *et al.*, 2004 ; Lindquist and Shaw, 2005), ils ont été choisis du fait qu'ils permettent de capturer les post-larves de poissons juste avant leur installation sur les substrats benthiques (Wilson, 2001 ; Anderson *et al.*, 2002). Au total six pièges lumineux ont été déployés par nuit de pêche, dont trois pièges par site (soit un piège par station). Les pièges ont été posés aux alentours du coucher du soleil et relevés à l'aube. Les captures de chaque piège ont été placées dans des glacières individuelles qui ont été transférées au laboratoire dès le début du jour. Le long du trajet, des aérateurs à piles ont été utilisés afin que les post-larves survivent durant une à trois heures de transport jusqu'au laboratoire (notamment les captures venant d'Anakao qui est un peu éloigné du laboratoire).

Pour les juvéniles, les captures de deux pêcheurs utilisant la senne de fond appelée localement « Draotsy » ou « Draoto » ont été échantillonnées durant deux saisons chaudes consécutives : de novembre à avril en 2016-2017 et 2017-2018. C'est la saison qui correspond à la plus forte production de poissons (juvéniles et adultes) pour les pêcheurs traditionnels dans le sud-ouest de Madagascar (Laroche et Ramanarivo, 1995). Le suivi s'est fait pendant la période de vives eaux durant trois jours alternés d'un jour de travail au laboratoire. Cette période est à la fois plus propice à la pêche et aussi plus pratique pour le déploiement de la senne de fond qui nécessite une profondeur inférieure à 1,3m. La senne de fond a été choisie parmi les différents engins de pêche existant dans la zone par le fait qu'elle capture généralement des juvéniles, ce qui a été confirmé par Raharinaivo *et al.* (Article soumis). Les deux pirogues des pêcheurs ont été équipées chacune d'un mini-traceur GPS dont les données ont permis de localiser les zones de pêche et la trajectoire de chaque trait de senne. Un assistant a toujours été à bord de chacune des pirogues pour noter l'heure de chaque pose et de chaque relève de la senne et surtout pour choisir au hasard la prise du seul coup de pêche destiné à être analysé. En effet, quel que soit le nombre de coups de pêche effectués par les pêcheurs, seulement un seul coup de pêche a été aléatoirement sélectionné. Les prises échantillonnées ont été mises dans une soubique (petit panier en fibres), puis dans une glacière avec de la glace pour conserver les captures. Les glacières ont été ensuite transportées au laboratoire de l'IH.SM à Toliara où les individus ont



été triés par morphotypes, c'est-à-dire en groupes de spécimens similaires du point de vue morpho-anatomique.

### **Processus d'identification des jeunes poissons**

Une approche développée dans le cadre du programme FED-FEDER Biodiversité porté par l'Université de La Réunion, en collaboration avec OCEA Consult, IRD-La Réunion et IH.SM-Madagascar consiste en la combinaison de photos et de la méthode de barcoding ADN (Collet *et al.*, 2018). Cette approche a été poursuivie durant cette thèse aussi bien pour les post-larves que pour les juvéniles. Par ailleurs, les caractères morpho-anatomiques observés chez certains juvéniles ont permis de les identifier à partir de clés taxonomiques telles que celles publiées par la FAO.

Les post-larves ramenées vivantes au laboratoire ont été triées par morphotypes. Quelques individus représentatifs de chaque morphotype ont été échantillonnés au hasard, euthanasiés dans de l'eau de mer à 0°C, puis photographiés avec un appareil photo Nikon modèle D90 équipé d'un objectif Sigma 105 mm. Cet appareil photo à haute résolution était connecté directement à un PC via le logiciel « Control My Nikon v4.3 ». Chaque image capturée via ce logiciel était automatiquement transférée dans une base d'images sous « Adobe Lightroom® » afin d'assurer la gestion de toutes les informations associées. Pour chaque individu photographié, un fragment des tissus de la nageoire caudale a été prélevé, fixé dans l'alcool 90° puis conservé à -20°C dans un congélateur au sein de l'IH.SM afin d'assurer une bonne conservation de l'ADN.

Les tissus des spécimens prélevés ont été par la suite utilisés comme source d'ADN. Les analyses de barcoding ADN ont été réalisées par la plateforme de génotypage et de séquençage du LabEx « Centre méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité » au sein de l'Université de Montpellier. Pour chaque échantillon, l'ADN d'un fragment de 650 pb d'un gène mitochondrial, la cytochrome oxydase I, a été extrait et purifié automatiquement à l'aide du « Macherey-Nagel NucleoMag® 96 Tissue kit » (Werner et Fröndt, 2015). Puis, cet ADN a été amplifié en utilisant un mélange d'amorces :

- FishF1-50TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC30 et
- FishF2-50TCGACTAATCATAAAGATATCGGCAC30 en combinaison avec
- FishR1-50TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA30 (Ward *et al.*, 2005).

Le processus de séquençage appliqué dans le présent travail est similaire à celui détaillé par (Collet *et al.*, 2018). Les séquences CO1 brutes au format AB1 ont été ensuite vérifiées via le

logiciel « Chromas 2.6.4 »<sup>1</sup>, puis alignées à l'aide du logiciel MEGA 7.0 (Kumar *et al.*, 2016). Après vérification et alignement, ces séquences ont été exportées en format « txt » pour pouvoir les placer dans un projet<sup>2</sup> créé dans la plateforme de base de données de « Barcode Of Life Datasystem (BOLD) » (Annexe 1.1). Dans BOLD, les séquences sont comparées de façon automatique à toutes les séquences disponibles afin d'assigner un même Barcode Index Number (BIN) aux séquences qui se ressemblent le plus (Ratnasingham et Hebert, 2013). Chaque BIN est un code unique pour une espèce donnée, toutes les séquences qui se retrouvent dans un même BIN correspondent donc à des individus de la même espèce.

Basé sur les noms des espèces associées à chaque BIN dans la base BOLD, quatre niveaux d'identification ont été retenus :

- (i) genre+espèce lorsque le BIN correspond à un seul nom d'espèce dans BOLD et que cette espèce n'est observée que dans ce BIN ;
- (ii) genre+BIN lorsque le BIN est associé à différents noms d'espèces appartenant au même genre, et/ou si le nom de l'espèce qui correspond au BIN en question est aussi associé à un autre BIN ;
- (iii) famille+BIN lorsque le BIN correspond à des espèces appartenant à différents genres d'une même famille ;
- (iv) morphotypes en cas d'échec du barcoding dû à la mauvaise qualité de l'ADN ou à des problèmes d'amorces.

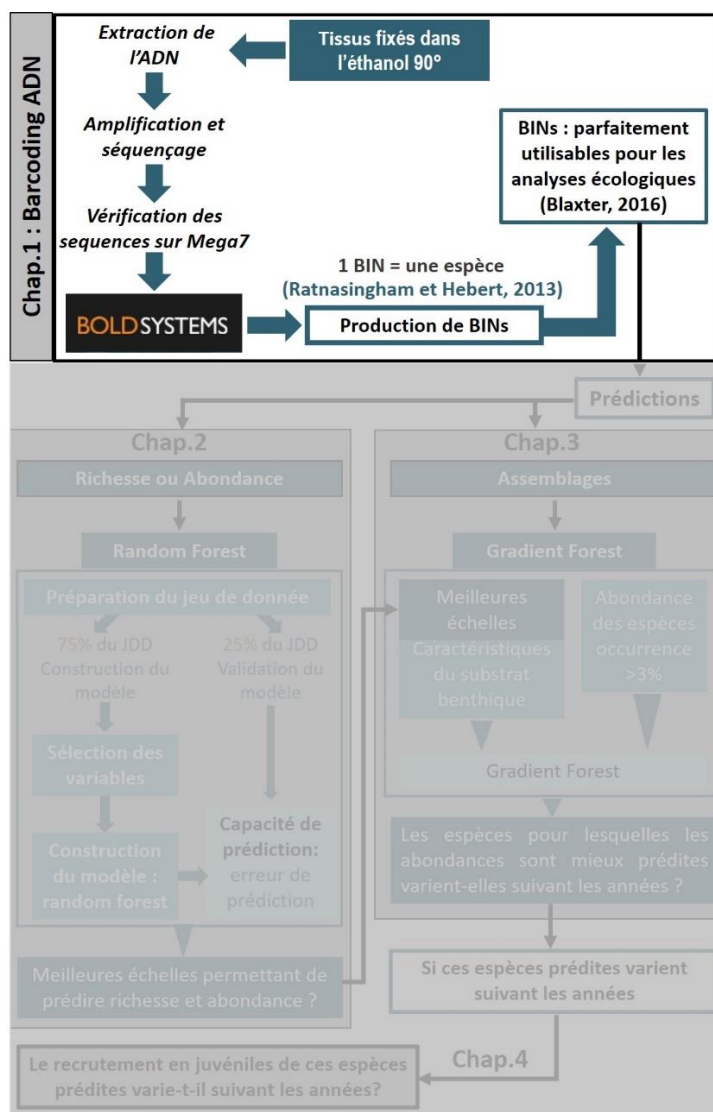
Étant donné que chaque BIN correspond à une unité taxonomique opérationnelle, chaque BIN assigné à un nom du type « Genre+BIN » ou « Famille+BIN » correspond bien à une espèce présumée (Ratnasingham et Hebert, 2013), c'est seulement le nom précis de cette espèce qui n'a pas pu être obtenu.

---

<sup>1</sup> Disponible sur <http://technelysium.com.au/wp/chromas/>

<sup>2</sup> Accessible sur BOLD (<http://v4.boldsystems.org/>), groupe de données publiques « DS-PHDJAO »

## Chapitre 1 Amélioration des connaissances sur la biodiversité des poissons de Madagascar à l'aide du barcoding ADN



## 1.1. Introduction

Madagascar est connue pour sa très riche biodiversité marine et terrestre (MEF, 2009). Les poissons en font partie puisqu'ils regroupent 1 799 espèces, dont 1 689 sont des espèces marines, y compris les espèces anadromes et catadromes (Fricke *et al.*, 2018). Parmi ces espèces marines, 43 sont endémiques à la zone économique exclusive de Madagascar d'après ces auteurs. Toutefois, la biodiversité en poissons reste encore peu connue du fait que les études antérieures se sont principalement concentrées sur les poissons adultes alors que les recherches menées sur les jeunes poissons pourraient probablement améliorer cette connaissance. En effet, lors d'une étude menée à la Réunion, Collet *et al.* (2018) ont récemment démontré qu'une identification à l'espèce des post-larves de poissons permettait d'améliorer les connaissances sur la biodiversité en poissons.

Cependant, l'identification des individus au niveau de l'espèce est un obstacle majeur rencontré lors de l'étude des jeunes poissons. En effet, il n'existe aucun guide d'identification spécialisé pour les jeunes de poissons et les guides d'identification disponibles pour les larves de poissons permettent rarement d'aller au-delà du genre (Leis et Carson-Ewart, 2004). Il existe des guides d'identification plus précis, mais ils ont été élaborés pour des zones spécifiques et ne concernent que très peu d'espèces (voir par exemple Maamaatuaiahutapu *et al.*, 2006 ; Juncker, 2007). L'obtention de richesse spécifique précise, basée sur des noms d'espèces précis, reste donc un grand défi pour les assemblages de jeunes poissons (Frantine-Silva *et al.*, 2015). Pour cette raison, la plupart des études antérieures décrivant la diversité des larves de poissons, tant dans les zones tempérées que tropicales, se sont limitées à des identifications effectuées au niveau de la famille (Brodeur *et al.*, 2008 ; Carassou *et al.*, 2008 ; Mahafina, 2011 ; Jaonalison *et al.*, 2016 ; Chen *et al.*, 2018 ; Grande *et al.*, 2018).

Le barcoding ADN basé sur la séquence du gène de la cytochrome-oxydase 1 (CO1) constitue un des outils les plus largement utilisés pour l'identification des espèces de poissons (Pegg *et al.*, 2006 ; Frantine-Silva *et al.*, 2015 ; Trivedi *et al.*, 2016 ; Collet *et al.*, 2018). D'après Ko *et al.* (2013), cet outil semble plus efficace pour identifier les larves de poissons que les techniques d'identification habituelles basées sur la morphologie et les caractères méristiques des individus. De plus, Meredith *et al.* (2017) ont signalé la capacité de cet outil à révéler les erreurs d'identifications commises par les techniques traditionnelles. Malgré la capacité du barcoding ADN à assigner un nom précis au spécimen donné, cet outil présente, toutefois, d'après ces auteurs, certaines limites notamment pour identifier des espèces qui se sont récemment séparées ou dans le cas d'espèces hybrides. Ces limitations leur ont ainsi permis de proposer une

approche intégrant à la fois les caractères morphologiques et le barcoding ADN pour améliorer l'identification des espèces. Basé sur ce raisonnement, Collet *et al.* (2018) ont adopté une approche combinant le barcoding ADN avec des photos haute résolution pour identifier les larves de poissons à la Réunion.

Du fait de l'importance potentielle des études menées sur les jeunes stades pour améliorer les connaissances sur la biodiversité en poissons, l'approche développée par Collet *et al.* (2018) a été appliquée dans le cadre de ce présent travail pour décrire la richesse spécifique des jeunes poissons dans le sud-ouest de Madagascar. Ce travail visait à : (i) caractériser la diversité des post-larves de poissons récifaux et des poissons d'herbiers (dont les assemblages sont composés majoritairement de juvéniles selon Raharinaivo *et al.* (soumis), et (ii) découvrir d'éventuelles espèces nouvelles pour Madagascar.

## **1.2. Matériels et méthodes**

### **1.2.1. Analyses des données**

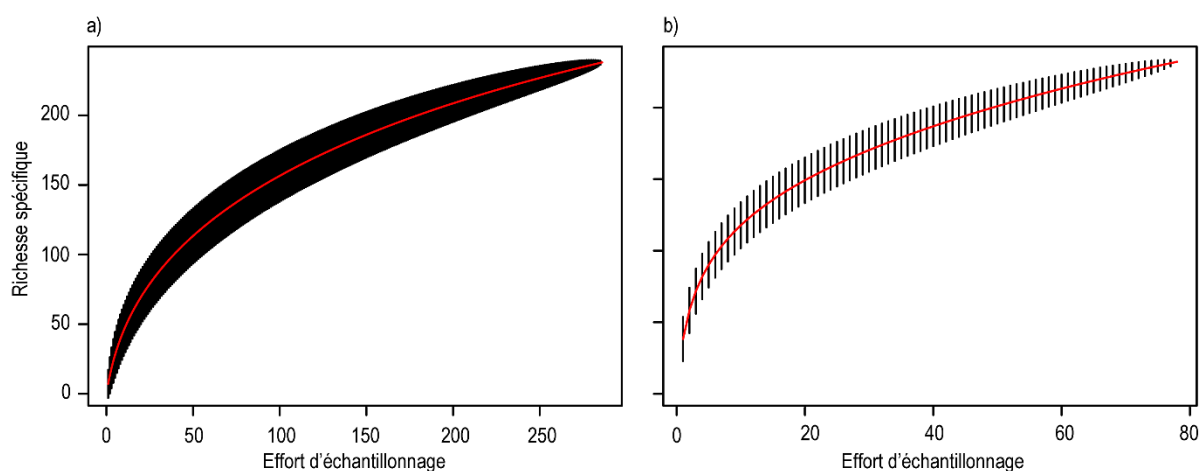
Les courbes d'accumulation des espèces en fonction de l'effort d'échantillonnage ont été obtenues avec le package « vegan » (Oksanen *et al.*, 2019). Lorsque les courbes d'accumulation n'atteignaient pas un plateau, le nombre total d'espèces qui pourraient être théoriquement capturées par les pièges lumineux et la senne de fond a été estimé en appliquant la méthode « bootstrap » qui s'avère être meilleure que les méthodes « jackknife » ou « chao » (Poulin, 1998). Le calcul a été réalisé via la fonction « richboot » (Smith et Van Belle, 1984) du package « wqid » (Meredith, 2019). Afin d'évaluer les efforts en termes de barcoding ADN réalisé sur les poissons de Madagascar, tous les BINs existants dans la base BOLD ainsi que les noms d'espèces correspondants ont été extraits du portail de données publiques le 20 décembre 2018 en utilisant « Actinopterygii » et « Madagascar » comme mots clés. Cette liste obtenue via BOLD a été ensuite comparée avec la liste des espèces de poissons de Madagascar rapportée par Fricke *et al.* (2018) pour connaître la proportion des espèces de poissons barcodés pour ce pays. Toutes ces analyses ont été effectuées sur le logiciel de programmation R (R Core Team, 2018).

## **1.3. Résultats**

### **1.3.1. Composition et niveau d'identification des post-larves et poissons d'herbiers**

Au total, 364 échantillons ont été obtenus : 286 via les pièges lumineux et 78 via les sennes de fond. Ces échantillons contenaient un total de 119 500 individus, dont 50 342 pour les pièges lumineux et 69 158 pour les sennes de fond, appartenant à 387 espèces et 66 familles. Parmi ces individus, 1 068 individus ont été barcodés avec succès (**Tableau 1.1**). Dix familles ont été

observées comme présentant le plus d'espèces : les Apogonidae avec 37 espèces, Pomacentridae (26), Syngnathidae (25), Lethrinidae (22), Labridae (22), Mullidae (20), Chaetodontidae (18), Gobiidae (16), Ganthidae (16), Acanthuridae (15) et Carangidae (14). Parmi les 387 espèces obtenues, 238 provenaient des pièges lumineux et 232 de sennes de fond, 83 espèces étant capturées par ces deux engins. Les courbes d'accumulation d'espèces indiquent que les maximums de richesse spécifique ne sont atteints ni avec les pièges lumineux (Figure 1.1a) ni avec les sennes de fond (Figure 1.1b). D'après l'estimation de la richesse spécifique totale calculée via la méthode « bootstrap », les pièges lumineux devraient capturer jusqu'à 275 espèces, les sennes de fonds jusqu'à 264.



**Figure 1.1 :** Courbe d'accumulation des espèces (a) capturées au stade post-larve par les pièges lumineux et (b) obtenues à partir des captures des petits pêcheurs déployant la senne de fond dans les herbiers. Le nombre d'espèces est cumulé dans l'ordre des échantillons.

Sur les 387 espèces observées dans le cadre de ce travail, 85 (22%) ont été identifiées via leur morphologie (dont 27 espèces, 58 morphotypes) et 302 (78%) via le barcoding ADN. Ces 302 espèces barcodées ont été assignées à 302 BINs différents par BOLD (**Tableau 1.1**). Parmi les 302 BINs obtenus, 158 ont été associés sans ambiguïté à un nom d'espèce, 118 ont été identifiés comme « Genre+BIN » (par exemple, *Hippocampus* [BOLD:ACE6993]), 25 BINs comme « Famille+BIN » (par exemple, Labridae [BOLD:ACT0048]) et un BIN assigné au niveau de « Sous-classe+BIN ».

### 1.3.2. Ambiguïtés sur les noms d'espèces correspondant aux BINs

Sur les 144 BINs qui n'ont pas été associés à un nom d'espèce, 73 n'ont jamais été associés à un nom d'espèce précis dans la base de référence BOLD. Les 71 autres BINs ont été associés chacun à un nom d'espèce, mais tout en présentant des ambiguïtés. Ainsi pour trois BINs sur 71, chacun a été associé à deux noms d'espèces dans BOLD à savoir : BOLD:AAA9764 (associé à *Myripristis hexagona* et *M. murdjan*), BOLD:AAD1777 (associé à *Pempheris adusta*

et *P. nesogallica*), BOLD:AAD5600 (associé à *Apogon erythrinus* et *Ostorhinchus aureus*). Quant aux 68 BINs restants, chacun d'entre eux a été associé à un seul nom d'espèce dans BOLD, mais ce nom se trouve correspondre à un ou plusieurs autres BINs. Pour 44 de ces BINs, les autres BINs associés au même nom d'espèce correspondent à des individus capturés dans une zone géographique différente de celle de ce présent travail (Catégorie 1, Tableau 1.2), tandis qu'aucune différence relative à la distribution géographique n'a été observée pour les 27 autres BINs (Catégorie 2, Tableau 1.3).

**Tableau 1.1 :** Liste des espèces capturées par les pièges lumineux durant trois saisons chaudes et par les sennes de fond durant deux saisons chaudes, organisées selon Nelson (2006) et barcoding Index Number (BIN) correspondant. L'abondance totale par engin ainsi que le nombre de spécimens barcodés avec succès sont indiqués. Avec \* : nouveaux BIN pour BOLD et \*\* : nouveau BIN pour Madagascar.

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
ELOPIFORMES	MEGALOPIDAE	<i>Megalops cyprinoides</i>	BOLD:AAC4501	2	0	1
ALBULIFORMES	ALBULIDAE	Albulidae sp1 (COLOR)		3	0	
ANGUILLIFORMES	MURAENIDAE	Muraenidae sp2 (COLOR)		7	0	
		Muraenidae sp3 (COLOR)		5	0	
	CONGRIDAE	<i>Ariosoma scheelei</i>	BOLD:AAJ1709	18	2	8
		Congridae [BOLD:ACV7958]	BOLD:ACV7958	3	0	1
		Congridae sp1 (COLOR)		1	0	
		Congridae_gen sp_1HJ		2	0	
	Congridae_gen sp_2HJ		1	0		
CLUPEIFORMES	ENGRAULIDAE	<i>Stolephorus</i> [BOLD:AAG4825]	BOLD:AAG4825	13	1 482	2
	CLUPEIDAE	Clupeidae [BOLD:ACV7999]	BOLD:ACV7999*	1 130	0	3
		Clupeidae sp3 (COLOR)		21	0	
		Clupeidae [BOLD:ADI4531]	BOLD:ADI4531*	0	123	1
		<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	BOLD:AAC2887	2 757	789	3
SILURIFORMES	PLOTOSIDAE	<i>Plotosus</i> [BOLD:ACF3921]	BOLD:ACF3921**	0	1 084	3
AULOPIFORMES	SYNODONTIDAE	<i>Saurida</i> [BOLD:AAH0503]	BOLD:AAH0503	0	344	5
		<i>Saurida</i> sp_3HJ		0	30	
		Synodontinae [BOLD:ADO5473]	BOLD:ADO5473*	2	0	1
		<i>Synodus</i> [BOLD:ACD1807]	BOLD:ACD1807	5	0	2
		<i>Synodus</i> [BOLD:AAB5069]	BOLD:AAB5069**	6	23	2
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:ACY8623]	BOLD:ACY8623*	12	0	1
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:AAA9578]	BOLD:AAA9578	1	3	2
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:ABX6347]	BOLD:ABX6347	5	23	3



Tableau 1.1 : (suite 1)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
ATHERINIFORMES	ATHERINIDAE	<i>Atherinomorus lacunosus</i>	BOLD:ACK7521**	32 270	0	2
		<i>Hypoatherina</i> [BOLD:AAL7563]	BOLD:AAL7563	4	0	1
		<i>Hypoatherina</i> [BOLD:ACV9758]	BOLD:ACV9758	4 514	0	3
LOPHIIFORMES	ANTENNARIIDAE	<i>Antennarius</i> [BOLD:AAO6018]	BOLD:AAO6018	0	5	3
		<i>Histrio</i>		0	1	
BELONIFORMES	HEMIRAMPHIDAE	<i>Hemiramphus</i> [BOLD:AAC0565]	BOLD:AAC0565**	1	172	4
		<i>Hyporhamphus affinis</i>	BOLD:AAD0579	2	1	3
	BELONIDAE	<i>Tylosurus</i> [BOLD:AAC4148]	BOLD:AAC4148	1	16	5
		<i>Tylosurus</i> sp_1HJ		2	0	
BERYCIFORMES	HOLOCENTRIDAE	<i>Myripristis</i> [BOLD:AAA9764]	BOLD:AAA9764	1	0	1
		<i>Neoniphon</i> [BOLD:AAC8278]	BOLD:AAC8278	24	0	4
		<i>Sargocentron</i> [BOLD:AAB3424]	BOLD:AAB3424	18	0	6
		<i>Sargocentron praslin</i>	BOLD:AAC4647**	2	0	1
		<i>Sargocentron punctatissimum</i>		3	0	
SYNGNATHIFORMES	PEGASIDAE	<i>Eurypegusus</i> [BOLD:ADO3945]	BOLD:ADO3945*	0	1	1
	SOLENOTOMIDAE	<i>Solenostomus cyanopterus</i>	BOLD:ACG8874	0	8	3
	SYNGNATHIDAE	<i>Corythoichthys</i> [BOLD:AAI8860]	BOLD:AAI8860**	457	0	5
		<i>Corythoichthys haematopterus</i>	BOLD:AAF0628	133	11	6
		<i>Hippichthys</i> [BOLD:AAE5342]	BOLD:AAE5342	13	0	4
		<i>Hippichthys</i> sp_1HJ		0	2	
		<i>Hippocampus</i> [BOLD:ADN8353]	BOLD:ADN8353*	0	1	1
		<i>Hippocampus</i> [BOLD:ADO5537]	BOLD:ADO5537*	0	1	1
		<i>Hippocampus camelopardalis</i>	BOLD:AAX0875	3	27	16
		<i>Hippocampus</i> [BOLD:AAE5356]	BOLD:AAE5356	0	2	1
		<i>Hippocampus</i> [BOLD:ACE6993]	BOLD:ACE6993	1	4	4
		<i>Hippocampus</i> sp_10HJ		0	1	
		<i>Hippocampus</i> sp_14HJ		0	1	
<i>Hippocampus</i> sp_16HJ		1	0			

Tableau 1.1 : (suite 2)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
SYNGNATHIFORMES	SYNGNATHIDAE	<i>Hippocampus</i> sp_17HJ		0	2	
		Syngnathidae [BOLD:ADI1740]	BOLD:ADI1740*	0	96	6
		Syngnathidae sp8 (COLOR)		1	0	
		Syngnathidae sp9 (COLOR)		14	0	
		Syngnathidae_gen sp_10HJ		0	435	
		Syngnathidae_gen sp_11HJ		0	1	
		Syngnathidae_gen sp_12HJ		3	130	
		Syngnathidae_gen sp_13HJ		1	0	
		Syngnathidae_gen sp_14HJ		3	0	
		Syngnathidae_gen sp_15HJ		0	1	
		Syngnathidae_gen sp_1HJ		1	73	
		Syngnathidae_gen sp_2HJ		0	113	
		<i>Trachyrhamphus</i> [BOLD:ADG5410]	BOLD:ADG5410	0	3	2
		AULOSTOMIDAE	<i>Aulostomus chinensis</i>		0	5
FISTULARIIDAE	<i>Fistularia commersonii</i>	BOLD:AAB5992	48	929	1	
CENTRISCIDAE	<i>Aeoliscus punctulatus</i>	BOLD:AAD3585	1	765	1	
SCORPAENIFORMES	DACTYLOPTERIDAE	<i>Dactyloptena</i> [BOLD:AAB5966]	BOLD:AAB5966	4	11	5
	SCORPAENIDAE	<i>Dendrochirus</i> [BOLD:AAC9564]	BOLD:AAC9564	2	1	3
		<i>Pterois miles</i>	BOLD:AAB8146**	3	0	2
		<i>Pterois</i> sp_1HJ		0	3	
		<i>Pterois</i> sp_4HJ		0	1	
		Scorpaenidae [BOLD:AAU1214]	BOLD:AAU1214	3	2	3
		Scorpaenidae sp5 (COLOR)		1	0	
		Scorpaenidae sp9 (COLOR)		1	0	
		Scorpaenidae_gen sp_2HJ		5	0	
		<i>Sebastapistes</i> [BOLD:AAC4542]	BOLD:AAC4542	5	10	6
		<i>Sebastapistes</i> [BOLD:AAC4543]	BOLD:AAC4543	49	202	30

Tableau 1.1 : (suite 3)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
SCORPAENIFORMES	TETRAROGIDAE	<i>Ablabys binotatus</i>	BOLD:AAF8834	0	4	2
		<i>Ablabys taenionotus</i>		0	5	
	SYNANCEIIDAE	<i>Synanceia</i> [BOLD:AAE2821]	BOLD:AAE2821	1	0	1
	PLATYCEPHALIDAE	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	BOLD:AAI6160	0	69	12
		Platycephalidae [BOLD:ACY6212]	BOLD:ACY6212	2	55	8
		Platycephalidae_gen sp_3HJ		0	1	
PERCIFORMES	SERRANIDAE	<i>Epinephelus areolatus</i>	BOLD:AAA9822	1	0	1
		<i>Epinephelus</i> [BOLD:AAD1767]	BOLD:AAD1767**	0	1	1
		<i>Epinephelus</i> [BOLD:ACZ9919]	BOLD:ACZ9919**	0	2	2
		<i>Epinephelus</i> sp_1HJ		0	1	
		<i>Epinephelus</i> sp_3HJ		0	3	
		<i>Plectropomus punctatus</i>	BOLD:AAN4283	9	0	2
	PSEUDOCROMIDAE	<i>Halidesmus</i> [BOLD:AAU1500]	BOLD:AAU1500**	8	0	1
		<i>Pseudochromis madagascariensis</i>	BOLD:AAU3299**	45	0	3
		<i>Pseudochromis</i> [BOLD:ADI5215]	BOLD:ADI5215*	0	40	3
	PLESIOPIDAE	<i>Plesiops</i> [BOLD:AAE4785]	BOLD:AAE4785	171	0	3
	PRIACANTHIDAE	<i>Priacanthus hamrur</i>	BOLD:AAB1643**	0	88	4
		<i>Priacanthus</i> sp_1HJ		2	0	
	APOGONIDAE	<i>Apogon</i> [BOLD:AAF8427]	BOLD:AAF8427	3	0	3
		<i>Apogon</i> [BOLD:ACC5690]	BOLD:ACC5690	28	0	5
		<i>Apogon</i> [BOLD:ACW9154]	BOLD:ACW9154	7	0	3
		<i>Apogon</i> [BOLD:AAJ8751]	BOLD:AAJ8751**	29	0	3
		<i>Apogon</i> [BOLD:AAU1535]	BOLD:AAU1535**	0	22	1
		<i>Apogon</i> [BOLD:AAD2206]	BOLD:AAD2206**	34	0	3
		<i>Apogonichthys ocellatus</i>		1	0	
		<i>Apogonichthys perdix</i>	BOLD:ABU8857	758	21	16
		Apogonidae [BOLD:ACV6948]	BOLD:ACV6948	221	0	17
		Apogonidae [BOLD:ACW8182]	BOLD:ACW8182	2	0	2

Tableau 1.1: (suite 4)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	APOGONIDAE	Apogonidae [BOLD:ACY1702]	BOLD:ACY1702	6	0	3
		Apogonidae [BOLD:ACY8539]	BOLD:ACY8539	1	0	1
		Apogonidae [BOLD:ADI1552]	BOLD:ADI1552*	0	277	1
		Apogonidae [BOLD:ADN3788]	BOLD:ADN3788*	9	0	1
		Apogonidae [BOLD:ADO4802]	BOLD:ADO4802*	2	0	1
		Apogonidae sp41 (COLOR)		1	0	
		Apogonidae sp43 (COLOR)		1	0	
		Apogonidae_gen sp_1HJ		3	0	
		<i>Cheilodipterus</i> [BOLD:ABU8169]	BOLD:ABU8169	0	185	3
		<i>Foa fo</i>	BOLD:ABU8856	0	289	1
		<i>Fowleria</i> [BOLD:AAD8726]	BOLD:AAD8726**	32	0	9
		<i>Nectamia</i> [BOLD:AAL9262]	BOLD:AAL9262**	210	0	9
		<i>Nectamia</i> [BOLD:AAD9453]	BOLD:AAD9453	2	0	2
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD5600]	BOLD:AAD5600**	1	0	1
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAJ1260]	BOLD:AAJ1260	12	0	3
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:ACV9601]	BOLD:ACV9601	34	340	12
		<i>Ostorhinchus angustatus</i>	BOLD:AAD5116**	179	0	2
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:ACE9301]	BOLD:ACE9301**	14	0	1
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAC2084]	BOLD:AAC2084**	581	45	11
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD8453]	BOLD:AAD8453	30	0	1
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD8454]	BOLD:AAD8454**	210	47	5
		<i>Ostorhinchus flagelliferus</i>	BOLD:AAJ1254**	2	0	2
		<i>Ostorhinchus gularis</i>	BOLD:ACS5956	9	0	2
		<i>Pristiapogon</i> [BOLD:AAJ1264]	BOLD:AAJ1264**	1	0	1
		<i>Pristiapogon</i> [BOLD:AAB4082]	BOLD:AAB4082**	5	0	2
		<i>Taeniamia flavofasciata</i>	BOLD:AAU1539**	1	807	4
		<i>Zoramia fragilis</i>	BOLD:AAB8394**	20	6	7

Tableau 1.1: (suite 5)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	CARANGIDAE	<i>Alectis ciliaris</i>	BOLD:AAB7827	0	1	1
		<i>Atule mate</i>	BOLD:AAB3382**	10	1	3
		<i>Carangoides</i> [BOLD:AAD2297]	BOLD:AAD2297	0	3	2
		<i>Carangoides chrysophrys</i>	BOLD:AAB2977	0	1	1
		<i>Carangoides ferdau</i>	BOLD:AAE7640	1	0	1
		<i>Carangoides fulvoguttatus</i>	BOLD:AAC2745	0	6	1
		<i>Carangoides hedlandensis</i>	BOLD:AAD6117	0	1	1
		<i>Caranx ignobilis</i>	BOLD:AAB0587	2	20	4
		<i>Caranx melampygyus</i>	BOLD:AAB0585	0	4	3
		<i>Caranx sexfasciatus</i>	BOLD:AAB0584**	2	1	2
		<i>Gnathanodon speciosus</i>	BOLD:AAB7462	1	0	1
		<i>Scomberoides lysan</i>	BOLD:AAB0512**	0	10	5
		<i>Scomberoides</i> sp_3HJ		0	1	
		<i>Selar</i> [BOLD:AAB0871]	BOLD:AAB0871**	1	0	1
	LEIOGNATHIDAE	<i>Aurigequula fasciata</i>		1	0	
		<i>Equulites klunzingeri</i>	BOLD:ACG8806**	0	1326	1
		<i>Gazza</i> [BOLD:AAB7096]	BOLD:AAB7096**	0	14	1
	LUTJANIDAE	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	BOLD:AAB2440	1	0	1
		<i>Lutjanus</i> [BOLD:AAA8168]	BOLD:AAA8168	0	3	1
		<i>Lutjanus fulviflamma</i>	BOLD:ADF5681**	641	33	8
<i>Lutjanus gibbus</i>		BOLD:AAB3276**	28	127	5	
<i>Lutjanus monostigma</i>		BOLD:AAB2907	1	0	1	
<i>Lutjanus notatus</i>		BOLD:AAF7731	12	373	3	
CAESIONIDAE	<i>Caesio</i> [BOLD:AAB4822]	BOLD:AAB4822**	0	103	1	
	<i>Caesio</i> [BOLD:AAB4823]	BOLD:AAB4823**	98	200	7	
	<i>Dipterygonotus balteatus</i>	BOLD:AAD3666	3	0	1	
GERREIDAE	<i>Gerres</i> [BOLD:AAC0377]	BOLD:AAC0377**	0	448	1	
	<i>Gerres</i> [BOLD:AAE6359]	BOLD:AAE6359	0	3	2	
	<i>Gerres</i> [BOLD:AAC1291]	BOLD:AAC1291**	0	1	1	
	<i>Gerres oblongus</i>	BOLD:AAE6346	0	2	2	
HAEMULIDAE	<i>Diagramma</i> [BOLD:AAD4477]	BOLD:AAD4477**	0	27	3	
	<i>Diagramma labiosum</i>		0	1		

Tableau 1.1 : (suite 6)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	HAEMULIDAE	<i>Plectorhinchus</i> [BOLD:AAF8797]	BOLD:AAF8797** **	1	0	1
		<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	BOLD:AAC4020** **	0	19	5
		<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	BOLD:AAH9156** **	0	718	3
	NEMIPTERIDAE	<i>Scolopsis bimaculata</i>	BOLD:AAD6249** **	0	8	3
		<i>Scolopsis ghanam</i>	BOLD:AAC4767** **	0	21	3
	LETHRINIDAE	<i>Gymnocranius elongatus</i>	BOLD:AAB5194** **	0	3	2
		Lethrinidae [BOLD:ADI4867]	BOLD:ADI4867*	0	148	1
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAB0511]	BOLD:AAB0511**	670	1464	43
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAC1547]	BOLD:AAC1547	0	8	3
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAC8078]	BOLD:AAC8078	0	224	17
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:ADI2486]	BOLD:ADI2486*	0	6	1
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:ADN4720]	BOLD:ADN4720*	0	3	1
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:ADN9632]	BOLD:ADN9632*	0	1	1
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAC1521]	BOLD:AAC1521**	18	356	29
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:ABZ0131]	BOLD:ABZ0131	6	56	8
		<i>Lethrinus</i> [BOLD:ABY6363]	BOLD:ABY6363**	0	313	12
		<i>Lethrinus mahsena</i>	BOLD:AAB6438**	1 138	710	18
		<i>Lethrinus obsoletus</i>	BOLD:AAC1522 **	1	0	1
		<i>Lethrinus</i> sp_20HJ		0	10	
		<i>Lethrinus</i> sp_26HJ		0	1	
		<i>Lethrinus</i> sp_27HJ		0	24	
		<i>Lethrinus</i> sp_29HJ		0	2	
		<i>Lethrinus</i> sp_8HJ		0	161	
		<i>Lethrinus</i> sp3 (COLOR)		17	0	
		<i>Lethrinus</i> sp4 (COLOR)		1	0	
		<i>Lethrinus</i> sp5 (COLOR)		4	0	
		<i>Lethrinus xanthochilus</i>	BOLD:AAC1546	0	26	4
			POLYNEMIDAE	<i>Polydactylus malagasyensis</i>	BOLD:AAB7311**	1
<i>Polydactylus plebeius</i>	BOLD:AAC6244**			2	0	1
	MULLIDAE	Mullidae [BOLD:ADN0684]	BOLD:ADN0684*	0	5	1
		Mullidae_gen sp_2HJ		0	10	

Tableau 1.1: (suite 7)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès	
PERCIFORMES	MULLIDAE	<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	BOLD:AAB2592	0	12	2	
		<i>Parupeneus</i> [BOLD:AAB2590]	BOLD:AAB2590**	3	470	9	
		<i>Parupeneus</i> [BOLD:ADM7122]	BOLD:ADM7122*	0	2	2	
		<i>Parupeneus</i> [BOLD:AAB5978]	BOLD:AAB5978	14	68	5	
		<i>Parupeneus</i> [BOLD:AAB5980]	BOLD:AAB5980**	0	112	5	
		<i>Parupeneus cyclostomus</i>	BOLD:AAD1433**	1	0	1	
		<i>Parupeneus fraserorum</i>	BOLD:AAF8776**	0	2	2	
		<i>Parupeneus indicus</i>	BOLD:AAB0334	0	148	2	
		<i>Parupeneus macronemus</i>	BOLD:ACF0223**	7	53	7	
		<i>Parupeneus pleurostigma</i>	BOLD:AAD6266	0	26	3	
		<i>Parupeneus rubescens</i>	BOLD:AAC1405**	0	536	3	
		<i>Upeneus guttatus</i>	BOLD:AAH7551	0	2	1	
		<i>Upeneus</i> [BOLD:ACV4665]	BOLD:ACV4665	0	1	1	
		<i>Upeneus</i> [BOLD:ABZ7416]	BOLD:ABZ7416**	0	94	2	
		<i>Upeneus margarethae</i>	BOLD:AAB9714	0	35	2	
		<i>Upeneus moluccensis</i>	BOLD:AAB6469	0	1	1	
		<i>Upeneus pori</i>	BOLD:AAC1406	4	1	3	
		<i>Upeneus tragula</i>	BOLD:AAB9327**	0	1	1	
		PEMPHERIDAE	<i>Parapriacanthus ransonneti</i>	BOLD:AAC7599	152	0	3
			<i>Pempheris ibo</i>	BOLD:AAF8820	17	0	2
	<i>Pempheris</i> [BOLD:AAD1777]		BOLD:AAD1777**	0	42	1	
	MONODACTYLIDAE	<i>Monodactylus argenteus</i>	BOLD:AAA9698**	1	0	1	
	CORYPHAENIDAE	<i>Coryphaena hippurus</i>	BOLD:AAA5277	1	0	1	
	CHAETODONTIDAE	<i>Chaetodon ulietensis</i>	BOLD:AAC8636	1	0	1	
		<i>Chaetodon auriga</i>		246	29		
		<i>Chaetodon bennetti</i>	BOLD:ACE8647**	1	0	1	
		<i>Chaetodon blackburnii</i>	BOLD:AAE1178	1	0	1	
		<i>Chaetodon dolosus</i>		0	1		
		<i>Chaetodon falcula</i>		0	1		

Tableau 1.1: (suite 8)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	CHAETODONTIDAE	<i>Chaetodon guttattissimus</i>	BOLD:AAD3872**	1	0	1
		<i>Chaetodon interruptus</i>		1	0	
		<i>Chaetodon kleinii</i>	BOLD:AAC2841**	1	2	2
		<i>Chaetodon lunula</i>		9	1	
		<i>Chaetodon melannotus</i>	BOLD:AAC2848**	7	9	4
		<i>Chaetodon trifascialis</i>		1	0	
		<i>Chaetodon trifasciatus</i>	BOLD:AAB7102**	8	1	1
		<i>Chaetodon vagabundus</i>	BOLD:AAB3198**	0	5	2
		<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	BOLD:AAE1213	4	2	3
		<i>Chaetodon zanzibarensis</i>	BOLD:AAE9260**	2	0	1
		<i>Heniochus acuminatus</i>	BOLD:AAB5716**	0	6	2
		<i>Heniochus diphreutes</i>	BOLD:AAB5717	0	1	1
		POMACANTHIDAE	<i>Centropyge multispinis</i>	BOLD:AAD3135**	2	0
<i>Pomacanthus semicirculatus</i>	BOLD:ACK8181**		23	0	2	
TERAPONTIDAE	<i>Pelates quadrilineatus</i>	BOLD:AAA9700	0	6	1	
	<i>Terapon</i> [BOLD:ACV8977]	BOLD:ACV8977	33	0	1	
POMACENTRIDAE	<i>Abudefduf</i> [BOLD:ACK8109]	BOLD:ACK8109**	1	1	2	
	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>		0	1		
	<i>Abudefduf sparoides</i>		1	0		
	<i>Abudefduf vaigiensis</i>		20	0		
	<i>Amblyglyphidodon indicus</i>	BOLD:ACF1984**	4	0	1	
	<i>Amphiprion allardi</i>	BOLD:AAC4980	0	2	1	
	<i>Chromis atripectoralis</i>	BOLD:AAB9018**	1	0	1	
	<i>Chromis</i> [BOLD:ACF0042]	BOLD:ACF0042**	2	9	2	
	<i>Chromis fieldi</i>	BOLD:AAC0458**	1	0	1	
	<i>Chromis nigrura</i>	BOLD:AAD5022**	1	0	1	
	<i>Chromis ternatensis</i>	BOLD:AAC6972	2	0	1	
	<i>Chromis viridis</i>	BOLD:AAB4985**	377	0	6	
	<i>Chromis weberi</i>		15	0		



Tableau 1.1 : (suite 9)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	POMACENTRIDAE	<i>Chrysiptera annulata</i>	BOLD:AAF2723**	100	134	7
		<i>Chrysiptera brownriggii</i>	BOLD:AAB6234**	3	0	1
		<i>Dascyllus abudafur</i>	BOLD:AAB4091**	14	19	5
		<i>Dascyllus carneus</i>	BOLD:AAD7114	3	0	3
		<i>Dascyllus trimaculatus</i>	BOLD:AAB2685**	296	33	10
		<i>Neopomacentrus sororius</i>	BOLD:AAC8318**	10	0	4
		<i>Neopomacentrus</i> [BOLD:AAI3160]	BOLD:AAI3160	0	79	5
		<i>Plectroglyphidodon</i> [BOLD:AAB6988]	BOLD:AAB6988**	45	0	6
		<i>Plectroglyphidodon dickii</i>		19	0	
		<i>Pomacentrus agassizii</i>		7	0	
		<i>Pomacentrus</i> [BOLD:AAB9539]	BOLD:AAB9539**	8	0	4
		<i>Pomacentrus sulfureus</i>	BOLD:AAD2952**	2	0	1
		<i>Pomacentrus trilineatus</i>	BOLD:AAY3550**	574	71	25
		LABRIDAE	<i>Cheilinus</i> [BOLD:AAB4186]	BOLD:AAB4186	1	70
	<i>Cheilio</i> [BOLD:AAA6101]		BOLD:AAA6101**	0	586	1
	<i>Coris caudimacula</i>		BOLD:AAC2101**	0	2	1
	<i>Cymolutes</i> [BOLD:ADM8951]		BOLD:ADM8951*	0	1	1
	<i>Cymolutes praetextatus</i>		BOLD:AAF7751	0	147	5
	<i>Cymolutes torquatus</i>		BOLD:AAI9445	0	404	3
	<i>Epibulus insidiator</i>		BOLD:AAB8858**	1	0	1
	<i>Halichoeres</i> [BOLD:AAC7896]		BOLD:AAC7896	0	18	1
	<i>Halichoeres</i> [BOLD:AAF7654]		BOLD:AAF7654	0	2	2
	<i>Halichoeres scapularis</i>		BOLD:AAC0139**	0	110	1
	Labridae [BOLD:ADI3805]	BOLD:ADI3805*	0	3	3	
Labridae [BOLD:ACT0048]	BOLD:ACT0048	0	1	1		
Labridae [BOLD:ADI3844]	BOLD:ADI3844*	0	1	1		
<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	BOLD:AAD8577	0	149	11		
<i>Oxycheilinus</i> [BOLD:AAC3195]	BOLD:AAC3195	0	345	17		

Tableau 1.1 : (suite 10)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	LABRIDAE	<i>Pteragogus</i> [BOLD:AAV2736]	BOLD:AAV2736**	0	1	1
		<i>Pteragogus</i> [BOLD:AAZ4093]	BOLD:AAZ4093	0	214	5
		<i>Stethojulis</i> [BOLD:AAD4824]	BOLD:AAD4824**	3	6	4
		<i>Stethojulis strigiventer</i>	BOLD:AAE2186**	0	2	2
		<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	BOLD:ADI2646*	3	13 125	1
		<i>Stethojulis interrupta</i>	BOLD:AAC2336**	0	403	4
		<i>Thalassoma lunare</i>	BOLD:AAB0673**	0	1	1
	SCARIDAE	<i>Calotomus spinidens</i>	BOLD:AAD4765	2	3 120	18
		Scaridae [BOLD:ABW6983]	BOLD:ABW6983	0	1	1
		Scaridae [BOLD:ADI3252]	BOLD:ADI3252*	0	8	1
		Scaridae_gen sp_10HJ		0	1	
		Scaridae_gen sp_11HJ		0	1	
		Scaridae_gen sp_12HJ		0	6	
		<i>Scarus fuscopurpureus</i>	BOLD:AAD0849	0	2 683	12
		<i>Scarus</i> [BOLD:ABY4451]	BOLD:ABY4451	1	1 036	5
	<i>Scarus psittacus</i>	BOLD:AAB8901	0	19	3	
	TRIPTERYGIIDAE	<i>Enneapterygius</i> [BOLD:AAT9889]	BOLD:AAT9889**	2	0	1
		<i>Enneapterygius</i> [BOLD:ACV9383]	BOLD:ACV9383*	20	0	1
		Tripterygiidae sp1 (COLOR)		2	0	
	BLENNIIDAE	<i>Aspidontus dussumieri</i>		1	0	
		<i>Aspidontus</i> sp_1HJ		0	1	
		<i>Aspidontus tractus</i>		2	0	
		<i>Omobranchus</i> [BOLD:ACY8418]	BOLD:ACY8418*	1	0	1
		<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6132]	BOLD:AAE6132	0	1	1
		<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6131]	BOLD:AAE6131**	304	3 191	7
		<i>Plagiotremus rhinorhynchos</i>		1	0	
		<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	BOLD:AAD0784**	0	7	2
<i>Salarias</i> [BOLD:ACV7965]		BOLD:ACV7965	31	0	4	
<i>Salarias</i> [BOLD:ADN2100]	BOLD:ADN2100*	1	0	1		

Tableau 1.1: (suite 11)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
PERCIFORMES	CALLIONYMIDAE	<i>Callionymus filamentosus</i>	BOLD:ACZ1215	2	0	1
		<i>Diplogrammus infulatus</i>	BOLD:AAN1422	0	239	1
	ELEOTRIDAE	<i>Eleotris</i> [BOLD:ACV7471]	BOLD:ACV7471	1	0	1
	GOBIIDAE	<i>Amblygobius</i> [BOLD:AAB8727]	BOLD:AAB8727	0	148	2
		<i>Amblygobius sphynx</i>	BOLD:AAJ2321	0	573	1
		<i>Asterropteryx</i> [BOLD:AAC0108]	BOLD:AAC0108	6	31	5
		<i>Bathygobius</i> [BOLD:AAL7906]	BOLD:AAL7906	1	0	1
		<i>Gnatholepis</i> [BOLD:AAI5395]	BOLD:AAI5395	11	1 677	3
		Gobiidae [BOLD:ACV9382]	BOLD:ACV9382*	18	0	2
		Gobiidae [BOLD:ADM7236]	BOLD:ADM7236*	0	8	1
		Gobiidae [BOLD:ADM8879]	BOLD:ADM8879*	0	3	1
		Gobiidae sp3 (COLOR)		1	0	
		Gobiidae sp4 (COLOR)		1	0	
		Gobiidae sp5 (COLOR)		4	0	
		<i>Oplopomus</i> [BOLD:AAI3352]	BOLD:AAI3352	0	4 538	5
		<i>Valenciennea</i> [BOLD:AAC4124]	BOLD:AAC4124	1	0	1
		<i>Valenciennea helsdingenii</i>	BOLD:AAD4704**	0	1	1
		<i>Valenciennea sexguttata</i>	BOLD:AAC5611	0	3	3
		<i>Vanderhorstia</i> [BOLD:AAF0288]	BOLD:AAF0288	0	7	1
	MICRODESMIDAE	<i>Gunnellichthys</i> [BOLD:ADM8209]	BOLD:ADM8209*	0	1	1
		<i>Ptereleotris evides</i>	BOLD:AAD9105**	1	0	1
	EPHIPPIDAE	<i>Platax orbicularis</i>	BOLD:AAC6496	0	3	2
		<i>Platax teira</i>	BOLD:AAC5812	0	2	1
	SIGANIDAE	<i>Siganus argenteus</i>	BOLD:AAC6461	1	7	2
		<i>Siganus laqueus</i>	BOLD:AAB2341**	0	42	3
		<i>Siganus sutor</i>	BOLD:AAB6556**	519	14 502	2
	ZANCLIDAE	<i>Zanclus cornutus</i>		0	18	
	ACANTHURIDAE	<i>Acanthurus blochii</i>	BOLD:AAF0623	7	0	1
		<i>Acanthurus dussumieri</i>	BOLD:AAE4046	45	62	20

Tableau 1.1 : (suite 12)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès		
PERCIFORMES	ACANTHURIDAE	<i>Acanthurus mata</i>	BOLD:AAE4025	4	366	2		
		<i>Acanthurus nigricauda</i>	BOLD:AAB8729	22	107	12		
		<i>Acanthurus nigrofuscus</i>		1	0			
		<i>Acanthurus</i> sp_1HJ		3	0			
		<i>Acanthurus triostegus</i>	BOLD:AAA9362**	52	1	5		
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	BOLD:AAC6467**	41	5	13		
		<i>Ctenochaetus binotatus</i>	BOLD:AAB9166	1	0	1		
		<i>Ctenochaetus striatus</i>	BOLD:AAB9167**	3	0	1		
		<i>Naso annulatus</i>	BOLD:AAD4666	0	1	1		
		<i>Naso brevirostris</i>	BOLD:AAC1635	11	640	7		
		<i>Naso</i> sp_1HJ		2	0			
		<i>Zebrasoma</i> [BOLD:AAF6311]	BOLD:AAF6311	14	3	1		
		<i>Zebrasoma scopas</i>	BOLD:AAB3788**	1	0	1		
			NOMEIDAE	<i>Psenes cyanophrys</i>	BOLD:AAE0701	1	0	1
			SPHYRAENIDAE	<i>Sphyraena</i> [BOLD:AAD0400]	BOLD:AAD0400	3	0	2
	<i>Sphyraena</i> [BOLD:ACV9716]	BOLD:ACV9716		3	1540	4		
	<i>Sphyraena barracuda</i>	BOLD:AAA6100		33	0	3		
	<i>Sphyraena</i> [BOLD:AAF8900]	BOLD:AAF8900**		0	10	2		
PLEURONECTIFORMES	BOTHIDAE	Bothidae [BOLD:ADI1616]	BOLD:ADI1616*	0	65	2		
		Bothidae [BOLD:ADM7915]	BOLD:ADM7915**	0	2	1		
		Bothidae sp2 (COLOR)		1	0			
		<i>Bothus pantherinus</i>	BOLD:AAC9155**	20	75	6		
		<i>Crossorhombus valderostratus</i>	BOLD:AAF8808**	1	0	1		
TETRAODONTIFORMES	BALISTIDAE	<i>Balistoides viridescens</i>	BOLD:AAD0474	6	7	3		
		<i>Pseudobalistes fuscus</i>	BOLD:ACZ6203	4	0	4		
		<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	BOLD:AAB6992**	0	2	1		
		<i>Sufflamen chrysopterum</i>	BOLD:AAB1339**	5	0	1		
			MONACANTHIDAE	<i>Cantherhines pardalis</i>	BOLD:AAB9564**	3	0	2

Tableau 1.1 : (suite 13)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	Pièges lumineux	Sennes de fond	Barcodés avec succès
TETRAODONTIFORMES	MONACANTHIDAE	<i>Paramonacanthus barnardi</i>		1	0	
		<i>Paramonacanthus frenatus</i>	BOLD:AAI6357	0	200	10
		<i>Paramonacanthus pusillus</i>	BOLD:AAV6227	44	9	1
		<i>Pervagor janthinosoma</i>	BOLD:AAD6159	5	0	1
		<i>Pseudalutarius</i> [BOLD:AAI4531]	BOLD:AAI4531	4	17	4
	OSTRACIIDAE	<i>Lactoria</i> [BOLD:AAF2668]	BOLD:AAF2668	1	63	2
		<i>Lactoria cornuta</i>	BOLD:AAB2988	11	161	5
		<i>Ostracion cubicus</i>	BOLD:AAC2246**	2	14	4
	TETRAODONTIDAE	<i>Arothron hispidus</i>	BOLD:AAB9202**	34	16	9
		<i>Arothron immaculatus</i>	BOLD:AAD2857	2	0	2
		<i>Arothron stellatus</i>		0	2	
		<i>Canthigaster xanthinoptera</i>	BOLD:ACC1190**	2	0	2
		<i>Canthigaster bennetti</i>	BOLD:AAC6218**	5	0	2
		<i>Canthigaster petersii</i>	BOLD:AAD2222**	7	54	3
		<i>Canthigaster valentini</i>		2	0	
		<i>Lagocephalus</i> [BOLD:AAC5565]	BOLD:AAC5565	0	1	1
		Tetraodontidae sp2 (COLOR)		1	0	
		<i>Torquigener flavimaculosus</i>	BOLD:AAG3690	7	2	2
	Non identifié	Non identifiée	<i>Actinopterygii</i> [BOLD:ADN1799]	BOLD:ADN1799*	2	0

Ce travail a également permis de découvrir quatre espèces pour lesquelles deux BINs étaient associés au même nom : *Ostorhinchus taeniophorus* pour la catégorie 1 (**Tableau 1.2**), et *Sebastapistes strongia*, *Trachinocephalus myops*, et *Parupeneus barberinus* pour la catégorie 2 (**Tableau 1.3**). Ceci laisse supposer la présence de plusieurs espèces très difficilement discernables au sein de ces quatre espèces. Il ne s'agirait donc pas de quatre espèces, mais de quatre complexes d'espèces cryptiques.

### **1.3.3. Effort en barcoding ADN pour Madagascar**

D'après la liste actualisée rapportée par Fricke *et al.* (2018), 1 689 espèces de poissons marins sont connues dans la ZEE de Madagascar. Suite aux informations extraites de la base BOLD le 20 décembre 2018, seulement 410 espèces (soit environ 22,9%) avaient été barcodées et correspondaient chacune à un BIN. Parmi les 302 BINs obtenus au cours du présent travail, 120 BINs sont nouveaux pour Madagascar (**Tableau 1.1**). Plus de 50% de ces 120 nouveaux BIN pour Madagascar appartiennent aux familles des Pomacentridae (16 BINs), Apogonidae (14), Chaetodontidae (8), Labridae (8), Mullidae (8) et Lethrinidae (6). De plus, la présente étude a apporté 34 BINs qui n'avaient jamais été enregistrés dans la base de données BOLD. Parmi ces nouveaux BIN pour BOLD, aucun n'a été associé à un nom d'espèce, 15 ont été assignés au niveau genre+BIN, et 19 au niveau famille+BIN (**Tableau 1.1**). Plus de la moitié de ces nouveaux BINs pour BOLD appartiennent à la famille des Apogonidae (4 BINs), des Gobiidae (3), des Labridae (4), des Lethrinidae (4) et des Syngnathidae (3).

### **1.3.4. Nouvelles espèces pour Madagascar**

Cette étude a permis de découvrir, jusqu'à présent, neuf espèces nouvelles qui n'avaient jamais été observées à Madagascar. Ces nouvelles espèces pour Madagascar sont parmi les 158 BINs qui ne présentaient aucune ambiguïté et qui ont été associés à un nom d'espèce à savoir : *Chaetodon ulietensis* Cuvier 1831, *Diagramma labiosum* Macleay 1883, *Dipterygonotus balteatus* Valenciennes 1830, *Equulites klunzingeri* Steindachner 1898, *Foa fo* Jordan & Seale 1905, *Ostorhinchus gularis* Fraser & Lachner 1984, *Paramonacanthus frenatus* Peters 1855, *Pempheris ibo* Randall & Victor 2015, et *Scarus fuscopurpureus* Klunzinger 1871.

**Tableau 1.2 :** Espèces dont les différents BINs associés proviennent d'individus capturés dans différentes zones géographiques.

Nom de l'espèce dans BOLD	Présent travail		Autres travaux dans la base BOLD	
	BIN correspondant	Distribution géographique dans BOLD	BINs correspondants au même nom	Distribution géographique dans BOLD
<i>Amblygobius phalaena</i>	BOLD:AAB8727	Ouest de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB8728	Centre de l'Océan Pacifique
<i>Antennarius striatus</i>	BOLD:AAO6018	Est de l'Océan Atlantique, Est de l'Océan Indien, Sud de l'Océan Pacifique	BOLD:AAF2509	Ouest de l'Océan Atlantique, Nord de l'Océan Pacifique
<i>Apogon semiornatus</i>	BOLD:AAD2206	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAD2207	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Asterropteryx semipunctata</i>	BOLD:AAC0108	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC0105 / BOLD:AAC0106 / BOLD:AAC0107 / BOLD:AAC0109	Sud et Nord de l'Océan Pacifique, Nord de l'Océan Atlantique
<i>Cheilinus chlorourus</i>	BOLD:AAB4186	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB4185 / BOLD:ACE8465	Océan Pacifique
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	BOLD:AAI8860	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAE9785 / BOLD:ACR0421	Nord de l'Océan Pacifique
<i>Dendrochirus brachypterus</i>	BOLD:AAC9564	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC9563	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Diagramma pictum</i>	BOLD:AAD4477	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB9940	Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Epinephelus rivulatus</i>	BOLD:ACZ9919	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAF0433	Est de l'océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Fowleria variegata</i>	BOLD:AAD8726	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAD8727 / BOLD:ACC5212	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Gazza minuta</i>	BOLD:AAB7096	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAA9823	Nord et Est de l'Océan Indien, et Nord-ouest de l'Océan Pacifique
<i>Gerres longirostris</i>	BOLD:AAE6359	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAE6360	Sud de l'océan Pacifique
<i>Halichoeres nebulosus</i>	BOLD:AAC7896	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC7897 / BOLD:AAD5811	Est de l'Océan Indien, Nord de l'Océan Pacifique
<i>Halichoeres zeylonicus</i>	BOLD:AAF7654	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAF7655	Nord et Est de l'Océan Indien
<i>Hippichthys spicifer</i>	BOLD:AAE5342	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:ADA9516	Nord de l'Océan Pacifique
<i>Hippocampus histrix</i>	BOLD:AAE5356	Sud-ouest et Nord de l'Océan Indien	BOLD:AAE5355	Nord de l'Océan Pacifique

**Tableau 1.2 : (Suite 1)**

Nom de l'espèce dans BOLD	Présent travail		Autres travaux dans la base BOLD	
	BIN correspondant	Distribution géographique dans BOLD	BINs assignés aux mêmes noms	BIN correspondant
<i>Lethrinus harak</i>	BOLD:AAC1521	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC1520	Est de l'Océan Indien , Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Lethrinus miniatus</i>	BOLD:AAC8078	Sud-ouest et Nord de l'Océan Indien	BOLD:AAC8077	Est de l'Océan Indien
<i>Lethrinus nebulosus</i>	BOLD:ABY6363	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:ACE7416 / BOLD:AAE3737/ BOLD:AAB2308	Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Lutjanus lutjanus</i>	BOLD:AAA8168	Ouest, Nord et Est de l'Océan Indien	BOLD:AAA8169	Nord de l'Océan Pacifique
<i>Nectamia fusca</i>	BOLD:AAL9262	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAF8240 / BOLD:ABZ1276	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Nectamia savayensis</i>	BOLD:AAD9453	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAD6832 / BOLD:AAD9454/ BOLD:AAF1913 / BOLD:ABY4865	Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Neoniphon sammara</i>	BOLD:AAC8278	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC6632	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Ostorhinchus aureus</i>	BOLD:ACE9301	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAD5599	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Ostorhinchus cookii</i>	BOLD:AAC2084	Ouest et Est de l' Océan Indien	BOLD:AAC2085 / BOLD:AAC2086 BOLD:AAC2086	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Ostorhinchus taeniophorus</i> <sup>a</sup>	BOLD:AAD8453 BOLD:AAD8454	Ouest et Est de l' Océan Indien	BOLD:ACP7798	Ouest et Center Océan Pacifique
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	BOLD:AAC3195	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC7530 / BOLD:AAC7531	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Petroscirtes mitratus</i>	BOLD:AAE6131	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAE3283 / BOLD:ADK6555	Nord de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	BOLD:AAB6988	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB6989	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Plesiops coeruleolineatus</i>	BOLD:AAE4785	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAE4786 / BOLD:AAE4787	Sud de l'Océan Pacifique
<i>Pomacentrus caeruleus</i>	BOLD:AAB9539	Ouest et Est de l'Océan Indien	BOLD:ADW3804 / BOLD:ADW3805	Nord de l'Océan Indien

<sup>a</sup> complexe d'espèces cryptiques



**Tableau 1.2 : (Suite 2)**

Nom de l'espèce dans BOLD	Le présent travail		Autres travaux dans la base BOLD	
	BINs	Zones de distribution dans BOLD	BINs assignés aux mêmes noms	Zones de distribution dans BOLD
<i>Pristiapogon fraenatus</i>	BOLD:AAJ1264	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAD6833 / BOLD:ADC1718	Est de l'Océan Indien , Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Pseudalutarius nasicornis</i>	BOLD:AAI4531	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAE8257	Sud de l'Océan Pacifique
<i>Sargocentron diadema</i>	BOLD:AAB3424	Ouest, Nord et Est de l'Océan Indien	BOLD:AAB3425	Océan Pacifique
<i>Scarus ghobban</i>	BOLD:ABY4451	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB3544 / BOLD:AAB3545	Est de l'Océan Indien, Ouest et Est de l'Océan Pacifique
<i>Sphyraena flavicauda</i>	BOLD:AAF8900	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAG2679	Est de l'Océan Indien
<i>Stolephorus indicus</i>	BOLD:AAG4825	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB7978 / BOLD:AAB7978	Nord de l'Océan Indien, et Nord de l'Océan Pacifique
<i>Synanceia verrucosa</i>	BOLD:AAE2821	Ouest de l'Océan Indien, Sud et Centre de l'Océan Pacifique	BOLD:AAE2820	Nord de l'Océan Pacifique
<i>Tylosurus crocodilus</i>	BOLD:AAC4148	Océan Indien, Nord et Centre de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB9821 / BOLD:ABY6772	Ouest de l'Océan Atlantique, Est de l'Océan Pacifique
<i>Valenciennea puellaris</i>	BOLD:AAC4124	Ouest et Est de l' Océan Indien	BOLD:AAC4125	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Vanderhorstia ornatissima</i>	BOLD:AAF0288	Ouest et Est de l' Océan Indien	BOLD:ACC5236	Sud de l'Océan Pacifique

**Tableau 1.3 :** Espèces dont les différents BINs associés proviennent d'individus capturés dans des zones géographiques qui ne diffèrent pas clairement.

Nom de l'espèce dans BOLD	Le présent travail		Autres travaux dans la base BOLD	
	BINs	Zones de distribution dans BOLD	BINs assignés aux mêmes noms	Zones de distribution dans BOLD
<b>Espèce assignée à plus de 2 BINs</b>				
<i>Trachinocephalus myops</i> <sup>a</sup>	BOLD:AAA9578 BOLD:ABX6347	Océan Indien et Pacifique	BOLD:AAA9580 / BOLD:AAA9581/ BOLD:AAA9582 / BOLD:ACF3856/ BOLD:ACF3856	Océan Atlantique, Océan Indien, Nord de l'Océan Pacifique
<i>Selar crumenophthalmus</i>	BOLD:AAB0871	Ouest de l'Océan Indien, et Ouest de l'océan Pacifique	BOLD:AAB0870	Ouest de l'Océan Atlantique, Ouest de l'Océan Indien, et Ouest de l'océan Pacifique
<i>Parupeneus heptacanthus</i>	BOLD:AAB2590	Ouest et Est de l'Océan Indien	BOLD:AAB2589 BOLD:AAI4268	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Caesio caeruleaurea</i>	BOLD:AAB4822	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAB4823 / BOLD:ABZ2197	Ouest de l'Océan Indien, Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Synodus variegatus</i>	BOLD:AAB5069	Ouest et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB5072	Est de l'Océan Indien
<i>Dactyloptena orientalis</i>	BOLD:AAB5966	Ouest et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB5965	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Parupeneus barberinus</i> <sup>a</sup>	BOLD:AAB5978 BOLD:AAB5980	Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB5979	Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Gerres filamentosus</i>	BOLD:AAC0377	Ouest et Nord de l'Océan Indien	BOLD:AAC0379 / BOLD:AAC0380/ BOLD:AAC0382 / BOLD:AAC0383/ BOLD:AAL5737 / BOLD:AAY1477/ BOLD:ADC2070	Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique

<sup>a</sup> complexe d'espèces cryptiques

**Tableau 1.3 :** (Suite 1)

Nom de l'espèce dans BOLD	Le présent travail		Autres travaux dans la base BOLD	
	BINs	Zones de distribution dans BOLD	BINs assignés aux mêmes noms	Zones de distribution dans BOLD
<i>Hemiramphus far</i>	BOLD:AAC0565	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC0563 / BOLD:AAX1441	Ouest, Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Gerres oyena</i>	BOLD:AAC1291	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAC1288 / BOLD:AAC1289/ BOLD:AAC1290 / BOLD:AAC1290	Ouest, Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Sebastapistes strongia</i> <sup>a</sup>	BOLD:AAC4542 BOLD:AAC4543	Sud-Ouest de l'Océan Indien, et Ouest de l'océan Pacifique	BOLD:AAC4545 / BOLD:ACD1673	Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Lagocephalus sceleratus</i>	BOLD:AAC5565	Océan Indien, Mer Méditerranée, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAC5566 / BOLD:AAC5567	Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Epinephelus flavocaeruleus</i>	BOLD:AAD1767	Ouest et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:ACE3678 / BOLD:ACE8264	Ouest de l'Océan Indien
<i>Carangoides coeruleopinnatus</i>	BOLD:AAD2297	Ouest et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique	BOLD:AAB3475 BOLD:AAD2298	Ouest et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique
<i>Stethojulis albovittata</i>	BOLD:AAD4824	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:ACF2947	Ouest de l'Océan Indien
<i>Lactoria fornasini</i>	BOLD:AAF2668	Ouest de l'Océan Indien, et Ouest de l'océan Pacifique	BOLD:AAF2667	Ouest de l'Océan Indien
<i>Zebrasoma desjardinii</i>	BOLD:AAF6311	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:ACV8450	Ouest de l'Océan Indien
<i>Apogon coccineus</i>	BOLD:AAU1535	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAJ8751	Ouest de l'Océan Indien
<i>Chromis opercularis</i>	BOLD:ACF0042	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAJ0279	Ouest de l'Océan Indien
<i>Upeneus vittatus</i>	BOLD:ACV4665	Ouest et Est de l'Océan Indien	BOLD:ABZ7416	Ouest et Est de l'Océan Indien
<i>Terapon jarbua</i>	BOLD:ACV8977	Ouest de l'Océan Indien	BOLD:AAA9351 / BOLD:AAA9352/ BOLD:AAA9354 / BOLD:ADR6412	Ouest, Nord et Est de l'Océan Indien, Ouest de l'Océan Pacifique

## 1.4. Discussion

Ce travail a mis en évidence l'efficacité du barcoding ADN comme outil d'inventaire de la biodiversité en étudiant de jeunes poissons. Une étude menée par Grande *et al.* (2018) dans une zone tropicale du sud-ouest de l'océan Atlantique avait seulement observé 76 espèces de post-larves de poissons récifaux dans 465 échantillons (un échantillon correspond aux captures d'un piège lumineux par nuit) en utilisant des techniques d'identification traditionnelles (morphologie). Ces auteurs avaient reconnu que ce nombre d'espèces était très faible comparé aux 733 espèces de poissons de récif, dont 111 espèces endémiques, présentes dans la zone (Pinheiro *et al.*, 2018). Grande *et al.* (2018) ont donc émis l'hypothèse que ce faible nombre d'espèces pouvait être lié aux erreurs d'identification en raison du chevauchement des caractères méristiques entre espèces. De même, Ko *et al.* (2013) avaient déjà rapporté l'inefficacité des caractères morphologiques pour séparer certaines espèces. En revanche, le présent travail a permis d'identifier 265 espèces de post-larves de poissons récifaux dans seulement 286 échantillons en utilisant le barcoding ADN. Une étude conduite par Jaonalison *et al.* (2016) dans les mêmes sites que ceux du présent travail, utilisant le même type de pièges lumineux et les techniques d'identification traditionnelles, avait obtenu 128 morphotypes de post-larves de poissons récifaux à partir de 145 échantillons, dont seulement 79 avaient été identifiés jusqu'à l'espèce. En rapportant cet effort à la **Figure 1.1a** de ce chapitre, 145 échantillons devraient apporter environ 180 espèces, soit une richesse spécifique environ 40% plus élevée que celle obtenue par Jaonalison *et al.* (2016). Ces résultats, déjà signalés par Meredith *et al.* (2017), confirment l'utilité du barcoding ADN pour identifier les jeunes poissons, et mettent en évidence la plus grande efficacité du barcoding ADN par rapport aux techniques traditionnelles.

Le barcoding ADN contribue à l'amélioration des connaissances en biodiversité des poissons aussi bien à l'échelle locale qu'à l'échelle globale. En Afrique du Sud, Steinke *et al.* (2016) ont révélé que le barcoding ADN avait amélioré la connaissance de la biodiversité en poissons de ce pays. En effet, ces auteurs ont découvert jusqu'à 90 nouvelles espèces pour l'Afrique du Sud après dix années de suivis de post-larves. De même à La Réunion, Collet *et al.* (2018) ont démontré l'importance de l'étude des post-larves de poissons pour améliorer les connaissances en biodiversité des poissons en utilisant le barcoding ADN. Ces auteurs ont ainsi trouvé 55 nouveaux BINs et dix espèces qui n'avaient jamais été enregistrées dans la ZEE de la Réunion au cours d'une seule saison chaude (soit 108 échantillons seulement). Les résultats de ce présent travail semblent donc en accord avec les résultats obtenus dans d'autres régions puisque 120 nouveaux BINs et neuf espèces qui n'avaient jamais été enregistrées à Madagascar ont été

observés au cours de trois saisons chaudes (364 échantillons). En se référant au « Catalog of Fishes<sup>3</sup> », quatre de ces neuf nouvelles espèces pour Madagascar, *Dipterygonotus balteatus*, *Foa fo*, *Paramonacanthus frenatus*, et *Pempheris ibo*, sont déjà connues dans la région ouest de l’océan Indien. Les cinq autres espèces *Chaetodon ulietensis*, *Diagramma labiosum*, *Equulites klunzingeri*, *Ostorhinchus gularis*, et *Scarus fuscopurpureus*, seraient de nouvelles espèces pour la région, ce présent travail entraînant donc une extension de leur aire de distribution. En se rapportant aux efforts d’échantillonnage, le nombre des nouvelles espèces observées pour Madagascar dans le cadre de cette étude paraît inférieur à celui de l’Afrique du Sud et de La Réunion. Ceci pourrait être lié au fait que l’échantillonnage effectué à Madagascar correspond à une zone plus restreinte par rapport à la taille du pays. Cependant, le présent travail a contribué à l’amélioration des connaissances en biodiversité des poissons à l’échelle mondiale puisque 34 BINs nouveaux pour la base BOLD ont été obtenus. Ces nouveaux BINs pour BOLD peuvent correspondre à des espèces qui n’ont jamais été décrites ou à des espèces dont les adultes n’ont pas encore été barcodés (Weigt *et al.*, 2012). Une des principales raisons expliquant le fait que la présente étude ait permis d’obtenir de nouveaux BINs pour BOLD peut être liée à la manière dont les spécimens sont généralement sélectionnés pour les analyses ADN. En général, les spécimens sont d’abord regroupés en fonction de la similarité de leurs morphologies. Étant donné que le nombre de spécimens à barcoder par morphotype est souvent limité, des espèces morphologiquement très proches peuvent être confondues. Dans le présent travail, plusieurs spécimens ont été barcodés pour chaque morphotype. Cette démarche est particulièrement utile dans le cas des Lethrinidae car des espèces cryptiques sont souvent rencontrées dans cette famille (Healey *et al.*, 2018) et les traits morphologiques ne permettent pas de distinguer certaines espèces entre elles (Ponton *et al.*, 2013). Dans le cadre de cette étude, BOLD a identifié un total de 14 BINs différents pour la famille de Lethrinidae, avec quatre nouveaux BINs pour BOLD. Cette découverte de nouveaux BINs parmi les Lethrinidae confirme non seulement que le barcoding ADN peut aider à détecter les espèces cryptiques (Trivedi *et al.*, 2016), mais démontre également que la façon dont les individus sont sélectionnés pour les analyses ADN est importante pour assurer une meilleure connaissance de la biodiversité en poissons.

Même si le barcoding ADN semble un outil incontournable pour identifier les jeunes poissons, il n’a pas été possible d’attribuer un nom d’espèce à certains individus barcodés. Wibowo *et al.* (2017) ont également observé que 68% des morphotypes des larves de poissons collectées dans

---

<sup>3</sup> <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

les marécages tropicaux en Indonésie ne pouvaient pas être associés à un nom d'espèce. Selon ces auteurs, le problème majeur serait le manque de séquences de référence CO1 dans la base. Pour le présent travail, 144 BINs n'ont pas été clairement associés à un nom d'espèce. Sur ces 144 BINs, 38 (en excluant les 34 nouveaux BIN pour BOLD) ne correspondent à aucun nom d'espèce dans la base BOLD. Pour les 71 BINs restants, c'est la présence d'ambiguïtés sur le nom de l'espèce correspondant à chaque BIN dans BOLD qui a empêché d'identifier avec certitude les individus. En effet, le nom de l'espèce correspondant à chacun de ces BINs se retrouvait correspondre à d'autres BINs provenant d'autres projets dans BOLD alors qu'il ne devrait y avoir qu'un seul BIN pour chaque espèce (Ratnasingham et Hebert, 2013). Pour 44 des 71 BINs, soit 62%, les noms d'espèces associés étaient également associés à des BINs correspondant à des spécimens capturés dans une zone géographique différente (**Tableau 1.2**). Par exemple, *Plectroglyphidodon lacrymatus* est associé à deux BINs : BOLD:AAI8860 et BOLD:AAB6989. Le premier, obtenu dans le cadre de cette étude est uniquement observé dans la région sud-ouest de l'océan Indien, tandis que le deuxième est observé dans la région ouest de l'océan Pacifique. Dans ce cas, *Plectroglyphidodon lacrymatus* pourrait correspondre à deux espèces différentes : l'une présente dans l'océan Indien, l'autre dans le Pacifique. Ne sachant laquelle de ces deux espèces est réellement *P. lacrymatus*, et dans le but de ne pas augmenter la quantité de fausses informations dans BOLD, les spécimens correspondants au BIN obtenu dans le cadre de cette présente étude ont été identifiés comme *Plectroglyphidodon* [BOLD:AAI8860]. Pour les 27 BINs restants, aucun patron dans la distribution spatiale des BINs qui correspondent à une même espèce n'a été détecté (**Tableau 1.3**). Par exemple, *Zebrasoma desjardini* est à la fois associé au BIN BOLD:AAF6311 et au BIN BOLD:ACV8450, ces deux BINS correspondent à des individus collectés dans la région ouest de l'océan Indien. Ce type d'ambiguïté peut correspondre à des erreurs d'identification qui se produisent souvent dans les laboratoires (Collins et Cruickshank, 2013). Ainsi, Semmens *et al.* (2004) avaient déjà révélé la difficulté de distinguer morphologiquement les individus de l'espèce *Zebrasoma desjardini* de ceux de l'espèce *Zebrasoma veliferum*. De telles erreurs d'identification peuvent causer des problèmes importants dans les bases de référence telles que BOLD comme déjà souligné par Leis (2015). Ces problèmes mettent en évidence le besoin important de révision des informations présentes dans les bases de référence.

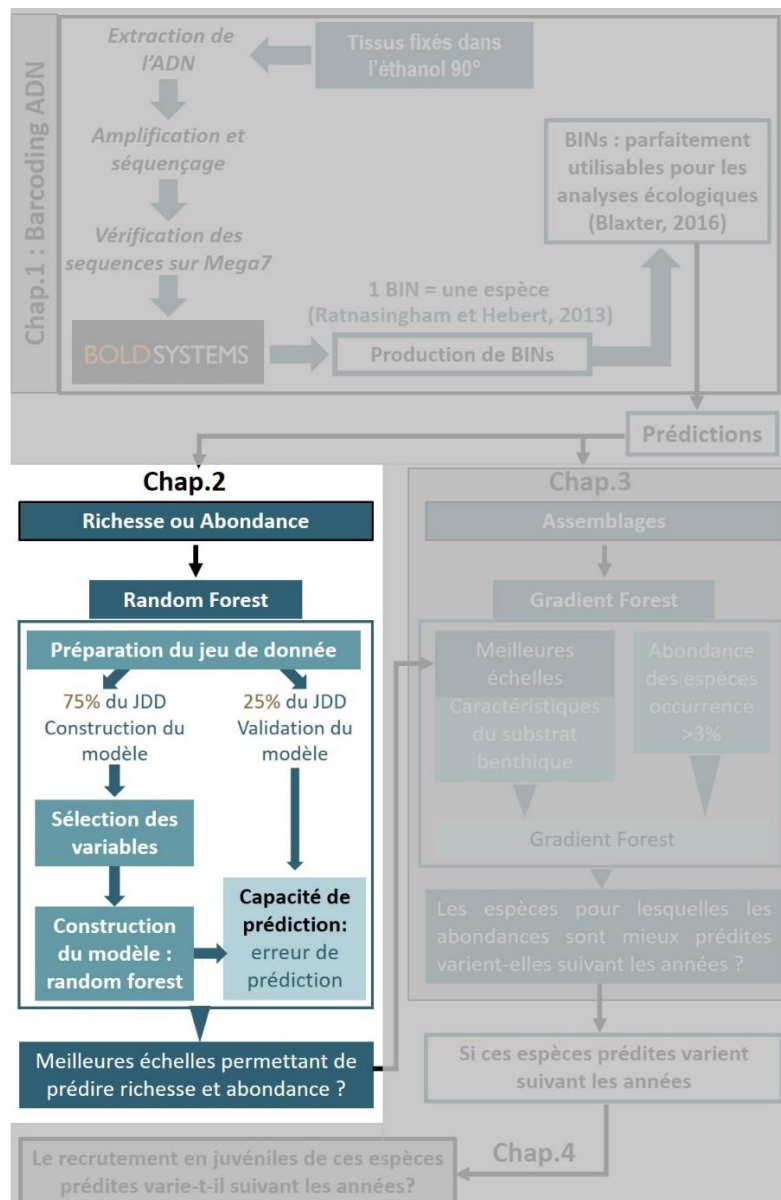
Une augmentation de l'effort en termes de barcoding ADN, non seulement sur les poissons adultes, mais également sur les jeunes poissons, est importante pour une meilleure connaissance de la biodiversité en poissons. Par exemple, actuellement 1 919 espèces de poissons sont

connues dans la ZEE d'Afrique du Sud, mais seulement 1 006 (52,4%) ont été barcodées (Steinke *et al.*, 2016). Néanmoins, ces auteurs ont démontré que l'effort en termes de barcoding ADN réalisé sur plus de la moitié des espèces de poissons présentes dans ce pays a ajouté 90 nouvelles espèces en analysant des jeunes poissons et 139 en analysant des adultes. Pour Madagascar, parmi les 1 689 espèces de poissons marins rapportées par Fricke *et al.* (2018), seulement 410 (~ 24%) avaient été barcodées avant le présent travail. La présente étude a apporté 120 nouveaux BINs et neuf nouvelles espèces pour Madagascar. Par conséquent, Madagascar compte désormais 1 708 espèces de poissons marins, dont 530 (~ 31%) ont été barcodées. Cependant, cet effort en termes de barcoding ADN n'est encore qu'à un stade peu avancé par rapport aux autres pays de la zone occidentale de l'océan Indien tel que l'Afrique du Sud. En conduisant des études à l'échelle nationale, non seulement sur les jeunes poissons, mais également sur les adultes, l'augmentation de cet effort devrait améliorer fortement les connaissances en biodiversité des poissons de Madagascar. Cela permettra ainsi de mettre à jour la liste des poissons de Madagascar rapportée par Fricke *et al.* (2018).

### **1.5. Conclusion**

En conclusion, le présent travail souligne clairement l'importance du barcoding ADN comme un outil incontournable pour améliorer la connaissance de la biodiversité des poissons marins à Madagascar. Ce travail, qui a apporté une grande quantité de nouvelles séquences de poissons pour Madagascar, représente une importante étape de base pour mettre en place une base de référence nationale pour les séquences des poissons marins. L'importante proportion d'espèces de poissons qui n'ont jamais été barcodées justifie que l'effort en termes de barcoding ADN réalisé sur les poissons marins de Madagascar soit poursuivi. L'augmentation de cet effort devra porter sur des études à plus grande échelle puisque ce travail n'a été effectué que dans une zone géographique très restreinte. Avec le présent travail, neuf nouvelles espèces ont toutefois été répertoriées pour Madagascar. Ce nombre sera probablement augmenté lorsque tous les BINs seront associés à un nom d'espèce précis. Pourtant, même si certains BINs n'ont pas été associés à un nom d'espèce précis, ces BINs peuvent parfaitement être utilisés pour réaliser des études relatives à la biodiversité et à l'écologie (Blaxter, 2016). De ce fait, les espèces identifiées à travers les BINs permettront d'étudier leurs réponses aux conditions environnementales.

## Chapitre 2. Influence des conditions environnementales sur la richesse et l'abondance des post-larves de poissons récifaux





## 2.1. Introduction

Plusieurs études ont mis en exergue le besoin de travaux sur les post-larves de poissons afin d'effectuer un suivi des écosystèmes marins (Hsieh *et al.*, 2005 ; Cowen *et al.*, 2007 ; Koslow *et al.*, 2013). En effet, la distribution, la richesse spécifique, et l'abondance des post-larves pourraient-être influencées par les processus biophysiques (Jackson *et al.*, 2001 ; Leathwick *et al.*, 2006 ; Mavruk *et al.*, 2018) et le stress croissant résultant des activités anthropiques (Jackson *et al.*, 2001). Ainsi, la connaissance de la variation dans le temps de la richesse spécifique et de l'abondance des post-larves pourrait aider non seulement à documenter les modifications des écosystèmes marins (Wernberg *et al.*, 2013), mais également à détecter les changements dans les communautés de poissons (Koslow et Wright, 2016). L'approvisionnement en post-larves de poissons dans les habitats côtiers est non seulement fonction de la taille du stock de reproducteurs (Moser et Watson, 1990) mais il détermine aussi le renouvellement des populations adultes (Takahashi et Watanabe, 2004). Le rôle central des post-larves dans la dynamique des populations de poissons souligne le besoin urgent de mieux comprendre comment leur richesse spécifique et leur abondance varient dans les habitats côtiers.

Les fortes corrélations entre la survie et le déplacement des post-larves de poissons, et les facteurs biophysiques (y compris les conditions hydrodynamiques et la disponibilité en nourriture) devraient permettre de prédire la richesse et l'abondance de ces post-larves dans les habitats côtiers. Ces prédictions peuvent renseigner sur la structure des assemblages qui s'installeront dans ces habitats, et donc sur les populations adultes, une information importante pour la gestion des ressources (Francis *et al.*, 2011). Ainsi, la richesse et l'abondance des post-larves ne sont pas uniquement importantes pour l'étude des populations de poissons, mais elles le sont également pour la modélisation des processus écologiques intégrant des variables environnementales (Nicolas *et al.*, 2010 ; França *et al.*, 2012). De nombreuses techniques ont été utilisées par certaines études antérieures pour prédire la richesse et l'abondance des poissons. Par exemple, Francis *et al.* (2005) et Klemas (2012) ont utilisé des modèles additifs généralisés (GAM) pour prédire l'abondance de poissons, tandis que Vasconcelos *et al.* (2015) ont utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) pour prédire la richesse des poissons dans les estuaires. Par ailleurs, França et Cabral (2015) ont constaté la meilleure performance des arbres de classification et de régression (CART) pour prédire la richesse en juvéniles de poissons dans les estuaires par rapport aux GLM, GAM et arbres de régression renforcée (BRT). Ces techniques présentent en effet une grande sensibilité aux données présentes dans le jeu de

données d'apprentissage, c'est-à-dire le jeu de données utilisé pour la construction du modèle, et dans celui de données de test, c'est-à-dire le jeu de données utilisé pour valider la performance du modèle. Par ailleurs, Knudby *et al.* (2010) avaient constaté la très bonne performance de l'algorithme de forêts aléatoires (Random Forest) pour prédire la richesse en poissons comparée à toutes les techniques de modélisation susmentionnées, y compris CART. Toutes ces études relatives à la modélisation ont toujours été axées sur les juvéniles et adultes de poissons dans les estuaires. Ceci est dû au fait que l'identification précise au niveau de l'espèce de petits individus comme les post-larves est le plus souvent difficile. Les quelques études focalisées sur les post-larves se sont uniquement concentrées soit sur une seule espèce (Jenkins *et al.*, 1999 ; Koehl *et al.*, 2007), soit sur des individus identifiés au niveau de la famille (Burgess *et al.*, 2007).

Toutes ces études visant à modéliser la richesse et l'abondance de poissons étaient basées sur des variables enregistrées au moment de l'échantillonnage, soit *in situ*, soit en utilisant les données obtenues par télédétection. Cependant, les conditions environnementales rencontrées avant la période d'échantillonnage devraient être importantes pour effectuer une prédiction de la richesse et de l'abondance des post-larves de poissons, car elles peuvent influencer la distribution spatiale, la survie, et la structure des assemblages de larves approvisionnant les habitats côtiers. Une approche utilisant les conditions océaniques obtenues par télédétection au cours des quelques jours précédant l'échantillonnage n'a jamais été utilisée pour prédire la richesse et l'abondance des post-larves et son utilité reste donc à démontrer. Bien que le développement de modèles prédictifs basés sur les conditions océaniques obtenues par télédétection reste un défi, cette approche a été utilisée avec succès pour prédire l'apparition des blooms de méduses (Albajes-Eizagirre *et al.*, 2011).

Basé sur des estimations précises de la richesse de post-larves de poissons obtenues grâce à l'utilisation du barcoding ADN, le travail présenté dans ce chapitre vise à : 1) identifier les meilleures échelles de conditions océaniques obtenues par télédétection permettant de prédire avec précision les variations de la richesse et de l'abondance des post-larves ; 2) définir les principales variables obtenues par télédétection déterminant les variations de la richesse et de l'abondance ; et 3) découvrir comment les performances des modèles varient entre deux sites côtiers contrastés. Une hypothèse a été émise : les variables qui prédisent le mieux les variations de la richesse et de l'abondance des post-larves dans les deux sites sont différentes. Pour tester cette hypothèse, l'algorithme de forêts aléatoires (Random Forest, RF) a été utilisé pour modéliser la richesse et l'abondance des post-larves de poissons provenant des deux sites

contrastés dans le sud-ouest de Madagascar. Les modèles RF ont été construits à l'aide des informations enregistrées localement (variables locales) et des variables obtenues par télédétection extraites à différentes échelles spatiales et temporelles.

## **2.2. Matériels et méthodes**

### **2.2.1. Les variables expliquées**

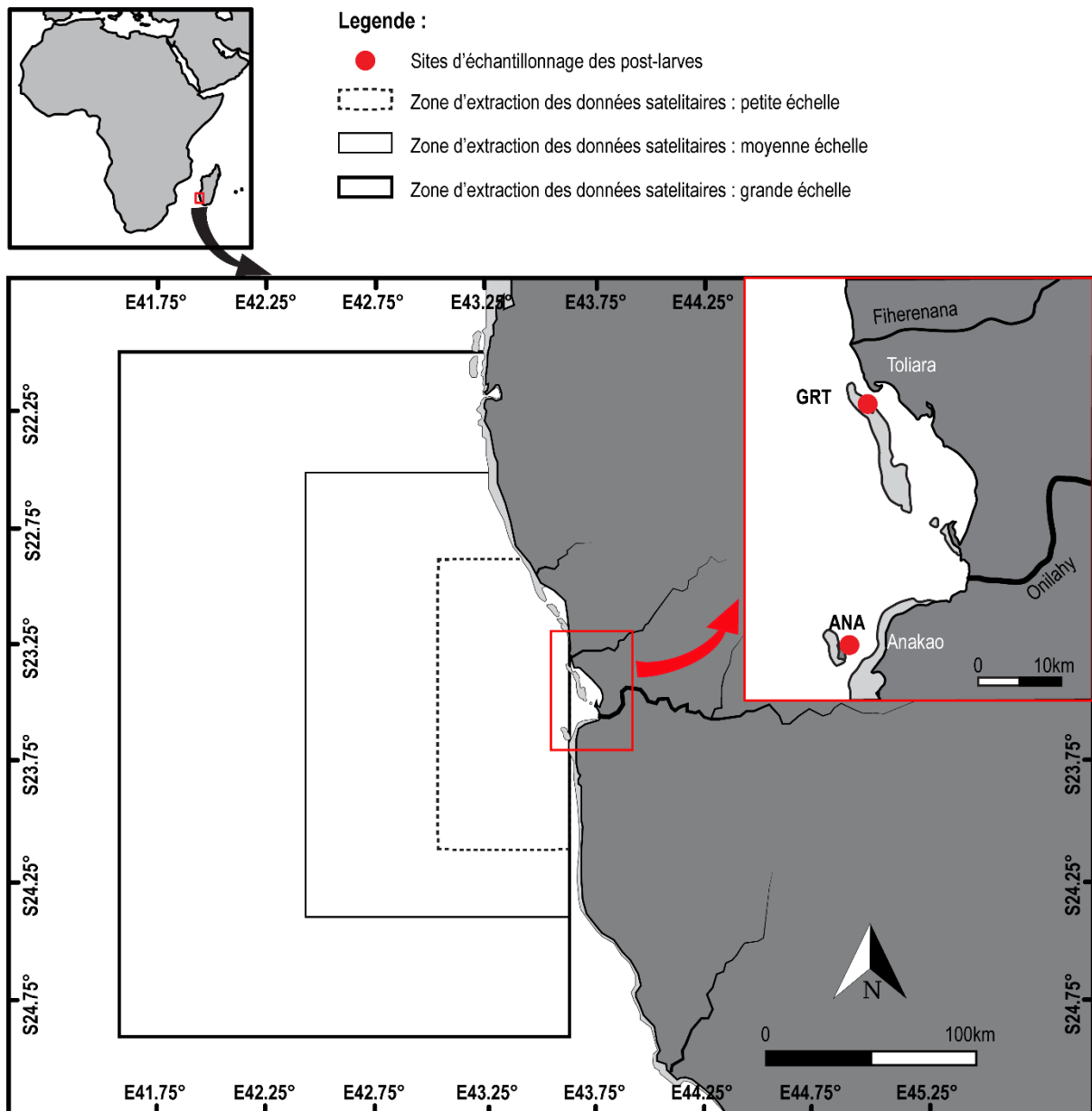
Les variables expliquées à savoir la richesse et l'abondance utilisées pour ce chapitre sont basées sur la capture mensuelle des post-larves réalisée au cours de trois saisons chaudes, de novembre à avril, en 2014-2015, 2016-2017 et 2017-2018. Mais, la richesse (S) et l'abondance (N) des post-larves dans chaque échantillon n'ont pas pris en compte les espèces de petits poissons pélagiques (Clupeiformes et Atheriniformes). Bien que les pièges lumineux SLEEP aient été conçus de manière à ne pas capturer les individus de ces ordres, ils peuvent être parfois abondants dans certains échantillons. Leur abondance a été donc considérée parmi des variables locales expliquant les variabilités de la richesse et abondance des post-larves dans les pièges lumineux dans les modèles. En effet, un nombre important de petits poissons pélagiques peut réduire l'efficacité des pièges lumineux et donc influencer les S et N de post-larves de poissons récifaux. La variabilité de la composition des captures a été évaluée à partir du nombre d'espèces communes dans les deux sites pour chaque mois, et peut être visualisée à partir de courbes générées par la fonction « zeta-diversity decline » du package R « zetadiv ».

### **2.2.2. Les variables environnementales**

Plusieurs variables locales ont été enregistrées pour chaque site durant la pose des pièges lumineux : température de l'eau de surface à l'aide d'un thermomètre, transparence de l'eau à l'aide d'un disque de Secchi, vitesse et direction du vent à l'aide d'un anémomètre et d'une boussole. En raison de problèmes techniques, la salinité de l'eau de surface n'a pu être enregistrée que pour la saison d'échantillonnage 2017-2018 et n'a donc pas été retenue pour les analyses. Ces variables locales ont été choisies du fait qu'elles peuvent influencer l'efficacité du piège lumineux à capturer les post-larves (Hickford et Schiel, 1999) et donc la richesse et abondance des post-larves (Harris *et al.*, 2001 ; Chen *et al.*, 2018). En raison de contraintes logistiques, les heures de pose et de relève des pièges lumineux étaient très variables. Les différences entre l'heure du coucher du soleil et la pose des pièges lumineux, ainsi qu'entre l'heure du lever et la relève des pièges lumineux, ont été donc calculées et incluses parmi les variables locales.

Les conditions océaniques obtenues par télédétection (COT) ont été extraites sur trois zones et périodes de surfaces et durées croissantes (**Figure 2.1**). Les échelles spatiales et temporelles

considérées sur cette étude sont basées sur la suggestion de James *et al.* (2002) stipulant que les larves de poisson pourraient être transportées entre 21 et 43 km en six jours. En appliquant ces proportions, les larves pourraient être influencées par les conditions océaniques : 1) jusqu'à 50 km de la côte dans la période de huit jours précédant la nuit de prélèvement, ce qui sera nommé dans la suite de ce travail la petite échelle (COT-PE) ; 2) jusqu'à 100 km en 16 jours pour la moyenne échelle (COT-ME) ; et 3) jusqu'à 200 km de la côte en 24 jours pour la grande échelle (COT-GE).



**Figure 2.1 :** Localisation des sites d'échantillonnage des post-larves (points rouges). Avec ANA = récif d'Anakao, et GRT = grand récif de Toliara. Les trois zones d'extraction des données satellitaires sont indiquées par un trait : pointillé pour la petite échelle, fin pour la moyenne échelle et plus large pour la grande échelle.

Ces conditions océaniques obtenues par télédétection aux différentes échelles, COT-PE, COT-ME et COT-GE, incluent la température de l'eau de surface<sup>4</sup> (JPL, 2010), la salinité de l'eau de surface<sup>5</sup> (Meissner et Wentz, 2016), la concentration en chlorophylle *a*<sup>6</sup> (NASA Ocean Biology Processing Group, 2017), les données de vent<sup>7</sup> (Wentz *et al.*, 2013) et de courant<sup>8</sup> (ESR, 2009). Tous les jeux de données et le détail sur les noms complets des variables obtenues par télédétection sont présentés dans le **Tableau 2.1**.

**Tableau 2.1:** Description des variables réponses et explicatives utilisées pour les modèles de forêt aléatoire (Random Forest). Avec LO : variables locales, COT-PE, COT-ME, COT-GE : conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours des 8, 16, et 24 jours avant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et grande échelle.

	Echelle	Codes des Variables	Description
Variables réponses		Richesse (S)	Nombre d'espèces par échantillon
		Abondance (N)	Nombre d'individus par échantillon
Variables explicatives	LO	SST_LO	Température de surface de l'eau durant l'échantillonnage
		Vent_U_LO	Vent perpendiculaire à la côte durant l'échantillonnage
		Vent_V_LO	Vent parallèle à la côte durant l'échantillonnage
		Transp_eau	Transparence de l'eau durant l'échantillonnage
		Dif_pose	Différence entre l'heure de coucher du soleil et celle de la pose des pièges
		Dif_relève	Différence entre l'heure de lever du soleil et celle de la relève des pièges
		P.Pélagique	Nombre de poissons pélagiques dans l'échantillon
	COT-PE	SST_PE	Température de l'eau de surface à petite échelle
		Chla_PE	Concentration de Chlorophylle <i>a</i> à petite échelle
		Courant_U_PE	Vitesse du courant perpendiculaire à la côte à petite échelle
Courant_V_PE		Vitesse du courant parallèle à la côte à petite échelle	
Vent_U_PE		Vitesse du vent perpendiculaire à la côte à petite échelle	
Vent_V_PE		Vitesse du vent parallèle à la côte à petite échelle	
COT-ME	SST_ME	Température de l'eau de surface à moyenne échelle	
	SSS_ME	Salinité de l'eau de surface à moyenne échelle	
	Chla_ME	Concentration de Chlorophylle <i>a</i> à moyenne échelle	
	Courant_U_ME	Vitesse du courant perpendiculaire à la côte à moyenne échelle	
	Courant_V_ME	Vitesse du courant parallèle à la côte à moyenne échelle	
	Vent_U_ME	Vitesse du vent perpendiculaire à la côte à moyenne échelle	
	Vent_V_ME	Vitesse du vent parallèle à la côte à moyenne échelle	
COT-GE	SST_GE	Température de l'eau de surface à grande échelle	
	SSS_GE	Salinité de l'eau de surface à grande échelle	
	Chla_GE	Concentration de Chlorophylle <i>a</i> à grande échelle	
	Courant_U_GE	Vitesse du courant perpendiculaire à la côte à grande échelle	
	Courant_V_GE	Vitesse du courant parallèle à la côte à grande échelle	
	Vent_U_GE	Vitesse du vent perpendiculaire à la côte à grande échelle	
	Vent_V_GE	Vitesse du vent parallèle à la côte à grande échelle	

<sup>4</sup> Disponible sur <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/Aquarius/>

<sup>5</sup> Accessible sur <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/Aquarius/>

<sup>6</sup> Disponible sur <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>

<sup>7</sup> Disponible sur [www.remss.com](http://www.remss.com)

<sup>8</sup> Disponible sur <https://www.esr.org/research/oscar/oscar-surface-currents/>

La résolution spatiale et temporelle de ces variables, ainsi que le nombre de pixels correspondant (pour chaque variable, un pixel correspond à une information) sont détaillés dans le **Tableau 2.2**. Pour chaque variable, les informations de ces pixels pour chaque jour ont été moyennées sur 8, 16 et 24 jours.

**Tableau 2.2:** Résolution spatiale et temporelle des conditions océaniques obtenues par télédétection et nombres de pixels correspondant à chaque échelle. COT-PE, COT-ME, et COT-GE correspondent aux données extraites respectivement au cours des 8, 16, et 24 jours précédant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et large échelle. Le nom complet de chaque variable est détaillé dans le **Tableau 2.1**.

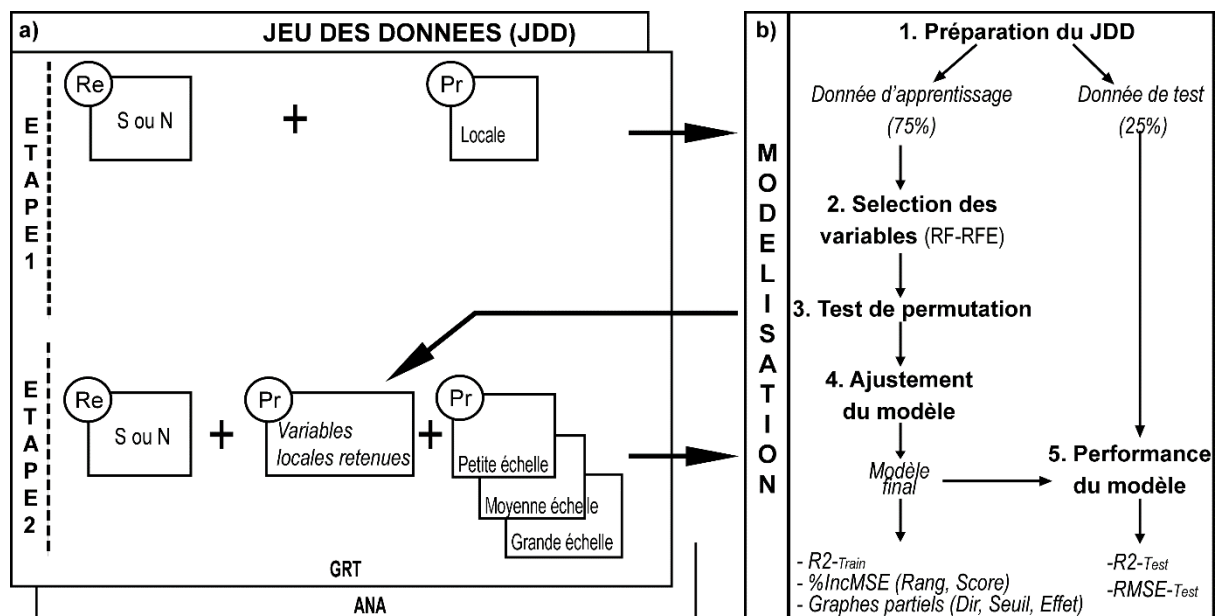
Type de variables	Résolution spatiale	Résolution temporelle	Nombre de pixel		
			COT-PE	COT-ME	COT-GE
Courants	1/3 degré	5-jour	48	318	1 402
Vents	1/4 degré	journalier	34	473	6 923
SSS	70 kilomètre	8-jour	0	127	1 159
Chla	4 kilomètre	journalier	6 780	39 406	148 978
SST	4 kilomètre	journalier	12 998	70 208	284 216

### 2.2.3. Modélisations avec Random Forest

Avant de construire chaque modèle, chaque jeu de données (JDD) a été divisé en un jeu de données d'apprentissage (Train-JDD) contenant 75% des données originales et un jeu de données de test (Test-JDD) contenant 25% (**Figure 2.2b**). Le jeu de données d'apprentissage a été utilisé pour construire le modèle RF, tandis que le jeu de données de test correspondant a été utilisé pour évaluer l'erreur de prédiction du modèle construit.

L'approche par forêts aléatoires, ou Random Forest a été choisie du fait de sa capacité à traiter des données présentant des variances non constantes ou des données non équilibrées. Aussi, cette technique peut gérer facilement les valeurs manquantes (Potts et Elith, 2006) et permet d'établir des relations non linéaires entre les variables explicatives (Darst *et al.*, 2018). Le nombre de variables explicatives échantillonnées de manière aléatoire sur chaque nœud ( $m_{try}$ ) et le nombre d'arbres ( $n_{tree}$ ) sont les principaux paramètres de l'algorithme RF (Liaw et Wiener, 2002). Dans la présente étude, 500 arbres correspondant à des estimations d'erreur minimale ont été retenus pour tous les modèles. Étant donné que le nombre de variables explicatives ( $p$ ) de chaque modèle était toujours inférieur ou égal à 14,  $m_{try} = \sqrt{p}$  a été donc utilisé par défaut pour tous les modèles. La capacité d'ajustement de chaque modèle RF a été mesurée à travers le pourcentage de déviance expliqué ( $R^2_{train}$ ), le meilleur modèle étant celui présentant la déviance expliquée la plus élevée.

Étant donné que la multicollinéarité et la redondance des variables explicatives peuvent influencer la performance du modèle et la manière dont il est interprété (Murphy *et al.*, 2010), la sélection des variables explicatives constitue une étape inévitable pour réduire les variables candidates pour le modèle. L'algorithme Random Forest-Recursive Feature Elimination (RF-RFE, **Figure 2.2b**) correspondant aux méthodes de sélection de type « wrapper » (Guyon et Elisseeff, 2003 ; Genuer *et al.*, 2010) a été utilisé pour la sélection des variables explicatives, car il élimine de manière récursive les variables les moins importantes. Selon Darst *et al.* (2018), cet algorithme atténue l'impact des variables fortement corrélées sur le modèle RF en sélectionnant le groupe de variables avec une bonne erreur de prédiction (correspondant à la valeur la plus basse de  $RMSE_{RF-RFE}$ ). La sélection des variables avec l'algorithme RF-RFE a également été effectuée sur chaque jeu de données d'apprentissage (Train-JDD).



**Figure 2.2 :** Représentation schématique du processus de modélisation présentant en (a) la structure des jeux de données et en (b) les étapes de processus de modélisation par Random Forest (en gras) ainsi que les résultats de chaque étape (en italique). Avec Re : variables réponses ou expliquées, Pr : variables explicatives, JDD : jeu de données, rang : rang de chaque variable explicative basé sur leur score d'importance (Score) obtenue via la mesure d'importance par permutation (% IncMSE), Dir : direction du vent et du courant, Seuil : seuil obtenu à partir des graphes partiels pour chaque variable explicative, Effet : impact de chaque variable explicative sur les variations de N et de S. Voir le texte ci-dessus pour une description détaillée des étapes et de tous les paramètres obtenus.

Pour les modèles RF basés sur des régressions, la mesure d'importance par permutation (%IncMSE) est la plus largement utilisée et la plus fiable pour mesurer l'importance relative de chaque variable explicative (Genuer *et al.*, 2010). Pour cette étude, le %IncMSE a donc été utilisé pour hiérarchiser la contribution relative des variables aux variations de la richesse et de

l'abondance des post-larves, la significativité de la contribution des variables explicatives étant testée à l'aide de 500 permutations. Des graphes partiels, ou « partial plot », ont été générés pour caractériser graphiquement l'effet de chaque variable explicative sur la variable expliquée (Fleishman *et al.*, 2018). Ces graphes partiels ont ainsi permis de déterminer l'impact des variables explicatives sur la variable expliquée, de définir les valeurs seuils de chaque variable explicative, et d'identifier la direction de l'effet pour les vents et les courants.

L'évaluation de la performance du modèle pour prédire la variable expliquée constitue la dernière étape du processus de modélisation. Cette évaluation est basée sur deux mesures. La première mesure est le coefficient de détermination (R<sup>2</sup>-Test) entre les valeurs prédites par modèle ajusté et la valeur observée dans le Test-JDD (figure 2b). La valeur du R<sup>2</sup>-test varie entre 0 et 1, les valeurs proches de 1 indiquent de meilleures performances du modèle pour prédire la variable expliquée, tandis que les valeurs proches de 0 révèlent le cas contraire. La deuxième mesure concerne l'erreur quadratique moyenne (RMSE-Test). RMSE-Test a été utilisé pour comparer les performances des modèles prédictifs pour chacune des trois échelles de conditions océaniques obtenues par télédétection lorsque les valeurs observées pour R<sup>2</sup>-Test étaient similaires. La plus faible valeur de RMSE-Test correspond au meilleur modèle prédictif.

#### **2.2.4. Structure des jeux de données utilisés pour la modélisation**

Pour chaque site d'échantillonnage, les modèles pour S et N ont été exécutés indépendamment avec des variables locales, des conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle (COT-PE), à moyenne échelle (COT-ME) et à grande échelle (COT-GE) (**Figure 2.2a**, étape 1). Cette première étape a permis 1) de sélectionner les paramètres les plus importants parmi les variables locales et 2) de comparer la capacité d'ajustement d'un modèle construit avec les variables locales à celle des modèles construits avec les trois échelles de conditions océaniques obtenues par télédétection. Comme certaines variables locales peuvent jouer un rôle important dans les variations de la richesse et abondance de post-larves, les paramètres importants sélectionnés parmi les variables locales par RF-RFE ont été ajoutés aux variables COT-PE, COT-ME et COT-GE dans la deuxième étape du processus de modélisation (**Figure 2.2a**, étape 2). Cette deuxième étape de modélisation a permis de comparer la capacité d'ajustement du modèle sans (étape 1) ou avec (étape 2) les paramètres importants parmi les variables locales retenus lors de la première étape.

Les analyses ont été effectuées grâce au logiciel de programmation R version R.5.1 (R Core Team, 2018) en utilisant le package « zetadiv » version 1.1.1 (Latombe *et al.*, 2018) qui permet d'évaluer la variabilité spatiale d'espèces communes, le package « caret » version 6.0-84 (Kuhn,



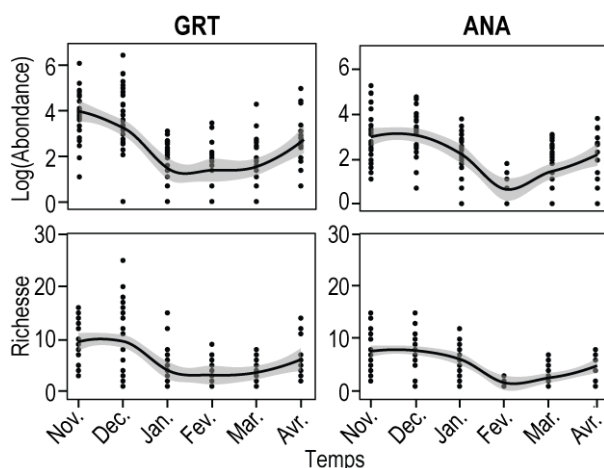
2019) pour la sélection des variables avec RF-RFE, le package « RandomForest » version 4.6-14 (Breiman *et al.*, 2018) pour l'ajustement des modèles RF et la prédiction, et le package « rfpermute » version 2.1.5 (Archer, 2016) pour tester la significativité des mesures d'importance des modèles RF basées sur 500 permutations.

## 2.3. Résultats

### 2.3.1. Richesse spécifique (S) et abondance (N) de post-larves de poisson récifaux

Un total de 277 échantillons, dont 141 pour le site GRT et 136 pour le site ANA, ont été obtenus au cours des trois saisons chaudes. Cette différence en termes d'effort d'échantillonnage entre les sites est associée à des problèmes de logistique. Au total, 238 espèces ont été capturées, dont 190 sur GRT, 165 sur ANA, avec 116 espèces communes observées dans les deux sites. Parmi ces espèces, 114 ont été identifiées au niveau Genre+espèce, 76 au niveau du Genre+[BIN], 15 au niveau de Famille+[BIN] et 33 au niveau morphotypes seulement (**Tableau 2.3** pour les détails).

Au site GRT, la richesse variait entre 1 et 29 espèces par piège et par nuit, et l'abondance entre 1 et 673 individus par piège et par nuit. Au site ANA, la richesse et l'abondance variaient respectivement de 1 à 17 espèces et de 1 à 202 individus par piège et par nuit. Les pics en termes de richesse et abondance ont été observés en novembre et décembre pour les deux sites (**Figure 2.3**). Sur les deux sites, les captures étaient principalement dominées par des espèces appartenant aux familles Apogonidae, Lethrinidae, Pomacentridae, Lutjanidae, Siganidae, Chaetodontidae et Acanthuridae.



**Figure 2.3 :** Variations temporelles de l'abondance et de la richesse spécifique des post-larves de poissons capturées à l'aide de pièges lumineux au nord du Grand Récif de Toliara (GRT) et proche de l'île de Nosy Ve, en face d'Anakao (ANA). Chaque point noir correspond à un échantillon par station et par nuit. La courbe noire a été obtenue à l'aide de la méthode « loess » afin de visualiser les tendances, la couleur grise indique l'intervalle de confiance autour de chaque courbe de tendance. La localisation exacte des deux sites est présentée **Figure 2.1**.

**Tableau 2.3** : Liste des espèces capturées par les pièges lumineux durant trois saisons chaudes. L'abondance totale est rapportée pour chaque site avec GRT= Grand Récif de Toliara et ANA= récif d'Anakao (voir Figure 2.1 pour la position exacte de chaque site). Avec BIN : barcoding index number (voir page 16 pour plus d'explications).

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	GRT	ANA
na	na	Actinopterygii [BOLD:ADN1799]	BOLD:ADN1799	1	1
ALBULIFORMES	ALBULIDAE	Albulidae sp1 (COLOR)	-	3	0
ANGUILLIFORMES	CONGRIDAE	<i>Ariosoma scheelei</i>	BOLD:AAJ1709	10	8
		Congridae [BOLD:ACV7958]	BOLD:ACV7958	3	0
		Congridae sp1 (COLOR)	-	1	0
		Congridae_gen sp_1HJ	-	0	2
		Congridae_gen sp_2HJ	-	0	1
	MURAENIDAE	Muraenidae sp2 (COLOR)	-	4	3
		Muraenidae sp3 (COLOR)	-	4	1
ATHERINIFORMES	ATHERINIDAE	<i>Atherinomorus lacunosus</i>	BOLD:ACK7521	31 935	335
		<i>Hypoatherina</i> [BOLD:AAL7563]	BOLD:AAL7563	3	1
		<i>Hypoatherina</i> [BOLD:ACV9758]	BOLD:ACV9758	3 726	788
AULOPIFORMES	SYNODONTIDAE	Synodontinae [BOLD:ADO5473]	BOLD:ADO5473	0	2
		<i>Synodus</i> [BOLD:ACD1807]	BOLD:ACD1807	4	1
		<i>Synodus</i> [BOLD:AAB5069]	BOLD:AAB5069	1	5
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:ACY8623]	BOLD:ACY8623	7	5
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:AAA9578]	BOLD:AAA9578	1	0
		<i>Trachinocephalus</i> [BOLD:ABX6347]	BOLD:ABX6347	0	5
BELONIFORMES	BELONIDAE	<i>Tylosurus</i> [BOLD:AAC4148]	BOLD:AAC4148	1	0
		<i>Tylosurus</i> sp_1HJ	-	2	0
	HEMIRAMPHIDAE	<i>Hemiramphus</i> [BOLD:AAC0565]	BOLD:AAC0565	1	0
		<i>Hyporhamphus affinis</i>	BOLD:AAD0579	1	1
BERYCIFORMES	HOLOCENTRIDAE	<i>Myripristis</i> [BOLD:AAA9764]	BOLD:AAA9764	0	1
		<i>Neoniphon</i> [BOLD:AAC8278]	BOLD:AAC8278	8	16
		<i>Sargocentron</i> [BOLD:AAB3424]	BOLD:AAB3424	3	15
		<i>Sargocentron praslin</i>	BOLD:AAC4647	0	2
		<i>Sargocentron punctatissimum</i>	-	0	3
CLUPEIFORMES	CLUPEIDAE	Clupeidae [BOLD:ACV7999]	BOLD:ACV7999	1 105	25
		Clupeidae sp3 (COLOR)	-	21	0
		<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	BOLD:AAC2887	2 086	671
	ENGRAULIDAE	<i>Stolephorus</i> [BOLD:AAG4825]	BOLD:AAG4825	8	5
ELOPIFORMES	MEGALOPIDAE	<i>Megalops cyprinoides</i>	BOLD:AAC4501	2	0
PERCIFORMES	ACANTHURIDAE	<i>Acanthurus blochii</i>	BOLD:AAF0623	2	5
		<i>Acanthurus dussumieri</i>	BOLD:AAE4046	5	40
		<i>Acanthurus mata</i>	BOLD:AAE4025	3	1
		<i>Acanthurus nigricauda</i>	BOLD:AAB8729	18	4
		<i>Acanthurus nigrofuscus</i>	-	1	0
		<i>Acanthurus</i> sp_1HJ	-	2	1
		<i>Acanthurus triostegus</i>	BOLD:AAA9362	11	41
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	BOLD:AAC6467	17	24
		<i>Ctenochaetus binotatus</i>	BOLD:AAB9166	0	1
		<i>Ctenochaetus striatus</i>	BOLD:AAB9167	2	1
		<i>Naso brevirostris</i>	BOLD:AAC1635	4	7
		<i>Naso</i> sp_1HJ	-	0	2
		<i>Zebrasoma</i> [BOLD:AAF6311]	BOLD:AAF6311	5	9
	<i>Zebrasoma scopas</i>	BOLD:AAB3788	1	0	
	APOGONIDAE	<i>Apogon</i> [BOLD:AAF8427]	BOLD:AAF8427	1	0
		<i>Apogon</i> [BOLD:ACC5690]	BOLD:ACC5690	15	13
		<i>Apogon</i> [BOLD:ACW9154]	BOLD:ACW9154	6	1
		<i>Apogon</i> [BOLD:AAJ8751]	BOLD:AAJ8751	29	0
		<i>Apogon</i> [BOLD:AAD2206]	BOLD:AAD2206	30	4

Tableau 2.3 : (Suite1)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	GRT	ANA		
PERCIFORMES	APOGONIDAE	<i>Apogonichthys ocellatus</i>	-	0	1		
		<i>Apogonichthys perdx</i>	BOLD:ABU8857	565	193		
		Apogonidae [BOLD:AAL7906]	BOLD:AAL7906	1	0		
		Apogonidae [BOLD:ACV6948]	BOLD:ACV6948	199	22		
		Apogonidae [BOLD:ACW8182]	BOLD:ACW8182	2	0		
		Apogonidae [BOLD:ACY1702]	BOLD:ACY1702	4	2		
		Apogonidae [BOLD:ACY8539]	BOLD:ACY8539	1	0		
		Apogonidae [BOLD:ADN3788]	BOLD:ADN3788	9	0		
		Apogonidae [BOLD:ADO4802]	BOLD:ADO4802	1	1		
		Apogonidae sp41 (COLOR)	-	1	0		
		Apogonidae sp43 (COLOR)	-	1	0		
		Apogonidae_gen sp_1HJ	-	0	3		
		<i>Fowleria</i> [BOLD:AAD8726]	BOLD:AAD8726	17	15		
		<i>Nectamia</i> [BOLD:AAL9262]	BOLD:AAL9262	189	21		
		<i>Nectamia</i> [BOLD:AAD9453]	BOLD:AAD9453	2	0		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD5600]	BOLD:AAD5600	0	1		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAJ1260]	BOLD:AAJ1260	11	1		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:ACV9601]	BOLD:ACV9601	24	10		
		<i>Ostorhinchus angustatus</i>	BOLD:AAD5116	171	8		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:ACE9301]	BOLD:ACE9301	14	0		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAC2084]	BOLD:AAC2084	533	48		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD8453]	BOLD:AAD8453	30	0		
		<i>Ostorhinchus</i> [BOLD:AAD8454]	BOLD:AAD8454	206	4		
		<i>Ostorhinchus flagelliferus</i>	BOLD:AAJ1254	0	1		
		<i>Ostorhinchus gularis</i>	BOLD:ACS5956	9	0		
		<i>Pristiapogon</i> [BOLD:AAJ1264]	BOLD:AAJ1264	1	0		
		<i>Pristiapogon</i> [BOLD:AAB4082]	BOLD:AAB4082	1	4		
		<i>Taeniamia flavofasciata</i>	BOLD:AAU1539	1	0		
		<i>Zoramia fragilis</i>	BOLD:AAB8394	19	1		
		BLENNIIDAE		<i>Aspidontus dussumieri</i>	-	1	0
				<i>Aspidontus tractus</i>	-	1	1
				<i>Omobranchus</i> [BOLD:ACY8418]	BOLD:ACY8418	1	0
				<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6131]	BOLD:AAE6131	173	131
				<i>Plagiotremus rhinorhynchos</i>	-	0	1
				<i>Salarias</i> [BOLD:ACV7965]	BOLD:ACV7965	30	1
<i>Salarias</i> [BOLD:ADN2100]	BOLD:ADN2100			1	0		
CAESIONIDAE		<i>Caesio</i> [BOLD:AAB4823]	BOLD:AAB4823	80	18		
		<i>Dipterygonotus balteatus</i>	BOLD:AAD3666	3	0		
CALLIONYMIDAE		<i>Callionymus filamentosus</i>	BOLD:ACZ1215	2	0		
CARANGIDAE		<i>Atule</i> [BOLD:AAB3382]	BOLD:AAB3382	10	0		
		<i>Carangoides ferdau</i>	BOLD:AAE7640	1	0		
		<i>Caranx ignobilis</i>	BOLD:AAB0587	1	1		
		<i>Caranx sexfasciatus</i>	BOLD:AAB0584	1	1		
		<i>Gnathanodon speciosus</i>	BOLD:AAB7462	1	0		
		<i>Selar</i> [BOLD:AAB0871]	BOLD:AAB0871	0	1		
CHAETODONTIDAE		<i>Chaetodon</i> [BOLD:AAC8636]	BOLD:AAC8636	0	1		
		<i>Chaetodon auriga</i>	-	62	184		
		<i>Chaetodon bennetti</i>	BOLD:ACE8647	1	0		
		<i>Chaetodon blackburnii</i>	BOLD:AAE1178	0	1		
		<i>Chaetodon guttatissimus</i>	BOLD:AAD3872	0	1		
		<i>Chaetodon interruptus</i>	-	1	0		
		<i>Chaetodon kleinii</i>	BOLD:AAC2841	0	1		
		<i>Chaetodon lunula</i>	-	0	9		

Tableau 2.3 : (Suite2)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	GRT	ANA
PERCIFORMES	CHAETODONTIDAE	<i>Chaetodon melannotus</i>	BOLD:AAC2848	5	2
		<i>Chaetodon trifascialis</i>	-	1	0
		<i>Chaetodon trifasciatus</i>	BOLD:AAB7102	4	4
		<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	BOLD:AAE1213	2	2
		<i>Chaetodon zanzibarensis</i>	BOLD:AAE9260	2	0
	CORYPHAENIDAE	<i>Coryphaena hippurus</i>	BOLD:AAA5277	1	0
	ELEOTRIDAE	<i>Eleotris</i> [BOLD:ACV7471]	BOLD:ACV7471	0	1
	GOBIIDAE	<i>Asterropteryx</i> [BOLD:AAC0108]	BOLD:AAC0108	2	4
		<i>Gnatholepis</i> [BOLD:AAI5395]	BOLD:AAI5395	5	6
		Gobiidae [BOLD:ACV9382]	BOLD:ACV9382	1	17
		Gobiidae sp3 (COLOR)	-	1	0
		Gobiidae sp4 (COLOR)	-	1	0
		Gobiidae sp5 (COLOR)	-	4	0
		<i>Valenciennea</i> [BOLD:AAC4124]	BOLD:AAC4124	0	1
	HAEMULIDAE	<i>Plectorhinchus</i> [BOLD:AAF8797]	BOLD:AAF8797	0	1
	LABRIDAE	<i>Cheilinus</i> [BOLD:AAB4186]	BOLD:AAB4186	0	1
		<i>Epibulus insidiator</i>	BOLD:AAB8858	0	1
		<i>Stethojulis</i> [BOLD:AAD4824]	BOLD:AAD4824	0	3
		<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	BOLD:ADI2646	1	2
LEIOGNATHIDAE	<i>Aurigequula fasciata</i>	-	1	0	
LETHRINIDAE	<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAB0511]	BOLD:AAB0511	421	249	
	<i>Lethrinus</i> [BOLD:AAC1521]	BOLD:AAC1521	10	8	
	<i>Lethrinus</i> [BOLD:ABZ0131]	BOLD:ABZ0131	6	0	
	<i>Lethrinus mahsena</i>	BOLD:AAB6438	595	543	
	<i>Lethrinus obsoletus</i>	BOLD:AAC1522	1	0	
	<i>Lethrinus</i> sp3 (COLOR)	-	10	7	
	<i>Lethrinus</i> sp4 (COLOR)	-	0	1	
	<i>Lethrinus</i> sp5 (COLOR)	-	2	2	
LUTJANIDAE	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	BOLD:AAB2440	1	0	
	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	BOLD:ADF5681	448	193	
	<i>Lutjanus gibbus</i>	BOLD:AAB3276	13	15	
	<i>Lutjanus monostigma</i>	BOLD:AAB2907	0	1	
LUTJANIDAE	<i>Lutjanus notatus</i>	BOLD:AAF7731	2	10	
MICRODESMIDAE	<i>Ptereleotris evides</i>	BOLD:AAD9105	1	0	
MONODACTYLIDAE	<i>Monodactylus argenteus</i>	BOLD:AAA9698	1	0	
MULLIDAE	<i>Parupeneus</i> [BOLD:AAB2590]	BOLD:AAB2590	0	3	
	<i>Parupeneus</i> [BOLD:AAB5978]	BOLD:AAB5978	0	14	
	<i>Parupeneus cyclostomus</i>	BOLD:AAD1433	1	0	
	<i>Parupeneus macronemus</i>	BOLD:ACF0223	2	5	
	<i>Upeneus pori</i>	BOLD:AAC1406	1	3	
NOMEIDAE	<i>Psenes cyanophrys</i>	BOLD:AAE0701	1	0	
PEMPHERIDAE	<i>Parapriacanthus ransonneti</i>	BOLD:AAC7599	150	2	
	<i>Pempheris</i> [BOLD:AAF8820]	BOLD:AAF8820	5	12	
PLESIOPIDAE	<i>Plesiops</i> [BOLD:AAE4785]	BOLD:AAE4785	166	5	
POLYNEMIDAE	<i>Polydactylus malagasyensis</i>	BOLD:AAB7311	1	0	
	<i>Polydactylus plebeius</i>	BOLD:AAC6244	1	1	
POMACANTHIDAE	<i>Centropyge multispinis</i>	BOLD:AAD3135	1	1	
	<i>Pomacanthus semicirculatus</i>	BOLD:ACK8181	20	3	
POMACENTRIDAE	<i>Abudefduf</i> [BOLD:ACK8109]	BOLD:ACK8109	1	0	
	<i>Abudefduf sparoides</i>	-	0	1	
	<i>Abudefduf vaigiensis</i>	-	4	16	
	<i>Amblyglyphidodon indicus</i>	BOLD:ACF1984	2	2	
	<i>Chromis atripectoralis</i>	BOLD:AAB9018	1	0	

Tableau 2.3 : (Suite3)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	GRT	ANA
PERCIFORMES	POMACENTRIDAE	<i>Chromis</i> [BOLD:ACF0042]	BOLD:ACF0042	2	0
		<i>Chromis fieldi</i>	BOLD:AAC0458	1	0
		<i>Chromis nigrura</i>	BOLD:AAD5022	1	0
		<i>Chromis ternatensis</i>	BOLD:AAC6972	1	1
		<i>Chromis viridis</i>	BOLD:AAB4985	226	151
		<i>Chromis weberi</i>	-	6	9
		<i>Chrysiptera annulata</i>	BOLD:AAF2723	69	31
		<i>Chrysiptera brownriggii</i>	BOLD:AAB6234	1	2
		<i>Dascyllus abudafur</i>	BOLD:AAB4091	8	6
		<i>Dascyllus carneus</i>	BOLD:AAD7114	0	3
		<i>Dascyllus trimaculatus</i>	BOLD:AAB2685	174	122
		<i>Neopomacentrus</i> [BOLD:AAC8318]	BOLD:AAC8318	10	0
		<i>Plectroglyphidodon</i> [BOLD:AAB6988]	BOLD:AAB6988	31	14
		<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	-	13	6
		<i>Pomacentrus agassizii</i>	-	4	3
		<i>Pomacentrus</i> [BOLD:AAB9539]	BOLD:AAB9539	4	4
		<i>Pomacentrus sulfureus</i>	BOLD:AAD2952	2	0
		<i>Pomacentrus trilineatus</i>	BOLD:AA3550	368	206
	PRIACANTHIDAE	<i>Priacanthus</i> sp_1HJ	-	0	2
	PSEUDOCROMIDAE	<i>Halidesmus</i> sp. Madagascar	BOLD:AAU1500	8	0
		<i>Pseudochromis madagascariensis</i>	BOLD:AAU3299	2	43
	SCARIDAE	<i>Calotomus spinidens</i>	BOLD:AAD4765	1	1
		<i>Scarus</i> [BOLD:ABY4451]	BOLD:ABY4451	0	1
	SERRANIDAE	<i>Epinephelus areolatus</i>	BOLD:AAA9822	1	0
		<i>Plectropomus punctatus</i>	BOLD:AAN4283	5	4
	SIGANIDAE	<i>Siganus argenteus</i>	BOLD:AAC6461	0	1
		<i>Siganus sutor</i>	BOLD:AAB6556	262	257
	SPHYRAENIDAE	<i>Sphyaena</i> [BOLD:AAD0400]	BOLD:AAD0400	2	1
		<i>Sphyaena</i> [BOLD:ACV9716]	BOLD:ACV9716	3	0
<i>Sphyaena barracuda</i>		BOLD:AAA6100	27	6	
TERAPONTIDAE	<i>Terapon</i> [BOLD:ACV8977]	BOLD:ACV8977	32	1	
	<i>Enneapterygius</i> [BOLD:AAT9889]	BOLD:AAT9889	0	2	
	<i>Enneapterygius</i> [BOLD:ACV9383]	BOLD:ACV9383	10	10	
	Tripterygiidae sp1 (COLOR)	-	1	1	
PLEURONECTIFORMES	BOTHIDAE	Bothidae sp2 (COLOR)	-	0	1
		<i>Bothus pantherinus</i>	BOLD:AAC9155	9	11
		<i>Crossorhombus valderostratus</i>	BOLD:AAF8808	0	1
SCORPAENIFORMES	DACTYLOPTERIDAE	<i>Dactyloptena</i> [BOLD:AAB5966]	BOLD:AAB5966	0	4
	PLATYCEPHALIDAE	Platycephalidae [BOLD:ACY6212]	BOLD:ACY6212	1	1
	SCORPAENIDAE	<i>Dendrochirus</i> [BOLD:AAC9564]	BOLD:AAC9564	0	2
		<i>Pterois miles</i>	BOLD:AAB8146	0	3
		Scorpaenidae [BOLD:AAC4543]	BOLD:AAC4543	36	13
		Scorpaenidae [BOLD:AAU1214]	BOLD:AAU1214	2	1
		Scorpaenidae sp5 (COLOR)	-	0	1
		Scorpaenidae sp9 (COLOR)	-	1	0
		Scorpaenidae_gen sp_2HJ	-	4	1
		<i>Sebastapistes</i> [BOLD:AAC4542]	BOLD:AAC4542	1	4
	SYNANCEIIDAE	<i>Synanceia</i> [BOLD:AAE2821]	BOLD:AAE2821	0	1
	CENTRISCIDAE	<i>Aeoliscus punctulatus</i>	BOLD:AAD3585	1	0
	FISTULARIIDAE	<i>Fistularia commersonii</i>	BOLD:AAB5992	22	26
	SYNGNATHIDAE	<i>Corythoichthys</i> [BOLD:AAI8860]	BOLD:AAI8860	449	8
		<i>Corythoichthys haematopterus</i>	BOLD:AAF0628	125	8
		<i>Hippichthys</i> [BOLD:AAE5342]	BOLD:AAE5342	9	4

**Tableau 2.3 :** (Suite4)

ORDRE	FAMILLE	Espèce	BIN	GRT	ANA
SCORPAENIFORMES	SYNGNATHIDAE	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	BOLD:AAx0875	3	0
		<i>Hippocampus</i> [BOLD:ACE6993]	BOLD:ACE6993	1	0
		<i>Hippocampus</i> sp_16HJ	-	1	0
		Syngnathidae sp8 (COLOR)	-	1	0
		Syngnathidae sp9 (COLOR)	-	14	0
		Syngnathidae_gen sp_12HJ	-	0	3
		Syngnathidae_gen sp_13HJ	-	0	1
		Syngnathidae_gen sp_14HJ	-	3	0
		Syngnathidae_gen sp_1HJ	-	1	0
TETRAODONTIFORMES	BALISTIDAE	<i>Balistoides viridescens</i>	BOLD:AAD0474	5	1
		<i>Pseudobalistes fuscus</i>	BOLD:ACZ6203	0	4
		<i>Sufflamen chrysopterum</i>	BOLD:AAB1339	1	4
	MONACANTHIDAE	<i>Cantherhines pardalis</i>	BOLD:AAB9564	2	1
		<i>Paramonacanthus barnardi</i>	-	0	1
		<i>Paramonacanthus pusillus</i>	BOLD:AAV6227	31	13
		<i>Pervagor janthinosoma</i>	BOLD:AAD6159	5	0
		<i>Pseudalutarius</i> [BOLD:AAI4531]	BOLD:AAI4531	2	2
	OSTRACIIDAE	<i>Lactoria</i> [BOLD:AAF2668]	BOLD:AAF2668	1	0
		<i>Lactoria cornuta</i>	BOLD:AAB2988	9	2
		<i>Ostracion cubicus</i>	BOLD:AAC2246	0	2
	TETRAODONTIDAE	<i>Arothron hispidus</i>	BOLD:AAB9202	25	9
		<i>Arothron immaculatus</i>	BOLD:AAD2857	2	0
		<i>Canthigaster</i> [BOLD:ACC1190]	BOLD:ACC1190	2	0
		<i>Canthigaster bennetti</i>	BOLD:AAC6218	1	4
		<i>Canthigaster petersii</i>	BOLD:AAD2222	6	1
		<i>Canthigaster valentini</i>	-	1	1
Tetraodontidae sp2 (COLOR)		-	1	0	
<i>Torquigener flavimaculosus</i>		BOLD:AAG3690	5	2	

### 2.3.2. La capacité d'ajustement des modèles avec ou sans les variables locales

Basé sur le pourcentage de déviance expliqué par les modèles RF (c'est-à-dire la capacité d'ajustement de chaque modèle, R2-Train, **Tableau 2.4**), les variations de la richesse spécifique observées aux sites GRT et ANA semblent mieux expliquées lorsque les variables locales sont associées aux conditions océaniques obtenues par télédétection, et ceci quelles que soient les échelles d'extraction. Les valeurs de R2-train basées uniquement sur les variables locales indiquent que le modèle n'explique que 30% des variations observées à GRT et 36% à ANA. Lorsque les variables locales sont associées aux conditions océaniques obtenues par télédétection, ces valeurs atteignent 52-53% au GTR et 45-46% à ANA. Lorsque l'on compare les valeurs de R2-Train des modèles pour la richesse entre les sites, la variation de la richesse pour le site GRT tend à être mieux expliquée par les conditions océaniques obtenues par télédétection que pour le site ANA (52-53% contre 45-46%).

La capacité d'ajustement des modèles (R2-Train, **Tableau 2.4**) a révélé que les variations d'abondance étaient mieux expliquées par les variables locales. En effet, aucune amélioration

claire de la capacité d'ajustement des modèles n'a été observée lors de la combinaison des variables locales avec chacune des trois échelles de conditions océaniques obtenues par télédétection (**Tableau 2.4**). Les valeurs de R2-Train varient de 29% pour GRT à 52% pour ANA avec des variables locales uniquement, elles atteignent 26-29% pour GRT et 52 à 55% pour ANA lorsque les deux types de variables sont combinés (**Tableau 2.4**). Cependant, les variations de l'abondance sont mieux expliquées par les variables locales à ANA (R2-Train = 52%) qu'à GRT (R2-Train = 29%). Parmi les variables locales, basé sur le test de permutation, l'heure de la pose des pièges lumineux (Dif\_pose) et la transparence de l'eau (Transp\_eau) sont les plus importantes pour expliquer les variations de la richesse et de l'abondance des post-larves (**Tableau 2.2**).

**Tableau 2.4** : Pourcentages de déviance expliquée par les modèles RF ajustés indépendamment avec les variables locales et les conditions océaniques obtenues par télédétection à différentes échelles, ou en combinant les variables locales avec chaque échelle de conditions océaniques pour expliquer les variations de la richesse (S) et abondance (N). Les colonnes « Sans Variables locales » correspondent aux valeurs obtenues pour les modèles exécutés sans les variables locales. Les colonnes « Avec Variables locales » correspondent aux valeurs obtenues pour les modèles exécutés avec les variables locales sélectionnées. COT-PE, COT-ME, COT-GE désignent les conditions océaniques obtenues par télédétection au cours des 8, 16, et 24 jours précédant le jour d'échantillonnage respectivement à petite, moyenne et grande échelle spatiale. Voir la **Figure 2.2** pour la description du processus de la modélisation et la **Figure 2.1** pour les trois zones d'extraction des données satellitaires.

	Sans Variables locales (Indépendant)				Avec Variables locales (Combinaison)			
	Modèles pour S		Modèles pour N		Modèles pour S		Modèles pour N	
	R2-Train (GRT)	R2-Train (ANA)	R2-Train (GRT)	R2-Train (ANA)	R2-Train (GRT)	R2-Train (ANA)	R2-Train (GRT)	R2-Train (ANA)
<b>Var. local</b>								
Train-JDD	30	36	29	52				
<b>COT-PE</b>								
Train-JDD	32	18	16	11	<b>52</b>	<b>46</b>	<b>27</b>	<b>52</b>
<b>COT-ME</b>								
Train JDD	32	19	16	8	<b>53</b>	<b>46</b>	<b>26</b>	<b>54</b>
<b>COT-GE</b>								
Train JDD	31	17	16	8	<b>53</b>	<b>45</b>	<b>29</b>	<b>55</b>

### 2.3.3. Performances des modèles RF pour prédire richesse spécifique et abondance

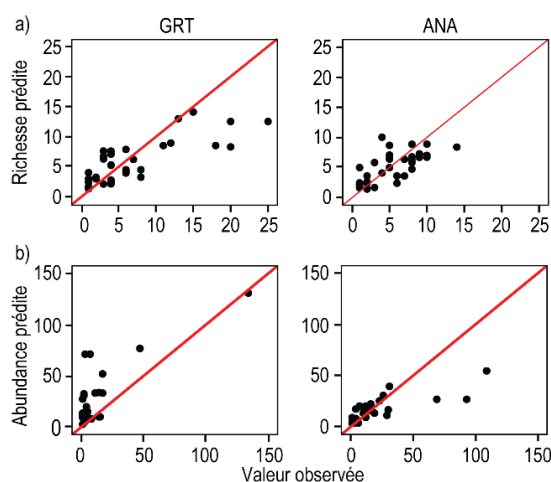
Basés sur les valeurs les plus élevées de R2-test et les valeurs les plus faibles de RMSE-test, les modèles construits en combinant les variables locales avec les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle extraites au cours des huit jours précédant l'échantillonnage (COT-PE) tendent à mieux prédire les variations de l'abondance des post-larves dans les deux sites et la richesse uniquement à ANA comparativement aux autres échelles (**Tableau 2.5**). Il est intéressant de noter que, quel que soit le type de variables explicatives

utilisées pour prédire les variations de la richesse au site GRT, les valeurs de R2-test restent constantes et les valeurs de RMSE-test ne varient qu'entre 4,91 et 4,95 (**Tableau 2.5**).

**Tableau 2.5** : Performances des modèles Random Forest basés sur la combinaison des variables locales et des conditions océaniques obtenues par télédétection à chacune des trois échelles pour prédire les variations de la richesse (S) et de l'abondance (N) des post-larves. La performance est mesurée par le coefficient de détermination (R2-Test) et l'erreur quadratique moyenne (RMSE-Test) basée sur le jeu de données Test-JDD des deux sites GRT et ANA. LO+COT-PE, LO+COT-ME, et LO+COT-GE désignent la combinaison des variables locales (LO) avec les conditions océaniques obtenues par télédétection (COT) à petite, moyenne et grande échelles spatiales extraites respectivement au cours des 8, 16, 24 jours précédant le jour d'échantillonnage. Voir la **Figure 2.2** pour la description du processus de la modélisation et la **Figure 2.1** pour les trois zones d'extraction des données satellitaires.

	Modèles pour S				Modèles pour N			
	GRT		ANA		GRT		ANA	
	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test
LO+COT-PE	0,49	4,95	0,48	2,59	0,59	48,37	0,49	20,63
LO+COT-ME	0,49	4,91	0,45	2,66	0,57	49,40	0,46	21,11
LO+COT-GE	0,49	4,92	0,44	2,68	0,57	49,57	0,45	21,42

En se basant sur la valeur de R2-Test, la performance des modèles RF pour prédire les variations de la richesse utilisant la combinaison des variables locales avec les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle est presque similaire entre les deux sites : 0,49 pour GRT et 0,48 pour ANA (**Tableau 2.5**). Cependant, le modèle RF a tendance à sous-estimer les valeurs élevées de richesse au site GRT par rapport au site ANA (**Figure 2.4**). En revanche, il semble que les abondances prédites par le modèle RF soient plus précises au site GRT qu'au site ANA (test R2 = 0,59 et 0,49, **Tableau 2.5**). Cependant, une surestimation de l'abondance est observée au site GRT pour la plupart des valeurs et une sous-estimation au site ANA pour les hautes valeurs (**Figure 2.4**).

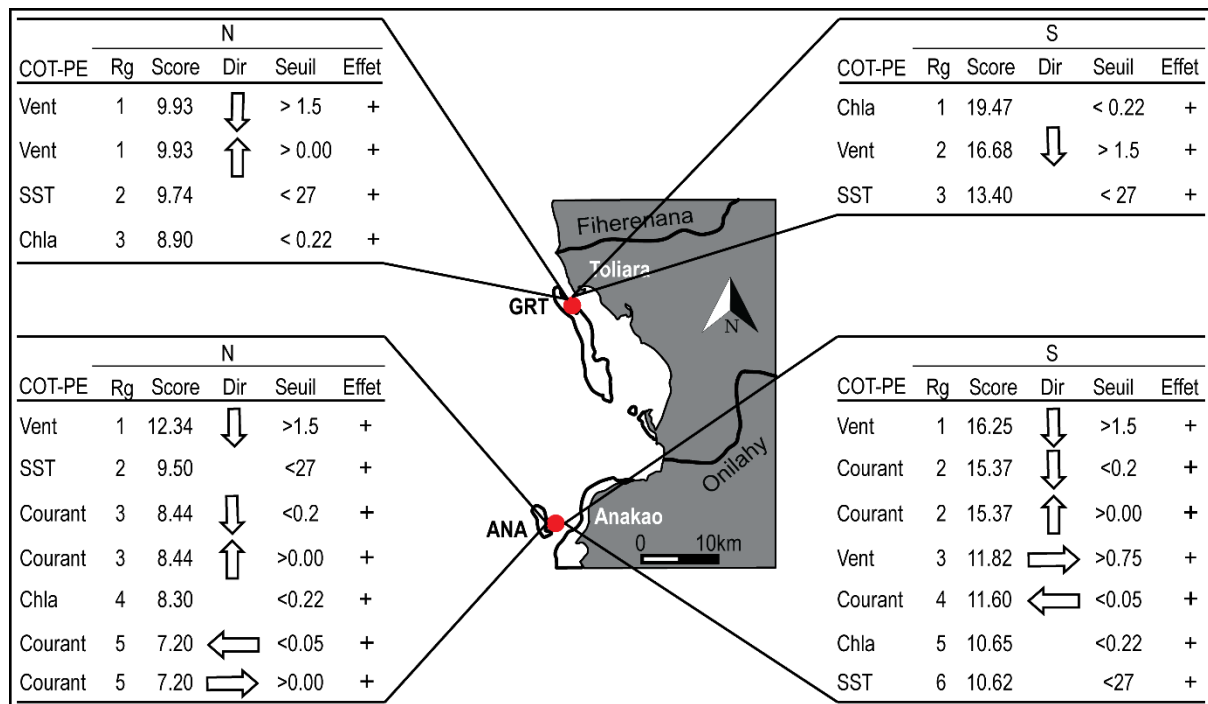


**Figure 2.4** : Valeurs prédites par les modèles Random Forest construits avec les jeux de données d'apprentissage (Train-JDD) pour la richesse (a) et l'abondance (b) comparées aux valeurs observées à partir des jeux de données test (Test-JDD). Les droites en rouge correspondent à la ligne 1:1. Chaque point noir correspond à une observation du jeu de données Test-JDD.



### 2.3.4. Contributions relatives et seuils de valeurs des conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle

La mesure de l'importance par permutation (%IncMSE) a révélé que trois variables explicatives contribuent significativement à expliquer les variations de la richesse et abondance des post-larves au site GRT, tandis que jusqu'à six variables explicatives ont été retenues pour le site ANA (**Figure 2.5**). La température de l'eau de surface (SST), la concentration en chlorophylle *a* (Chla) et la vitesse du vent parallèle à la côte sont les paramètres le plus importants, et communs, pour prédire les variations de la richesse et de l'abondance des post-larves pour les deux sites (**Figure 2.5**).



**Figure 2.5 :** Importance et contribution partielle des paramètres significativement importants pour prédire l'abondance (N) et la richesse (S) des post-larves de poissons capturées à l'aide de pièges lumineux au nord du Grand Récif de Toliara (GRT) et proche de l'île de Nosy Ve, en face d'Anakao (ANA). Ces informations ont été synthétisées à partir des graphes partiels présentés à l'Annexe 2.1. Avec COT-PE : paramètres les plus importants parmi les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle, SST température de l'eau de surface en °C, Chla concentration en chlorophylle *a* en  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ , vent et courant en  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  pour la vitesse, la direction (Dir) étant indiquée par l'orientation des flèches, Rg : rang de chaque paramètre basé sur le score d'importance, le rang 1 correspondant au score le plus important pour la variable expliquée, Score : score obtenu à travers la mesure d'importance par permutation (% IncMSE), Seuil : le seuil obtenu à partir des graphes partiels, et Effet : impact de chaque paramètre sur les variations de l'abondance et de la richesse, +correspondant à un impact positif ou une augmentation de la variable expliquée.

Les rangs (Rg) de leur importance sont toutefois plus élevés au site GRT qu'au site ANA. Les valeurs de richesse et d'abondance sont élevées lorsque les valeurs de SST se situent en dessous de 27 °C, que les valeurs de Chla sont inférieures à 0,22  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ , et que la vitesse du vent du

nord est supérieure à  $1,5 \text{ m.s}^{-1}$  (**Figure 2.5**). Bien que l'importance de la vitesse du courant de surface (que ce soit perpendiculaire ou parallèle à la côte) soit toujours inférieure, elle est apparue pertinente pour prédire la variation de la richesse et l'abondance pour le site ANA.

## 2.4. Discussion

Aucune étude n'a jusqu'à présent abordé la prédiction de la variation de la richesse et de l'abondance des post-larves de poissons basée sur 1) l'identification précise des espèces à l'aide du barcoding ADN, 2) l'algorithme Random Forest et 3) les conditions océaniques obtenues par télédétection extraites durant plusieurs jours avant l'échantillonnage et à différentes échelles. Les résultats ont révélé l'importance de la combinaison entre les variables locales et les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle extraites au cours des huit jours précédant l'échantillonnage (COT-PE) pour prédire la richesse et l'abondance des post-larves de poissons. Peu d'études avaient utilisé les conditions océaniques obtenues par télédétection pour modéliser les communautés marines. À l'aide de l'algorithme « computational intelligence », Albajes-Eizagirre *et al.* (2011) ont extrait les conditions océaniques obtenues par télédétection relatives aux caractéristiques des masses d'eau (SST et salinité) et à un indicateur de la disponibilité en nourriture (Chla) un à deux jours avant le jour d'échantillonnage pour prédire l'apparition des blooms de méduses sur la côte catalane dans le nord-ouest de la mer Méditerranée. Ces auteurs ont trouvé une forte corrélation entre la valeur minimale de la salinité et l'apparition des blooms de méduses. En outre, une modélisation descriptive basée sur l'analyse de redondance (RDA) a été menée par Avendaño-Ibarra *et al.* (2013) dans le golfe de Californie. Ces auteurs ont utilisé les conditions océaniques obtenues par télédétection le jour de l'échantillonnage (c'est-à-dire ce qui correspond aux variables locales de ce chapitre) afin de décrire les variations de l'abondance de larves de poissons capturés avec des filets à plancton. Ces auteurs ont démontré l'influence de la SST, de la salinité et de la concentration en chlorophylle *a* sur les variations d'abondance. Contrairement à ces travaux, la présente étude utilisant des modèles RF a permis de détecter les seuils de chaque paramètre expliquant les variations de la richesse et abondance des post-larves. De plus, la présente étude a démontré l'importance des variables enregistrées durant la pose des pièges lumineux, c'est-à-dire les variables locales, pour expliquer les variations de l'abondance alors que les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle extraites au cours des huit jours précédant l'échantillonnage (COT-PE) expliquent mieux les variations de la richesse, la richesse étant moins influencée par les variables locales.

#### **2.4.1. Importance des variables locales pour expliquer les variations de l'abondance des post-larves**

La forte importance des variables locales pour expliquer les variations de l'abondance des post-larves met en évidence l'importance des conditions locales durant la pose des pièges lumineux. Les facteurs importants semblent être la différence entre l'heure du coucher du soleil et celle de la pose des pièges ainsi que la transparence de l'eau pour les deux sites (Annexe 2.3). Les abondances observées dans les pièges sont plus élevées lorsque les pièges sont installés 30 minutes ou plus avant le coucher du soleil (voir Annexe 2.2). L'influence du moment de la pose des pièges sur l'abondance des post-larves capturées n'a jamais été révélée dans les études antérieures. L'abondance plus élevée observée avant le coucher du soleil peut être due à l'interaction entre l'heure de pose des pièges et les courants de la marée. En effet, les post-larves peuvent être transportées par le courant de marée en direction de la côte, le transport maximal ayant lieu avant la marée haute (Sponaugle et Cowen, 1996). Dans le cadre de la présente étude, l'échantillonnage s'est effectué au moment de la nouvelle lune, période durant laquelle la marée haute a toujours eu lieu avant le coucher du soleil. Cela semblerait confirmer l'éventuel effet de la marée sur l'abondance des post-larves capturées par les pièges. En outre, l'abondance élevée observée dans les pièges lumineux pourrait également être associée aux comportements des larves de poissons. Il a été en effet démontré que les larves migrent verticalement vers la surface de l'eau aux alentours du coucher du soleil pour se nourrir de zooplancton (McLaren et Avendaño, 1995).

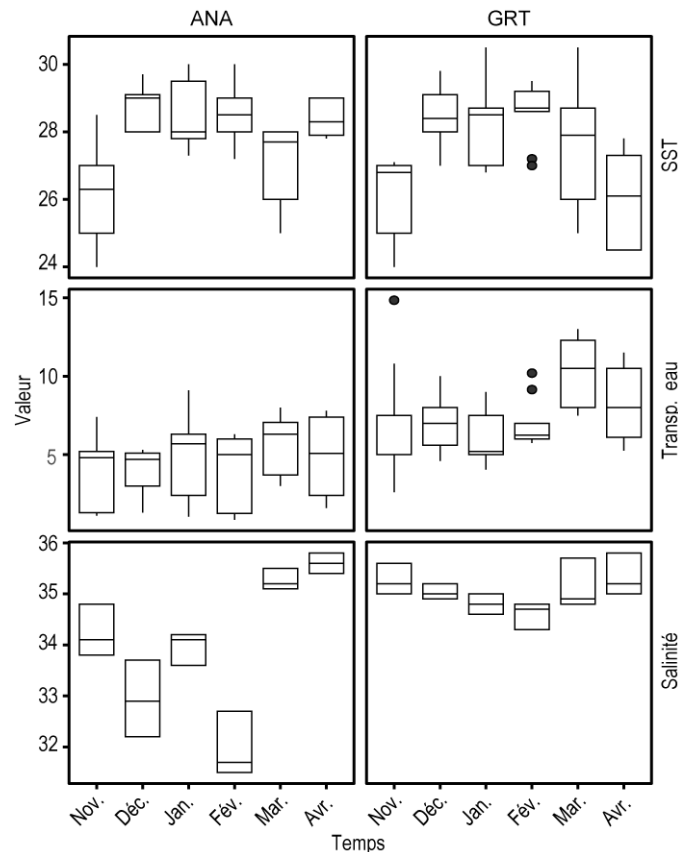
L'abondance élevée de post-larves a été également observée dans les pièges lumineux lorsque l'eau est très turbide (voir Annexe 2.2). Cette observation semble être paradoxale dans la mesure où l'abondance des post-larves devrait être plus faible lorsque l'eau est turbide. En effet, d'une part la forte turbidité de l'eau réduit généralement l'efficacité des pièges lumineux (Hickford et Schiel, 1999 ; Lindquist et Shaw, 2005) et d'autre part la réponse phototactique des post-larves diminue lorsque les intensités lumineuses sont faibles (Stearns *et al.*, 1994). L'abondance élevée de post-larves observée au moment où l'eau est fortement turbide peut être liée aux vents forts qui à la fois augmentent la turbidité de l'eau dans les eaux côtières (Cho, 2007), et génèrent des courants de surface. Dans de telles conditions environnementales, les pièges lumineux pourraient capturer des post-larves entraînées par les courants induits par le vent fort.

#### **2.4.2. Importance de la combinaison des variables locales avec les conditions océaniques obtenues par télédétection**

Bien que les variations du nombre d'espèces capturées par les pièges lumineux semblent moins expliquées par les variables locales, la combinaison de variables locales avec les conditions

océaniques obtenues par télédétection à petite échelle semble prédire plus efficacement la richesse et l'abondance des post-larves. Ceci peut être lié au fait que les larves de poissons sont généralement plus abondantes dans les eaux côtières que dans les eaux plus océaniques (Hsieh *et al.*, 2010). Aussi, les conditions océaniques côtières pourraient jouer un rôle important sur la distribution spatiale des post-larves. Par exemple, les courants côtiers circulaires peuvent maintenir les post-larves (Kingsford et Finn, 1997 ; Burgess *et al.*, 2007). Cependant, la performance des modèles permettant de prédire l'abondance des post-larves de poissons basée sur la combinaison des variables locales avec les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle (COT-PE) diffèrent d'un site à l'autre, alors que cette performance se montre plus similaire pour la prédiction de la richesse.

En effet, les valeurs du coefficient de détermination (R<sup>2</sup>-Test) indiquent que les modèles RF prédisent mieux les variations de l'abondance pour le site GRT que pour le site ANA. Cette différence spatiale de la performance des modèles pour prédire l'abondance des post-larves pourrait s'expliquer par les caractéristiques des masses d'eau qui sont différentes pour chaque site. Les caractéristiques des masses d'eau, qui ne sont rien d'autre que les variables locales, ont en effet une influence plus importante sur les variations de l'abondance des post-larves au site ANA qu'au site GRT (cf. la capacité d'ajustement des modèles indiquée par les valeurs de R<sup>2</sup>-Train). Cette influence plus importante des variables locales observées pour le site ANA est probablement liée à la proximité du fleuve permanent Onilahy, le site étant à environ 10 km de l'embouchure. Le débit moyen de ce fleuve est de 145 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, avec un maximum pouvant atteindre 1 500 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> durant les périodes de crues (Arfi *et al.*, 2007). D'après les images du satellite Sentinel-2A distribuées gratuitement par l'Agence spatiale européenne, la turbidité du panache du fleuve Onilahy peut facilement atteindre le site ANA (Jallerat, 2016). Ceci explique les valeurs de profondeur de Secchi variant de 1 à 9 m et de salinité de l'eau de surface variant de 31,5 à 35,7 enregistrées pour le site ANA contre respectivement 3 à 15 m et 34,3 à 35,9 pour le site GRT (**Figure 2.6**). La variabilité plus faible de la salinité, mais plus forte de la transparence de l'eau, enregistrées au site GRT peut être d'une part liée ponctuellement aux apports occasionnels du fleuve Fiherenana (Arfi *et al.*, 2007) et d'autre part associée au renouvellement plus régulier, et plus massif, jusqu'à 80%, de la masse d'eau au site GRT par la marée diurne (Chevalier *et al.*, 2015). Par conséquent, la bonne performance des modèles RF pour prédire l'abondance de post-larves au site GRT suggère que cette prédiction est d'autant plus aisée que l'environnement est moins soumis à l'influence d'apports terrigènes.

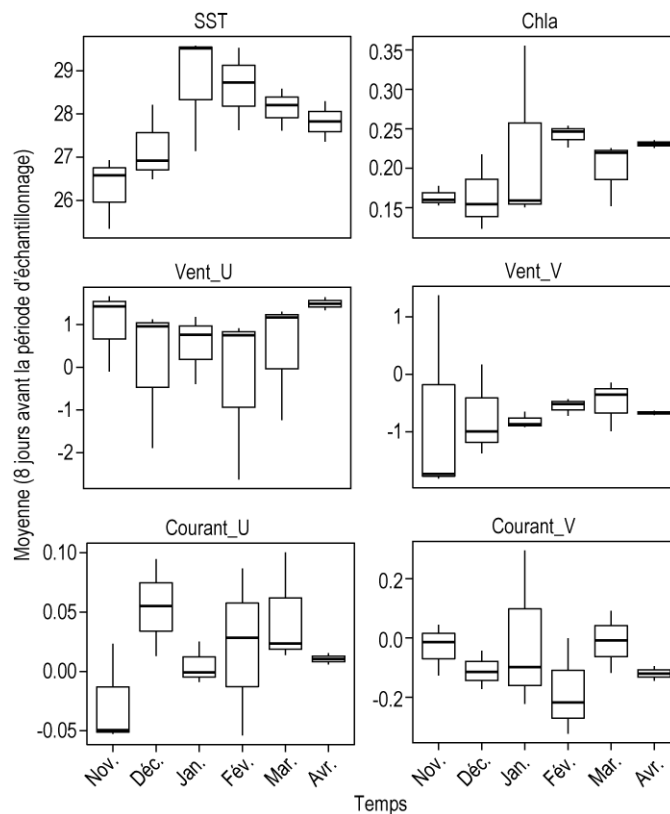


**Figure 2.6 :** Variabilité temporelle des caractéristiques des masses d’eau au site GRT (Grand récif de Toliara) et ANA (Récif d’Anakao) de novembre (nov.) à avril (avr.). Avec SST : température de l’eau de surface en °C, Transp\_eau : transparence de l’eau en mètres, et salinité : salinité de l’eau de surface.

En revanche, aucune différence de la performance des modèles RF pour prédire les variations de la richesse, basée sur les valeurs de R<sup>2</sup>-test, n’a été observée entre les deux sites malgré des caractéristiques de leurs masses d’eaux différentes. Toutefois, les nombres de variables explicatives significativement importantes parmi les conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle diffèrent entre les sites : il y en a seulement trois pour le site GRT tandis que jusqu’à six variables ont été retenues pour le site ANA (**Figure 2.5**). Ces différences peuvent être liées à la forte variabilité de la richesse observée à ANA (Annexe 2.4), cette variabilité étant possiblement induite par la variabilité des caractéristiques des masses d’eaux. Le nombre élevé de variables explicatives retenues par les modèles RF pour expliquer la richesse observée au site ANA pourrait donc être dû aux réponses différentes de chaque espèce aux gradients de variations des variables explicatives. Une tendance similaire a été également observée pour l’abondance au site ANA, avec un nombre plus élevé de variables explicatives retenues par le modèle RF en comparaison du site GRT. Trois variables explicatives communes aux deux sites ont cependant été identifiées à savoir : la température de l’eau de surface (SST), la concentration de chlorophylle *a* (Chl<sub>a</sub>) et la vitesse du vent parallèle à la côte.

### 2.4.3. Seuils des paramètres importants pour prédire la richesse et l'abondance des post-larves

Les modèles RF prédisent des valeurs fortes de richesse et abondance des post-larves lorsque la température de surface (SST) se trouve inférieure à 27,0 °C. De même, de fortes abondances sont prédites lorsque la concentration de chlorophylle *a* (Chla) ne dépasse pas 0,22 mg.m<sup>-3</sup>. Ces deux seuils sont uniquement observés entre novembre et décembre pour les trois saisons chaudes (**Figure 2.7**). Cette période de l'année, qui correspond aux pics de valeurs de richesse et abondance, est la période de reproduction pour la plupart des espèces de poissons récifaux (Reynalte-Tataje *et al.*, 2011). Les concentrations de chlorophylle *a* qui dépassent le seuil de 0,22 mg.m<sup>-3</sup> sont observées de janvier à avril (**Figure 2.7**), une période durant laquelle les post-larves sont moins abondantes et moins diversifiées (**Figure 2.3**).



**Figure 2.7 :** Variations temporelles des valeurs moyennes de conditions océaniques obtenues par télédétection à petite échelle de novembre (nov.) à décembre (déc.) sur une période de huit jours avant chaque période d'échantillonnage et pour les 3 campagnes confondues. Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle *a* (en mg.m<sup>-3</sup>), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>). Les barres horizontales correspondent aux valeurs médianes, les extrémités inférieures et supérieures des boîtes respectivement au 1<sup>er</sup> et 3<sup>ème</sup> quartile, les barres verticales aux valeurs correspondant à 1,5 fois l'écart interquartile.

Ces observations semblent en contradiction avec d'autres études détectant une augmentation de la richesse (Leathwick *et al.*, 2006) et de l'abondance (Falfán-Vázquez *et al.*, 2008) des post-larves de poissons lorsque les concentrations de chlorophylle *a* augmentent. Les fortes concentrations en chlorophylle *a* observées entre janvier et avril soulignent l'importance d'autres facteurs, tels que l'activité cyclonique qui peut se manifester durant cette période. En effet, le passage d'un cyclone peut augmenter de manière importante la concentration en chlorophylle *a* (Lin *et al.*, 2003). Un cyclone peut en même temps affaiblir le succès de la reproduction des poissons en entraînant les larves loin de leurs zones d'installation (Morsink, 2018).

Bien que le vent du sud soit dominant dans le sud-ouest de Madagascar, le vent du nord, nommé localement Varatraza, a été parmi les variables importantes pour prédire S et N notamment pour le site ANA. Ce vent du nord caractérise la saison chaude et pluvieuse dans le sud-ouest de Madagascar (Arfi *et al.*, 2008). Étant donné que les vents sont réputés être une force motrice majeure pour les courants océaniques (Cowen et Sale, 2002), ce vent fort soufflant du nord pourrait jouer un rôle dans l'intensification des courants côtiers vers le sud dans le sud-ouest de Madagascar. Le courant connu sous le nom SMACC (Southwest Madagascar Coastal Current) a été récemment découvert par Ramanantsoa *et al.* (2018). D'après ces auteurs, la vitesse de ce courant qui s'observe dans les eaux côtières jusqu'à 50 km de la côte peut atteindre jusqu'à  $0,3 \text{ m s}^{-1}$  pendant la saison chaude. Paradoxalement, ce courant côtier en direction du sud n'a pas été retenu par les modèles RF comme une variable importante pour prédire les variations de la richesse et de l'abondance au GRT alors que le vent du nord fait partie des variables importantes (Figure 2.5). Par contre, ce courant a été retenu pour ANA, mais en comparant avec les autres paramètres, son importance pour prédire la richesse et l'abondance de post-larves semble très faible (le rang n'est que neuf pour N et cinq pour S, Figure 5). Comme les courants de surface induits par le vent constituent l'un des principaux facteurs expliquant le transport et la concentration des larves de poissons (Schlaefer *et al.*, 2018), ce qui apparaît comme un paradoxe pourrait simplement suggérer que d'autres facteurs que les variables locales et les conditions océaniques obtenues par télédétection extraites durant plusieurs jours à petite échelle pourraient expliquer la part d'environ 50% des variations de S et N qui restent inexplicables par les modèles RF.

#### **2.4.4. Éventuelles contributions d'autres facteurs**

Le comportement des larves de poisson est probablement l'un des facteurs induisant une partie des variations de la richesse et abondance des post-larves qui n'ont pas été expliquées par les

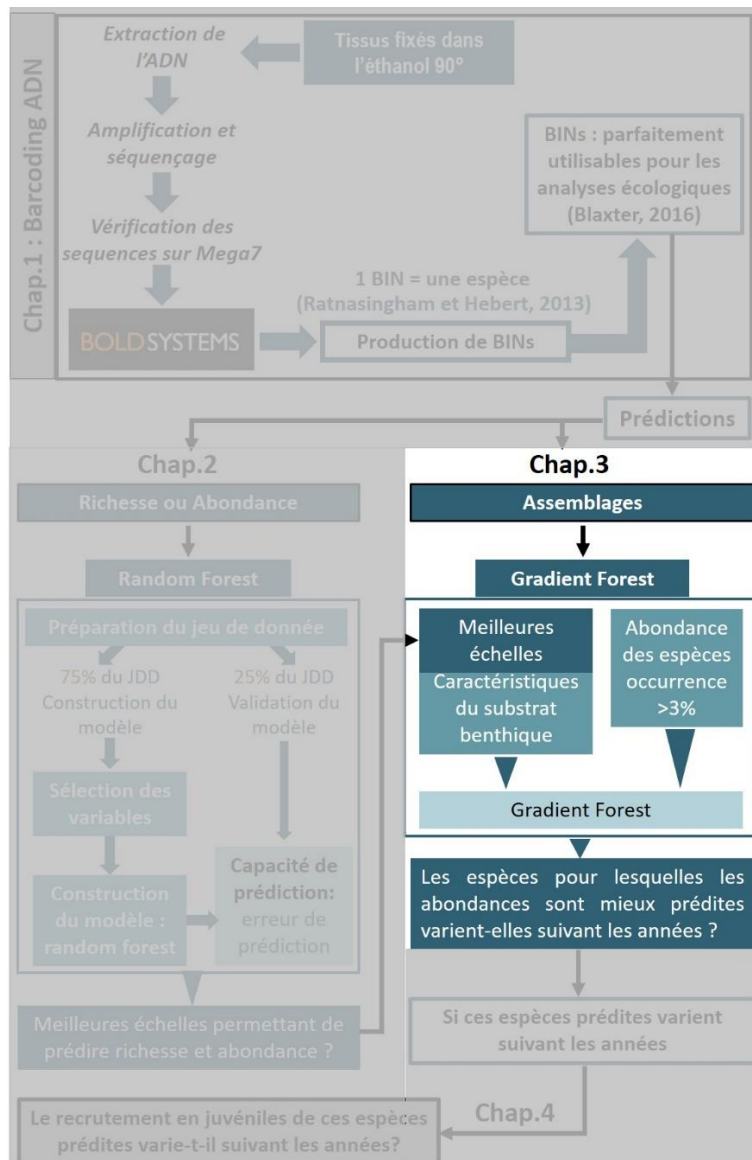
modèles RF. Le comportement actif des larves de poissons avant leur installation peut faciliter leur rétention à proximité des habitats côtiers (Leis, 2007) ou leur déplacement vers les habitats côtiers lorsqu'elles sont capables de nager à contre-courant (Tricklebank *et al.*, 1992 ; Tzeng et Wang, 1993 ; Hickford et Schiel, 1999). Les larves de poissons sont aussi connues pour leurs capacités à se déplacer verticalement (Paris et Cowen, 2004 ; Irisson *et al.*, 2009 ; Huebert *et al.*, 2011 ; Berenshtein *et al.*, 2018). Ces migrations verticales permettent leur rétention dans des zones spécifiques, comme observées chez les larves de Pomacentridae (Paris et Cowen, 2004) et celles de poissons plats (Bailey *et al.*, 2005), car la vitesse du courant dans les eaux profondes est souvent inférieure à celle des eaux de surface (Shanks, 2009). Les larves de la plupart des familles dominantes observées dans la présente étude (Siganidae, Lutjanidae, Pomacentridae, Lethrinidae, Chaetodontidae et Acanthuridae) sont connues pour être capables de nager à des vitesses supérieures à  $0,3 \text{ m.s}^{-1}$ , certaines pouvant même atteindre  $0,65 \text{ m.s}^{-1}$  (Fisher, 2005). Ces chiffres indiquent que les post-larves de ces poissons ont la capacité de maintenir leur position en nageant contre des courants tels que le SMACC dans le sud-ouest de Madagascar (Ramanantsoa *et al.*, 2018).



## 2.5. Conclusion

La présente étude a fourni des informations sur la contribution de la vitesse du vent parallèle à la côte, de la température de l'eau de surface, et de la concentration en chlorophylle *a* pour prédire les variations de la richesse et de l'abondance des post-larves de poissons récifaux dans le sud-ouest de Madagascar. Ces modèles RF peuvent être considérés comme fournissant une base de référence pour étudier les futures modifications de la richesse et abondance des post-larves de poissons tropicaux, en permettant de documenter les différences entre les valeurs prédites et les valeurs observées. Cependant, les seuils détectés pour chaque variable explicative peuvent changer au cours des années. Ils doivent donc être validés via des suivis à long terme qui permettront de prendre en considération : (1) l'effet du phénomène ENSO (El Niño et Oscillation Australe) sur les caractéristiques des eaux de surface, les conditions hydrodynamiques et la disponibilité en nourriture (Hoareau *et al.*, 2012), et (2) l'activité cyclonique qui pourraient bouleverser l'approvisionnement larvaire en modifiant le transport des larves de poissons (Reid *et al.*, 2016).

## Chapitre 3. Variabilité spatiale et interannuelle des assemblages de post-larves de poissons tropicaux expliquées par les conditions océaniques obtenues par télédétection



### 3.1. Introduction

De nombreuses études ont souligné l'importance d'étudier les assemblages de post-larves de poissons pour mieux comprendre et prédire les variations de la biomasse des populations adultes (Lockwood *et al.*, 1981 ; Nichols *et al.*, 1987 ; Hsieh *et al.*, 2005 ; Koslow et Davison, 2016 ; Chen *et al.*, 2018) ou plus généralement pour effectuer des suivis des communautés de poissons marins (Koslow et Wright, 2016). En effet, les assemblages de post-larves représentent les survivants de la phase larvaire, c'est-à-dire les individus dont certains vont contribuer à maintenir les populations de poissons adultes (Takahashi et Watanabe, 2004). Les assemblages de post-larves représentent également un outil prometteur pour le suivi des écosystèmes marins et côtiers du fait que leur structure est liée à des facteurs environnementaux et à différentes pressions anthropiques (Smith *et al.*, 2018). D'où la nécessité de bien étudier les assemblages de post-larves dans les zones affectées par le changement climatique et soumises à des pressions anthropiques croissantes (Koslow et Wright, 2016).

De plus, dans le contexte du changement climatique, il semble essentiel de mieux comprendre l'impact des futurs changements de conditions environnementales sur les assemblages de post-larves et donc sur les communautés de poissons. Une telle approche nécessite le développement de modèles prédictifs capables d'anticiper la dynamique des assemblages de post-larves et d'identifier la hiérarchie de ces variables explicatives sur la structure de leurs assemblages. Ce domaine de recherche reste encore peu étudié dans les eaux tropicales. Carassou *et al.* (2008) ont mené une des rares études visant à hiérarchiser les variables explicatives enregistrées à différentes échelles temporelles et spatiales structurant les assemblages des post-larves. En se basant sur les valeurs de seuils pour chaque variable explicative, seuils qui varient en fonction des familles des post-larves de poissons, ces auteurs ont démontré que l'abondance des post-larves de poissons est définie par les facteurs météorologiques à grande échelle et par les caractéristiques de la colonne d'eau à petite échelle. Les éventuels effets de la variation interannuelle des variables explicatives sur les assemblages des post-larves n'ont toutefois pas été abordés. Enfin, les éventuels effets des conditions océaniques obtenues par télédétection au cours des quelques jours précédant l'échantillonnage sur les assemblages des post-larves n'ont, à notre connaissance, jamais été étudiés dans les eaux tropicales.

À Madagascar, les petits pêcheurs et les populations côtières dépendent fortement des ressources marines pour leur subsistance (Cooke *et al.*, 2000). La croissance démographique (INSTAT et ICF, 2010 ; Le Manach *et al.*, 2012) et la dégradation de la qualité des habitats côtiers dans ces zones (IOTC, 2009) peuvent entraîner des modifications de la composition

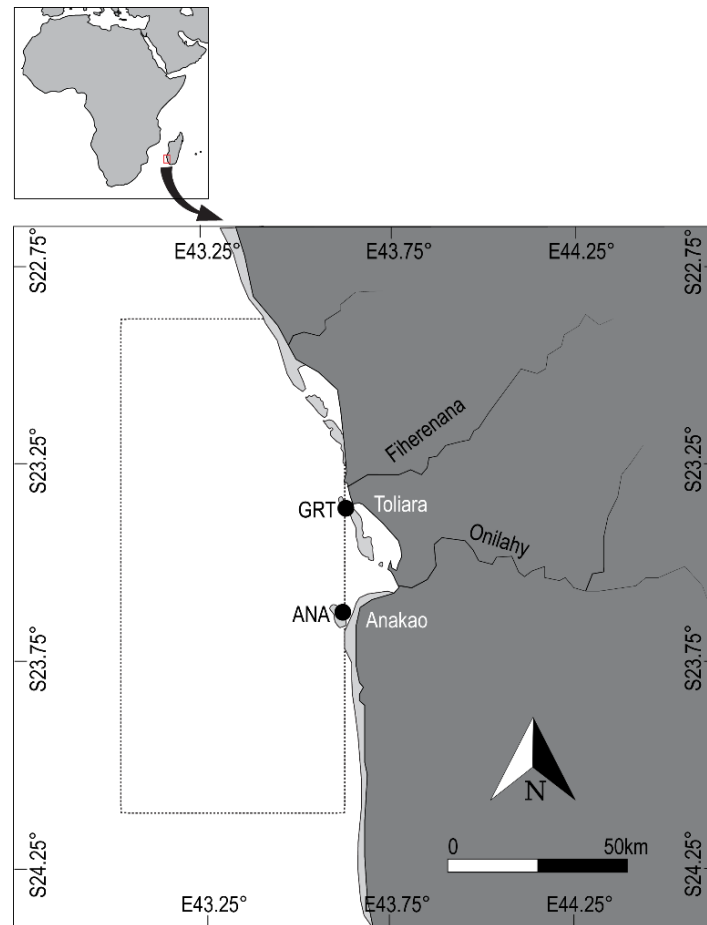
taxonomique des assemblages de poissons (Folke *et al.*, 2004). Afin de mieux enregistrer, ou même d'anticiper ces modifications, les assemblages de post-larves doivent faire l'objet d'études plus approfondies. Dans le sud-ouest de Madagascar, les recherches menées sur les assemblages des post-larves ont débuté depuis une décennie (Mahafina, 2011 ; Jaonalison *et al.*, 2016), mais ces études ont utilisé différents engins et protocoles d'échantillonnage et se sont basées sur différentes résolutions taxonomiques. Des protocoles ont été présentés dans le chapitre I pour standardiser l'échantillonnage et l'identification des post-larves de poissons. En appliquant ces protocoles qui ont permis d'identifier les spécimens à l'espèce, les résultats du chapitre II ont démontré que des modèles de type « Random Forest » construits avec les conditions océaniques obtenues par télédétection sont capables de prédire la richesse spécifique et l'abondance des post-larves de poissons tropicaux. Partant de ces résultats, le présent chapitre a comme objectif de continuer cette approche en utilisant la méthode « Gradient Forest » afin de vérifier si la structure des assemblages des post-larves décrites à l'espèce peut également être expliquée par les conditions océaniques obtenues par télédétection. Plus précisément, ce chapitre vise à évaluer la variabilité interannuelle des assemblages des post-larves en caractérisant : (i) la variabilité d'une année à l'autre des conditions océaniques obtenues par télédétection et celle des assemblages des post-larves, et (ii) de quelle manière la variabilité interannuelle des conditions océaniques, obtenues ici par télédétection, modifie la structure des assemblages des post-larves. Une hypothèse a été émise que la variabilité interannuelle des assemblages des post-larves est induite par la variabilité interannuelle des conditions océaniques. Toutes les analyses ont été réalisées avec la méthode « Gradient Forest » dont la puissance permet le traitement de grandes bases de données présentant de nombreuses variables expliquées (c'est-à-dire de nombreuses espèces) et de nombreuses variables explicatives (Roubeix *et al.*, 2017).

## **3.2. Matériels et Méthodes**

### **3.2.1. Sites d'étude**

Les post-larves de poissons ont été échantillonnées sur deux sites situés dans le sud-ouest de Madagascar (**Figure 3.1**) : (i) le Grand Récif de Toliara (GRT) et (ii) le récif au large d'Anakao (ANA). Une description détaillée de chaque site est fournie dans la partie « méthodes générales » mais il est rappelé ici que ces deux sites diffèrent principalement par les caractéristiques de leurs masses d'eau. En effet, le site GRT est principalement sous l'influence des masses d'eaux océaniques en raison de l'apport important des marées diurnes qui renouvellent jusqu'à 80% des eaux du lagon (Chevalier *et al.*, 2015). À l'opposé, le site ANA

qui est plus près de la côte, est influencée par les eaux du fleuve Onilahy, surtout lorsque souffle le vent du nord connu localement sous le nom « Varatraza ».



**Figure 3.1 :** Sites d'échantillonnage des post-larves (points noirs) : avec GRT = Grand récif de Toliara et ANA: récif d'Anakao. Le rectangle en pointillé correspond à la zone d'extraction pour les conditions océaniques obtenues par télédétection

### 3.2.2. Les variables explicatives

Pour ce chapitre, seuls les assemblages des post-larves obtenus durant les saisons chaudes de 2016-2017 et de 2017-2018 ont été utilisés. Ces choix sont dus au fait que les caractéristiques des substrats benthiques, qui ont été étudiés uniquement durant ces deux saisons chaudes, ont été considérés parmi les variables explicatives.

Trois types de variables explicatives à savoir les variables locales, les caractéristiques du substrat benthique, et les conditions océaniques obtenues par télédétection ont été utilisés dans le présent chapitre. Une description de ces variables est détaillée dans le **Tableau 3.1**. En partant de la base qu'aucune variabilité ne pouvait être observée entre des stations distantes d'environ 500 m, les variables locales ont été enregistrées durant chaque nuit d'échantillonnage en un seul point pour chaque site. À l'opposé, les analyses pour la caractérisation du substrat benthique ont été réalisées pour chaque station. Enfin, les conditions océaniques obtenues par

télédéttection ont été extraites au cours d'une période de huit jours précédant chaque échantillonnage sur une zone de 50 km sur 120 km centrée sur une position à mi-distance entre les deux sites (**Figure 3.1**).

**Tableau 3.1** : Description des variables explicatives utilisées pour les modèles « Gradient Forest ».

Types des variables explicatives	Variabes	Description
Variables locales	SST_LO	Température de surface de l'eau durant l'échantillonnage
	Vent_U_LO	Vent perpendiculaire à la côte durant l'échantillonnage
	Vent_V_LO	Vent parallèle à la côte durant l'échantillonnage
	Transp_eau	Transparence de l'eau durant l'échantillonnage
	Dif_pose	Différence entre l'heure de coucher du soleil et celle de la pose des pièges
	Dif_relève	Différence entre l'heure du lever du soleil et celle de la relève des pièges
	P.Pélagique	Nombre de poissons pélagiques dans l'échantillon
Caractéristiques du substrat benthique	Macroalgue	Pourcentage de recouvrement par les macroalgues
	Phanérogame	Pourcentage de recouvrement par les phanérogames
	Coraux vivants	Pourcentage de recouvrement par les coraux vivants
	Coraux morts	Pourcentage de recouvrement par les coraux morts
	Sable	Pourcentage de recouvrement par le sable
	Débris	Pourcentage de recouvrement par les débris
Conditions océaniques obtenues par télé-déttection à petite échelle	SST	Température de l'eau de surface
	Chla	Concentration de Chlorophylle <i>a</i>
	Courant_U	Courant perpendiculaire à la côte
	Courant_V	Courant parallèle à la côte
	Vent_U	Vent perpendiculaire à la côte
	Vent_V	Vent parallèle à la côte

Sept variables locales ont été enregistrées : la température de l'eau de surface (à l'aide d'un thermomètre), la transparence de l'eau (à l'aide d'un disque de Secchi), la vitesse et la direction du vent (à l'aide d'un anémomètre et d'une boussole). En raison de problèmes techniques, la salinité de l'eau de surface n'a pu être enregistrée que pour la seconde saison chaude (2017-2018) et ce paramètre n'a donc pas été retenu pour les analyses. Les différences entre l'heure du coucher du soleil et la pose des pièges lumineux, ainsi qu'entre l'heure du lever et la relève des pièges lumineux ont également été considérées comme des variables locales. L'abondance des petits poissons pélagiques capturée par les pièges lumineux a été également prise en compte parmi les variables locales du fait que leur présence massive autour des pièges pouvait affecter la manière dont ils attirent et retiennent les post-larves.

Une campagne spécifique a été menée une fois par saison chaude pour caractériser les substrats benthiques dans chaque station d'échantillonnage. L'approche a été basée sur des photo-quadrats à haute précision en suivant le protocole de Dumas *et al.* (2009). Les photo-quadrats ont été pris à l'aide d'un appareil photo Olympus TG 860 le long de trois transects de 20 m placés au hasard et formant une étoile pour chaque station. Au laboratoire, le pourcentage de

recouvrement de sédiments, coraux (vivants, morts, et débris), et des phanérogames marines a été évalué à l'aide du logiciel « Coral Point Count with Excel® extension (CPCe) » (Kohler et Gill, 2006).

Les conditions océaniques obtenues par télédétection ont été extraites au cours d'une période de huit jours précédant chaque échantillonnage sur une zone de 50 km sur 120 km (Lon.max = 43,611403, Lon.min = 43.022609, Lat.max = -22,900648, Lat.min = -24.115845, **Figure 3.1**). Cette échelle spatiale et temporelle a été choisie du fait qu'elle est apparue comme étant le meilleur prédicteur de la richesse spécifique et de l'abondance des post-larves de poissons (voir chapitre 2). Les conditions océaniques obtenues par télédétection sont : la température de l'eau de surface (SST), la concentration de chlorophylle *a* (Chl<sub>a</sub>), la vitesse du vent perpendiculaire à la côte (Vent\_U) et la vitesse du vent parallèle à la côte (Vent\_V) et la vitesse du courant perpendiculaire à la côte (Courant\_U) et la vitesse du courant parallèle à la côte (Courant\_V).

### **3.2.3. Analyses des données et Modélisations**

Des analyses multivariées ont été réalisées pour illustrer la variabilité spatiale et interannuelle de chacun des trois types de variables explicatives. Les variabilités spatiales entre GRT et ANA des caractéristiques du substrat benthique et des assemblages de post-larves de poissons ont été visualisées à l'aide d'ordinations de type Multi-dimensionnal scaling (MDS), les différences ont été testées avec une analyse multivariée de type PERMANOVA (Anderson, 2017). Les caractéristiques du substrat benthique qui contribuent à la différence entre les deux sites ainsi que les espèces de post-larves qui caractérisent chaque site ont été identifiées à l'aide du test SIMPER (Clarke *et al.*, 1994). Les variabilités spatiales et interannuelles des variables locales ont été analysées par analyse en composantes principales (ACP) afin de visualiser les variables qui discriminent les deux sites et les deux saisons chaudes. Une analyse ACP a été également réalisée pour les conditions océaniques obtenues par télédétection afin de visualiser les variables qui contribuent à la variabilité interannuelle. Les différences de conditions océaniques obtenues par télédétection entre les deux saisons chaudes ont été testées avec des analyses de variance (ANOVA).

Au total, 19 variables explicatives ont été utilisées pour expliquer la structure des assemblages des post-larves. Parmi les différentes méthodes développées pour identifier la réponse des assemblages de faune ou flore face aux variations de gradient de l'environnement, l'analyse de type « Gradient Forest » semble la plus robuste et la mieux adaptée parmi tous les algorithmes. En effet, cette technique est connue pour sa capacité à traiter de façon simultanée des données présentant des corrélations non linéaires et contenant de nombreuses variables expliquées et

explicatives (Ferrier et Guisan, 2006 ; Ellis *et al.*, 2012 ; Roubeix *et al.*, 2017). Trois jeux de données par site ont été créés : un jeu de données pour les deux saisons chaudes combinées, et deux autres pour chacune des deux saisons. Ces derniers jeux ont pour but d'identifier les variables explicatives expliquant le mieux la variabilité interannuelle des assemblages des post-larves, ainsi que l'importance de ces variables explicatives. Étant donné que les analyses « Gradient Forest » sont sensibles à la présence d'espèces rares, seules les espèces présentes dans plus de 3% des échantillons ont été retenues. Pour chaque jeu de données, les analyses « Gradient Forest » ont été effectuées en suivant deux étapes. Au cours d'une première étape, trois modèles basés sur les trois types de variables explicatives ont été indépendamment construits : un modèle pour les variables locales, un modèle pour les caractéristiques du substrat benthique, et un modèle pour les conditions océaniques obtenues par télédétection. Au cours de la seconde étape, toutes les variables explicatives ont été regroupées pour construire un seul modèle. Ces deux étapes ont permis de comparer la capacité d'ajustement de chaque modèle pour expliquer les assemblages des post-larves. Suivant l'approche proposée par Roubeix *et al.* (2017), la comparaison des modèles s'est effectuée à partir de la valeur moyenne de  $R^2$  ( $R^2_{\text{moy.}}$ ) des espèces pour lesquelles l'abondance était la mieux expliquée. Les seuils des variables explicatives les plus importantes qui structurent les assemblages des post-larves expliqués ont été obtenus par l'analyse du rapport entre la densité de nœuds et la densité de données. L'effet d'une variable explicative sur les assemblages expliqués est important lorsque ce rapport est supérieur à 1. Des seuils significatifs influençant chacune des espèces pour lesquelles l'abondance était la mieux expliquée ont également été identifiés sur la base des trois critères de sélection des seuils appliqués par Roubeix *et al.* (2017). Selon ces auteurs, le seuil d'une variable explicative est écologiquement significatif si : (1) cette variable explicative est importante (en se basant sur l'importance pondérée  $R^2$ ) pour expliquer l'abondance ; (2) le seuil de cette variable explicative est clairement défini à travers les courbes d'importance cumulée ; et (3) ce seuil est clairement retrouvé pour plusieurs espèces pour lesquelles l'abondance a été la mieux décrite.

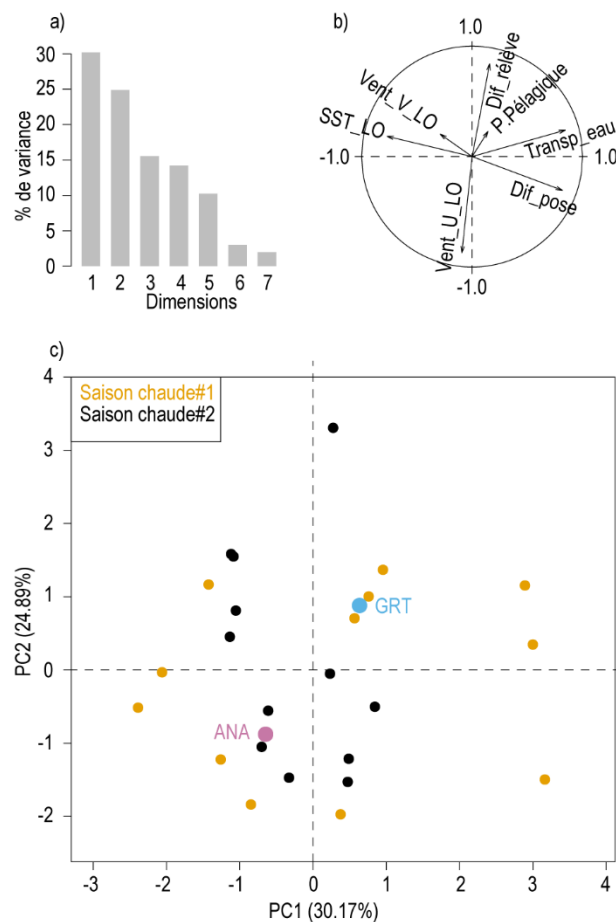
Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel de programmation R, version R.5.1 (R Core Team, 2018), en utilisant le package « vegan » version 2.5.4 (Oksanen *et al.*, 2019) pour les analyses statistiques multivariées, le package « gradientForest » version 0.1.17 (Ellis *et al.*, 2012) et son extension « extendedForest » version 1.6.1 (Ellis *et al.*, 2012) pour effectuer la modélisation des assemblages de post-larves.



### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Variation spatio-temporelle des variables locales et des conditions océaniques obtenues par télédétection

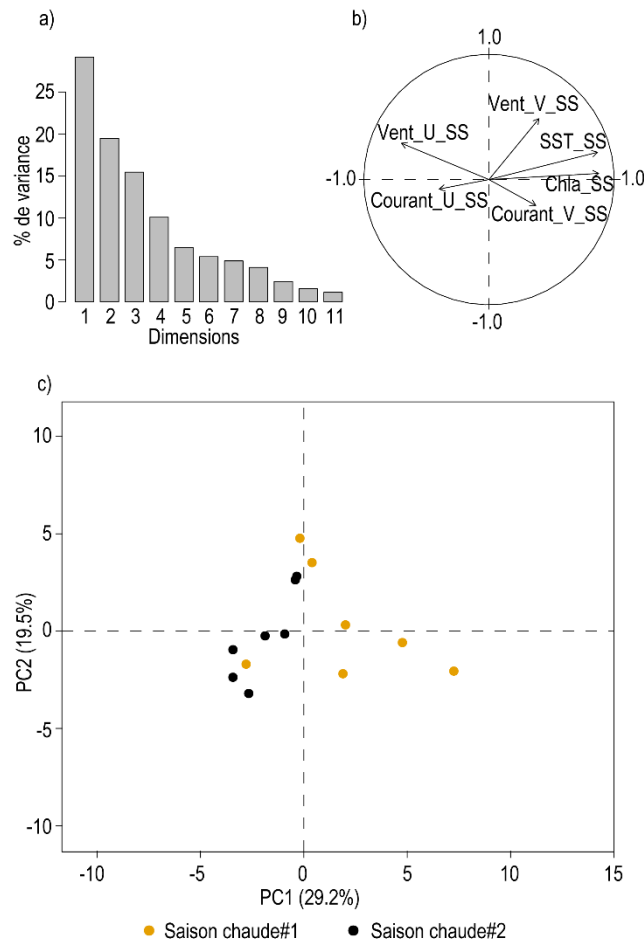
L'analyse ACP indique que les variables locales diffèrent entre les sites et les saisons chaudes. La première saison chaude est caractérisée par une forte transparence de l'eau au site GRT, et par le vent en direction de la côte et la température de l'eau pour le site ANA (**Figure 3.2**). À l'opposé, aucune variation spatiale n'est clairement observée durant la seconde saison chaude. De manière identique, les conditions océaniques obtenues par télédétection varient significativement entre les saisons (**Figure 3.3c** et **Figure 3.4**).



**Figure 3.2** : Ordination des variables locales par analyse en composantes principales. Avec a) pourcentage de variance pour chaque dimension, b) variables factorielles, c) plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude et jaune pour la seconde. Chaque point correspond à un enregistrement par site et par mois. Le point bleu correspond au barycentre des observations pour le site GRT, le point rose à celui pour celles du site ANA. Le nom des variables est présenté dans le **Tableau 3.1**.

La concentration en chlorophylle *a* et la température de l'eau (**Figure 3.3b** et **c**) sont significativement plus élevées (ANOVA,  $p < 0.01$ ) durant la première saison chaude (avec des valeurs respectives de  $0,24 \pm 0,06 \text{ mg m}^{-3}$  et  $28,06 \pm 1,03 \text{ }^\circ\text{C}$ ) que durant la seconde ( $0,18 \pm$

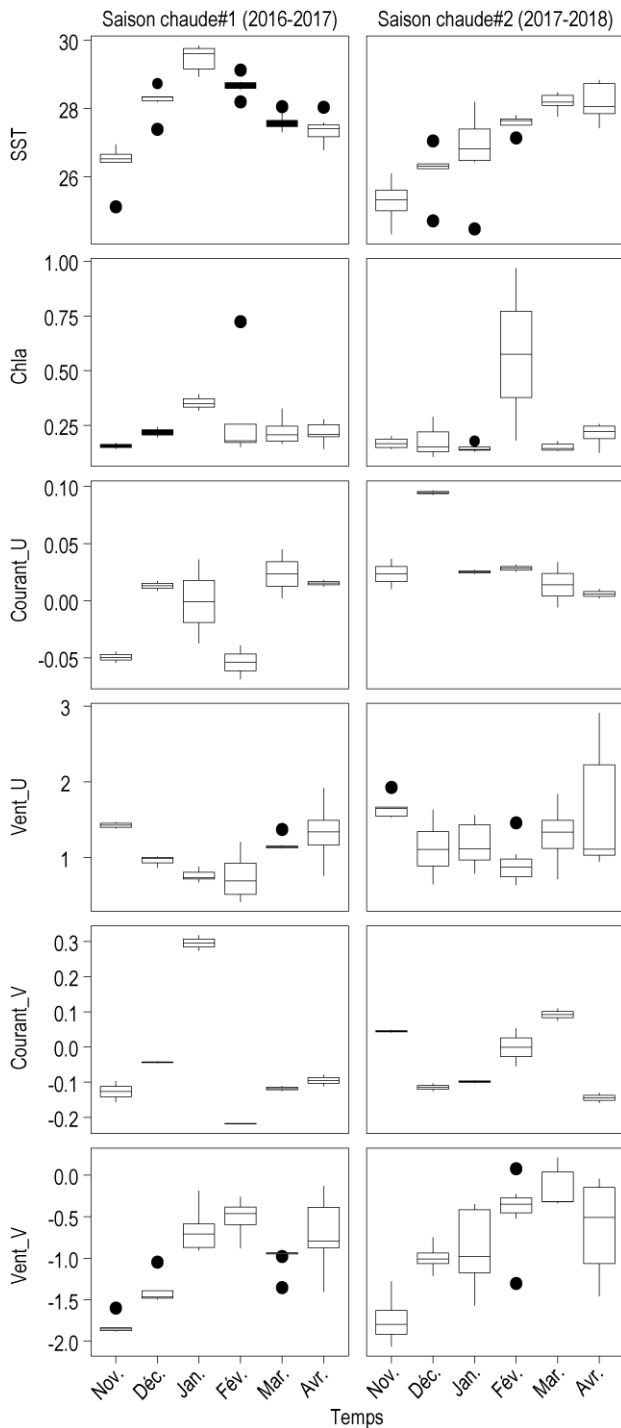
0.04 mg m<sup>-3</sup> et 27,20 ± 1,01 °C). En termes de concentrations en chlorophylle *a*, la seconde saison chaude est caractérisée par une grande quantité d'observations dépassant 0,5 mg m<sup>-3</sup> durant le mois de février alors que seulement une observation correspond à cette valeur pour la première saison au cours de ce mois.



**Figure 3.3 :** Analyse en composantes principales (ACP) des conditions océaniques obtenues par télédétection. Avec a) le pourcentage de variance pour chaque dimension, b) variables factorielles, c) le plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude et des points jaunes pour la seconde. Le nom des variables est présenté le **Tableau 3.1**.

Des différences ont également été observées pour la vitesse du vent en direction de la côte (Vent\_U, **Figure 3.3b** et **c**) qui est significativement plus faible (ANOVA,  $p < 0,01$ ) durant la première saison chaude ( $1,04 \pm 0,27 \text{ m s}^{-1}$ ) que pendant la seconde ( $1,29 \pm 0,27 \text{ m s}^{-1}$ ). Les vents parallèles à la côte (Vent\_V) sont principalement dominés par le vent du nord soufflant en moyenne à  $1,06 \pm 0,50 \text{ m}^{-1}$  pendant la première saison chaude et à  $0,79 \pm 0,50 \text{ m}^{-1}$  durant la seconde. Au cours de la première saison chaude, jusqu'à 60% des courants perpendiculaires à la côte se dirigent vers le large (avec une vitesse moyenne de  $0,04 \pm 0,02 \text{ m s}^{-1}$ ) et 40% sont en direction de la côte ( $0,02 \pm 0,004 \text{ m s}^{-1}$ ). Durant la seconde saison chaude, les courants perpendiculaires à la côte se dirigent tous vers la côte à une vitesse moyenne de  $0,03 \pm$

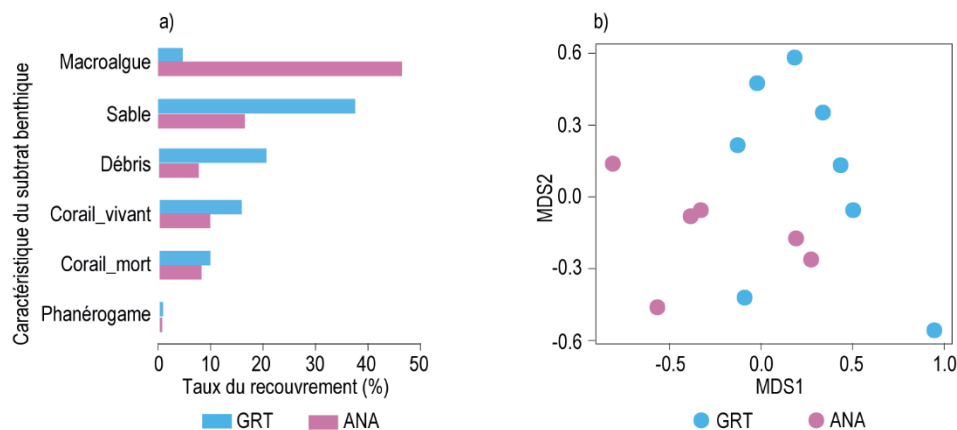
$0.03 \text{ m s}^{-1}$ . Pour les courants parallèles à la côte, 80 % se dirigent vers le sud durant la première saison chaude (avec une vitesse moyenne de  $0,12 \pm 0,06 \text{ m s}^{-1}$ ) et seulement 67% pour la seconde saison chaude ( $0,09 \pm 0,06 \text{ m s}^{-1}$ ). En conséquence, seulement 20% des courants durant la première saison chaude ( $0,30 \pm 0,03 \text{ m s}^{-1}$ ) et 33% durant la seconde ( $0,07 \pm 0,02 \text{ m s}^{-1}$ ) se dirigent vers le nord.



**Figure 3.4:** Variabilité interannuelle des conditions océaniques obtenues par télédétection pour chaque mois d'échantillonnage. Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle a (en mg m<sup>-3</sup>), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en m s<sup>-1</sup>), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en m s<sup>-1</sup>), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en m s<sup>-1</sup>) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en m s<sup>-1</sup>). Les barres horizontales correspondent aux valeurs médianes, les extrémités inférieures et supérieures des boîtes respectivement au 1er et 3ème quartile, les barres verticales aux valeurs correspondant à 1,5 fois l'écart interquartile, et les points individuels aux valeurs extrêmes.

### 3.3.2. Distribution spatiale des caractéristiques des substrats benthiques

Les caractéristiques des substrats benthiques des sites GRT et ANA sont significativement différentes (PERMANOVA,  $R^2 = 0,30$ ,  $p < 0,01$ , **Figure 3.5b**). Le test SIMPER a révélé que ces différences sont principalement dues au taux de recouvrement par les macroalgues qui est élevé au site ANA (50%) alors qu'il ne représente qu'environ 5% au site GRT (**Figure 3.5a** et Annexe 3.1). Des différences sont aussi détectées dans les taux de recouvrement légèrement plus élevés de coraux vivants (~ 18%) et sable (~ 42%) au site GRT contre seulement ~ 11% et ~ 19% pour le site ANA (**Figure 3.3a** et Annexe 3.1).



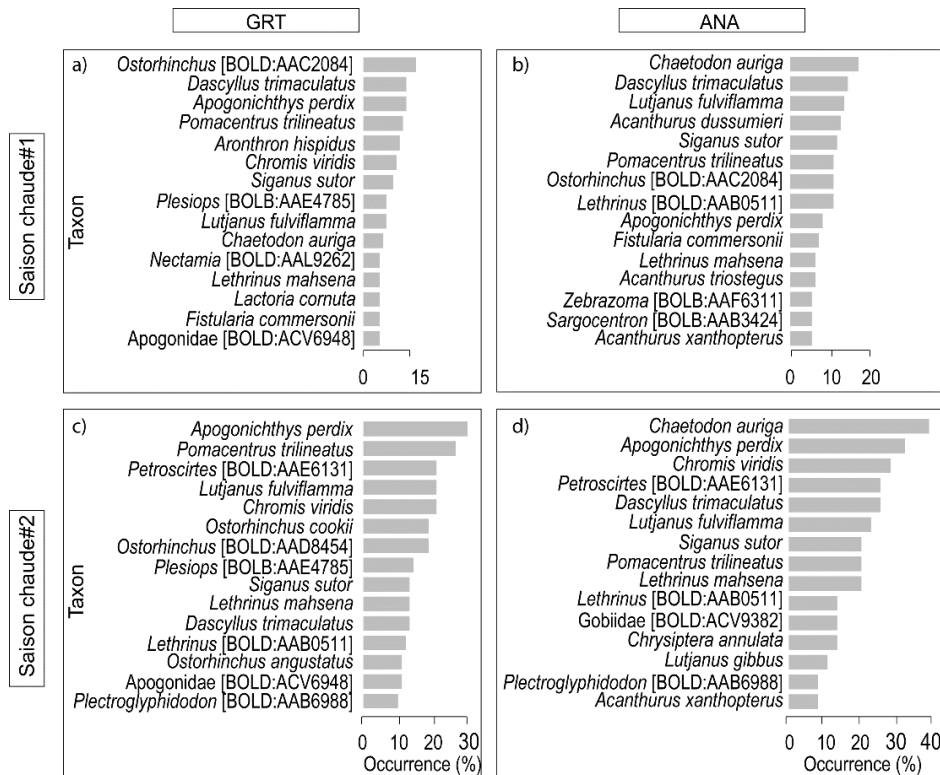
**Figure 3.5 :** Caractéristiques du substrat benthique au site GRT (barres et points bleus) et au site ANA (barres et points roses), avec a) pourcentages de recouvrement de chaque caractéristique du substrat et b) ordination des caractéristiques de substrat benthique par « multidimensional scaling » (MDS).

### 3.3.3. Variabilité spatio-temporelle des assemblages des post-larves

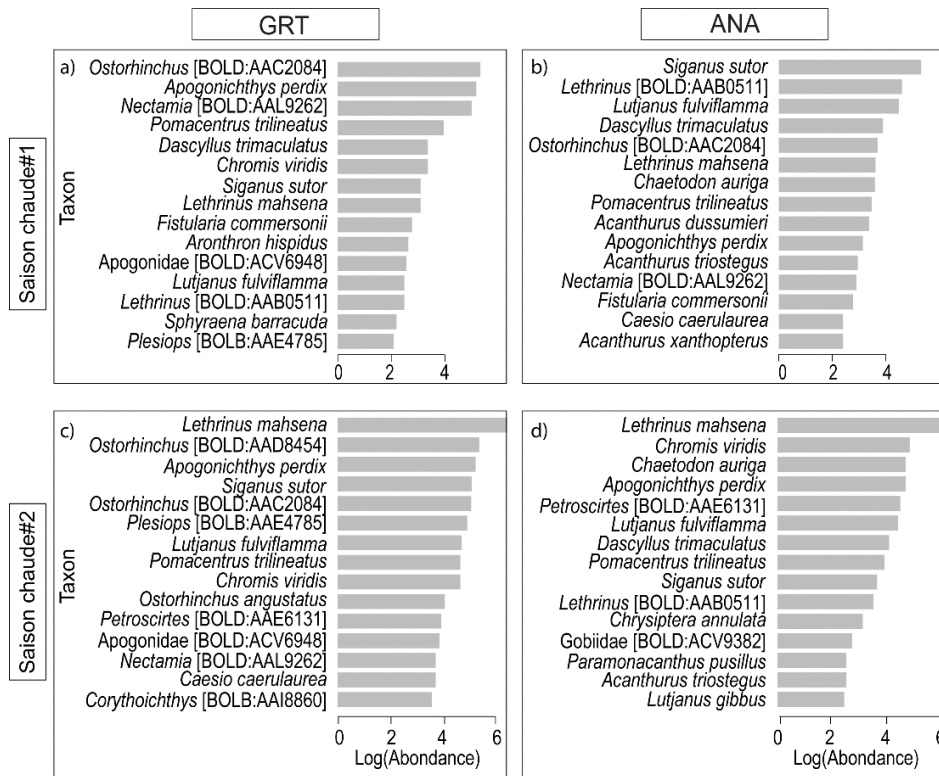
Au total, 165 espèces appartenant à 42 familles ont été observées au cours des deux saisons chaudes, dont 99 espèces capturées au site GRT et 96 au site ANA avec . Parmi ces espèces, 60 appartenant à 20 familles sont présentes dans plus de 3% des échantillons, dont 46 espèces pour le site GRT et 51 espèces pour le site ANA. Au site GRT, les espèces les plus fréquentes sont *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084], *Dascyllus trimaculatus* et *Apogonichthys perdix* durant la première saison chaude, *A. perdix*, *Pomacentrus trilineatus* et *Petroscirtes* [BOLD:AAE6131] durant la seconde saison chaude (**Figure 3.6**). Au site ANA, les espèces les plus fréquentes sont *Chaetodon auriga*, *D. trimaculatus* et *Lutjanus fulviflamma* durant la première saison chaude et *C. auriga*, *A. perdix* et *Chromis viridis* pour la seconde saison chaude (**Figure 3.6**).

En ce qui concerne les espèces les plus abondantes, elles sont pour le site GRT : *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084], *A. perdix* et *Nectamia* [BOLD:AAL9262] pour la première saison chaude, et *Lethrinus mahsena*, *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084] et *A. perdix* pour la seconde saison chaude (**Figure 3.7**). Au site ANA, les espèces les plus abondantes sont *Siganus sutor*,

*Lethrinus* [BOLD:AAB0511] et *L. fulviflamma* pour la première saison chaude, *Lethrinus mahsena*, *C. viridis* et *C. auriga* pour la seconde saison chaude (**Figure 3.7**). Les différences observées dans les espèces les plus fréquentes et les plus abondantes reflètent la variabilité spatiale et interannuelle des assemblages des post-larves de poissons qui est bien mise en évidence par l'ordination basée sur MDS (Annexe 3.2 et 3.3). Les tests PERMANOVA montrent que ces différences sont significatives ( $p < 0,01$ ).



**Figure 3.6 :** Occurrence des 20 espèces de post-larves de poissons les plus fréquentes observées au site GRT au cours de la première saison chaude (a) et de la seconde saison chaude (c), et au site ANA au cours de la première saison chaude (b) et de la seconde saison chaude (d). Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.



**Figure 3.7 :** Abondance log-transformée des 20 espèces de post-larves de poissons les plus abondantes observées au site GRT au cours de la première saison chaude (a) et de la seconde saison chaude (c), et au site ANA au cours de la première saison chaude (b) et de la seconde saison chaude (d). Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.

### 3.3.4. Contribution relative des trois types des variables explicatives sur les assemblages des post-larves

Les résultats de l'analyse « Gradient Forest » indiquent que les caractéristiques du substrat benthique n'expliquent pas les variations des assemblages des post-larves de poissons. En effet, les valeurs de  $R^2$  moyennes sont toutes faibles pour le site GRT ( $R^2_{max.} = 0,35$ ,  $R^2_{moy.} = 0,11$ ), et pour ANA ( $R^2_{max.} = 0,09$ ,  $R^2_{moy.} = 0,05$ ) (**Tableau 3.2**). Par conséquent, les caractéristiques du substrat benthique ont été exclues des analyses ultérieures.

**Tableau 3.2 :** Capacités d'ajustement des modèles obtenus par analyses « Gradient Forest » pour expliquer les assemblages de post-larves de poissons capturés aux sites GRT et ANA avec 4 différents jeux de variables explicatives : CSB pour les caractéristiques du substrat benthique, LO pour les variables locales, COT pour les conditions océaniques obtenues par télédétection, et CSB + LO + COT pour la combinaison des trois.  $R^2_{max.}$  désigne la valeur maximale du coefficient de détermination  $R^2$  correspondant à l'espèce la mieux expliquée et  $R^2_{moy.}$  correspond à la moyenne des coefficients de détermination pour les assemblages de post-larves.

		CSB		LO		COT		CSB+LO+ COT	
		GRT	ANA	GRT	ANA	GRT	ANA	GRT	ANA
Saisons combinées	$R^2_{max.}$	0.35	0.09	0.11	0.21	0.42	0.67	0.32	0.50
	$R^2_{moy.}$	0.11	0.05	0.05	0.09	<b>0.19</b>	<b>0.30</b>	0.11	0.19

Les variables locales paraissent également peu pertinentes pour expliquer les variations des assemblages des post-larves que ce soit pour le site GRT ( $R^2_{max.} = 0,11$ ,  $R^2_{moy.} = 0,05$ ) ou pour le site ANA ( $R^2_{max.} = 0,21$ ,  $R^2_{moy.} = 0,09$ , **Tableau 3.2**).

En comparaison, les conditions océaniques obtenues par télédétection semblent mieux expliquer la structuration des assemblages de post-larves de poissons avec  $R^2_{moy.} = 0,22$  pour le site GRT et 0,34 pour le site ANA durant la première saison chaude et 0,18 pour le site GRT et 0,32 pour le site ANA durant la seconde saison chaude (**Tableau 3.3**).

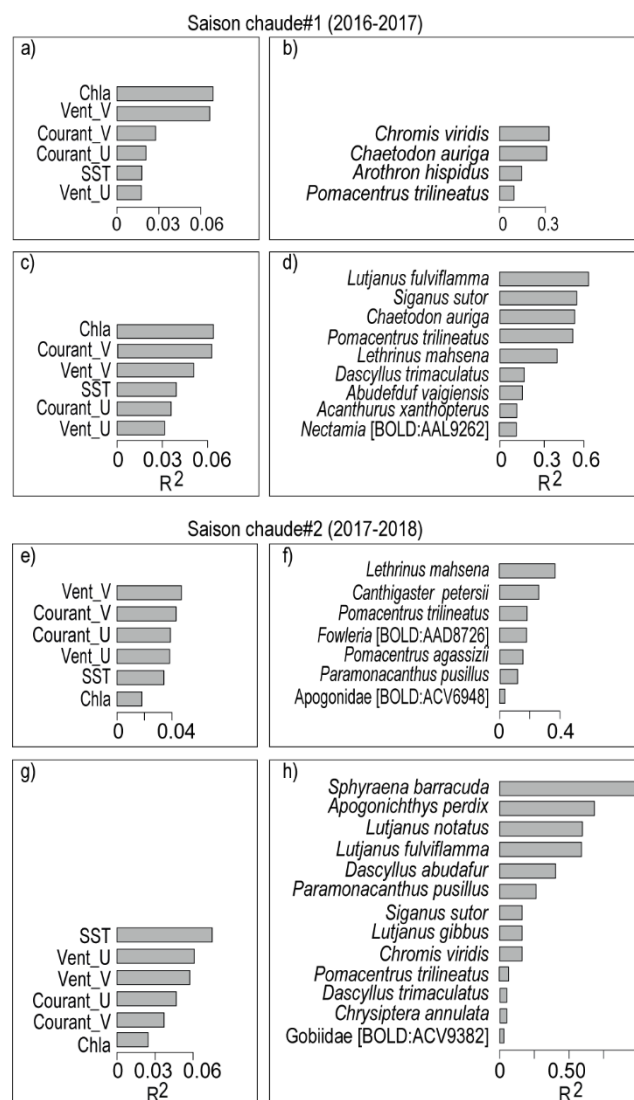
**Tableau 3.3** : Capacité d'ajustement des modèles obtenus par analyses « Gradient Forest » pour les assemblages de post-larves de poissons capturés aux sites GRT et ANA. Ces modèles ont été construits séparément pour chaque saison chaude avec les conditions océaniques obtenues par télédétection (COT).  $R^2_{max.}$  désigne la valeur maximale du coefficient de détermination  $R^2$  correspondant à l'espèce la mieux expliquée et  $R^2_{moy.}$  correspond à la moyenne des coefficients de détermination pour les assemblages de post-larves.

		COT	
		GRT	ANA
Saison 1	$R^2_{max.}$	0.32	0.63
	$R^2_{moy.}$	<b>0.22</b>	<b>0.34</b>
Saison 2	$R^2_{max.}$	0.38	0.97
	$R^2_{moy.}$	<b>0.18</b>	<b>0.32</b>

### 3.3.5. Variation spatio-temporelle de la contribution des conditions océaniques obtenues par télédétection

Les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux expliquée par les conditions océaniques obtenues par télédétection diffèrent d'une saison à l'autre et d'un site à l'autre pour une saison donnée (**Figure 3.8**). Le nombre d'espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite par les conditions océaniques obtenues par télédétection est plus élevé pendant la seconde saison chaude (**Figure 3.8f et h**) que pendant la première (**Figure 3.8b et d**). En outre, le nombre d'espèces pour lesquelles l'abondance est mieux expliquée est important pour le site ANA avec un total de neuf espèces pour la première saison chaude (**Figure 3.8d**) et 13 espèces pour la seconde saison chaude (**Figure 3.8h**) contre quatre et sept espèces respectivement pour le site GRT (**Figure 3.8b et 3.8f**). Au site GRT, *Chromis viridis* et *C. auriga* sont les deux espèces pour lesquelles l'abondance est la mieux décrite durant la première saison chaude (**Figure 3.8b**), tandis que ce sont *L. mahsena* et *C. petersii* pour la seconde saison chaude (**Figure 3.8f**). Au site ANA, les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite diffèrent aussi d'une saison à l'autre, pourtant *L. fulviflamma* figure toujours parmi les espèces pour lesquelles l'abondance est la mieux expliquée par les conditions océaniques obtenues par télédétection (**Figure 3.8d et 3.8h**).

Le rang et l'importance des variables explicatives (basées sur l'importance pondérée de  $R^2$ ) varient d'une année sur l'autre et d'un site à l'autre. Au cours de la première saison chaude, la concentration en chlorophylle  $a$  et le vent du nord (Vent\_V) sont les variables explicatives les plus importantes pour les assemblages des post-larves de poissons pour les deux sites (**Figure 3.8a** et **c**). Le courant parallèle à la côte (Courant\_V) est également l'une des variables explicatives les plus importantes pour le site ANA (**Figure 3.8c**). Pour la seconde saison chaude, les variables explicatives les plus importantes pour expliquer les variations des assemblages des post-larves sont similaires pour les deux sites. Par contre, le rang de ces variables explicatives varie suivant les sites (**Figure 3.8e** et **g**).



**Figure 3.8 :** Résultats des analyses « Gradient Forest » pour les sites GRT (a, b, e et f) et ANA (c, d, g et h) indiquant l'importance globale  $R^2$  des variables explicatives (a et c pour la première saison chaude, e et g pour la seconde), et la capacité d'ajustement ( $R^2$ ) pour les assemblages des post-larves les mieux expliqués (b et d pour la première saison chaude, f et h pour la seconde). Seules les espèces avec  $R^2 > 0$  sont représentées.



### 3.3.6. Les seuils des conditions océaniques obtenues par télédétection pour les assemblages des post-larves

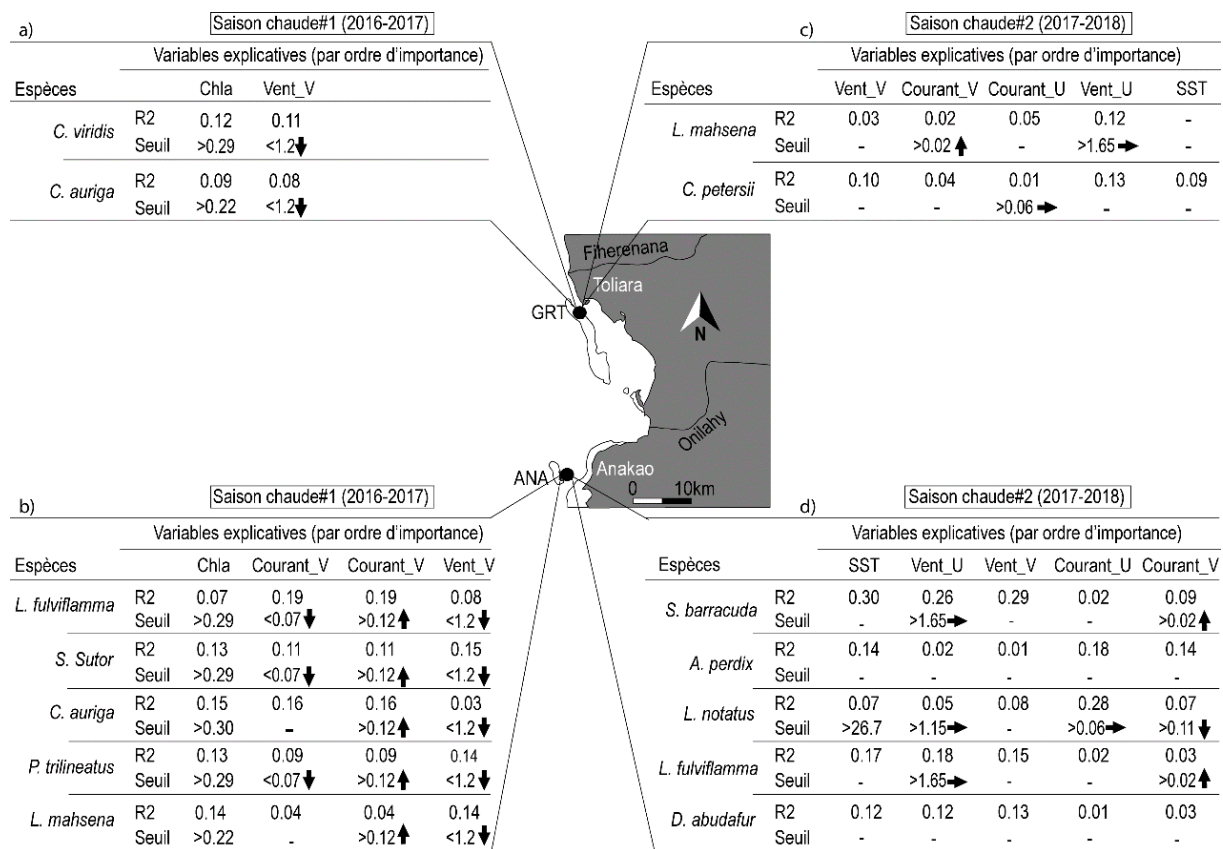
Durant la première saison chaude, des seuils expliquant les variations des assemblages ont été détectés pour trois variables importantes pour le site ANA et cinq variables pour le site GRT. Les assemblages de post-larves semblent mieux décrits par la chlorophylle *a* lorsque ses concentrations restent en dessous de  $0,24 \text{ mg m}^{-3}$  ou sont supérieures à  $0,27 \text{ mg m}^{-3}$ . Ils sont également mieux expliqués lorsque la vitesse du vent du nord, ou « Varatraza » (Vent\_V) est comprise entre  $0,8$  et  $1,4 \text{ m s}^{-1}$  pour les 2 sites, lorsque la vitesse du courant en direction du sud (Courant\_V) est comprise entre  $0$  et  $0,1 \text{ m s}^{-1}$ , et enfin lorsque la vitesse du courant en direction du nord (Courant\_V) est supérieure à  $0,05 \text{ m s}^{-1}$  sur le site ANA (Annexe 3.4).

Durant la seconde saison chaude, et pour le site GRT, les assemblages de post-larves sont mieux décrits par le vent du nord (Vent\_V) lorsque sa vitesse est inférieure à  $0,5 \text{ m s}^{-1}$  ou supérieure à  $1,2 \text{ m s}^{-1}$ , par le courant en direction du nord (Courant\_V) lorsque sa vitesse est comprise entre  $0$  et  $0,065 \text{ m s}^{-1}$ , par le courant en direction de la côte (Courant\_U) lorsque sa vitesse est supérieure à  $0,03 \text{ m s}^{-1}$ , par vent d'ouest (Vent\_U) lorsque sa vitesse est inférieure à  $1,1$  ou supérieure à  $1,5 \text{ m s}^{-1}$ , et par la température de l'eau de surface lorsque ses valeurs sont inférieures à  $26,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  ou comprises entre  $27,8$  et  $28,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$  (Annexe 3.4). Pour le site ANA, les assemblages sont mieux décrits par la température de l'eau de surface inférieure à  $26,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  ou supérieure à  $28,3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , par la vitesse du vent d'ouest supérieure à  $1,5 \text{ m s}^{-1}$ , par la vitesse du vent du nord supérieure à  $1,2 \text{ m s}^{-1}$ , et par la vitesse du courant en direction de la côte (Courant\_U) supérieure à  $0,035 \text{ m s}^{-1}$ , le courant en direction du sud (Courant\_V) supérieur à  $0,1 \text{ m s}^{-1}$  et en direction du nord (Courant\_V) compris entre  $0$  et  $0,05 \text{ m s}^{-1}$  (Annexe 3.4).

### 3.3.7. Seuils des conditions océaniques obtenues par télédétection pour les espèces

Au cours de la première saison chaude, des seuils significatifs de la vitesse du vent du nord et de la concentration en chlorophylle *a* pour les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux expliquée ont été clairement détectés pour les deux sites. Le vent du nord influence toutes les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite sur les deux sites lorsque sa vitesse ne dépasse pas de  $1,2 \text{ m s}^{-1}$  (**Figure 3.9a** et **b**). La chlorophylle *a* explique beaucoup plus les variations de l'abondance de *C. viridis* pour le site GRT (**Figure 3.9a**) et celles de *S. sutor*, *Pomacentrus trilineatus* et *L. fulviflamma* pour le site ANA lorsque ses concentrations sont supérieures à  $0,29 \text{ mg m}^{-3}$  (**Figure 3.9b**). La vitesse du courant en direction du nord à  $0,12 \text{ m s}^{-1}$  constitue un seuil commun pour les cinq espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite au site ANA (**Figure 3.9b**).

Durant la seconde saison chaude, aucun seuil commun n'a été clairement observé ni pour les deux espèces pour lesquelles l'abondance était mieux décrite pour le site GRT (**Figure 3.9c**), ni pour les cinq espèces pour lesquelles l'abondance était la mieux décrite pour le site ANA (**Figure 3.9d**). Les modèles construits par la méthode « Gradient Forest » ont uniquement détecté des seuils pour certaines espèces. Par exemple, l'abondance de *L. mahsena* capturée au site GRT et celle de *Sphyraena barracuda* et de *L. fulviflamma* capturée au site ANA sont plus élevées lorsque la vitesse du vent en direction de la côte est supérieure à 1,65 m s<sup>-1</sup>. Pour le site ANA, l'abondance de *L. notatus* est plus élevée lorsque la vitesse du courant en direction de la côte reste au dessus de 0,06 m s<sup>-1</sup>.



**Figure 3.9 :** Variabilité spatiale et interannuelle de l'importance de la contribution (basée sur la valeur de R<sup>2</sup>) des variables explicatives les plus importantes (par ordre d'importance décroissante) pour chacune des principales espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite (en ordre décroissant) avec a et b pour les sites GRT et ANA pendant la première saison chaude et c et d pour ces mêmes sites pendant la seconde saison chaude. Les valeurs de seuil (Seuil) ont été obtenues à partir de l'Annexe 3.5 pour la première saison chaude et à partir de l'Annexe 3.6 pour la seconde saison chaude. Le tiret (-) indique l'absence de seuils et les flèches indiquent la direction des vents et des courants de l'eau de surface.

### 3.4. Discussion

Le travail traité dans ce chapitre est pionnier dans ce domaine. En effet, aucune étude n'a jamais décrit la structure des assemblages de post-larves de poissons tropicaux en utilisant : a) le

barcoding ADN pour identifier de manière précise les espèces, b) la méthode « Gradient Forest » qui est l'algorithme le plus robuste pour ce type d'analyses, et c) les conditions océaniques obtenues par télédétection au cours des huit jours précédant l'échantillonnage. Les résultats des analyses « Gradient Forest » ont mis en évidence l'importance des conditions océaniques obtenues par télédétection observées avant l'échantillonnage pour expliquer les assemblages des post-larves comparée aux informations enregistrées le jour d'échantillonnage (variables locales) ou aux caractéristiques du substrat benthique.

#### **3.4.1. Pertinence des conditions océaniques obtenues par télédétection pour expliquer les variations des assemblages des post-larves**

Le présent travail a détecté les différences spatiales significatives des assemblages de post-larves. Jaonalison *et al.* (2016) avaient déjà observé des différences dans les assemblages de post-larves capturées aux mêmes sites GRT et ANA. Ces auteurs avaient émis l'hypothèse que ces différences spatiales pouvaient être expliquées par les caractéristiques du substrat benthique dans le sens où ce lien avait été clairement observé par Levin *et al.* (1997) pour les poissons au stade post-installation. Bien que les caractéristiques du substrat benthique soient différentes entre les deux sites, les analyses « Gradient Forest » ont démontré que les variables relatives à la nature du fond n'expliquent pas la structure des assemblages des post-larves. Ce manque de relation entre les caractéristiques du substrat benthique et la structure des assemblages de post-larves suggère le rôle important joué par les caractéristiques des masses d'eau sur les assemblages des post-larves. Basé sur l'analyse de correspondance canonique (ACC), Chen *et al.* (2018) ont constaté que les assemblages des larves collectés via des filets à plancton dans le sud de la Chine peuvent être définis par les caractéristiques de la masse d'eau, principalement la température de l'eau de surface et la salinité. Dans le cadre de la présente étude, les caractéristiques des masses d'eau diffèrent entre les deux sites. Pour le site ANA, vu son emplacement situé à proximité du fleuve de l'Onilahy, les masses d'eau ont une affinité avec les caractéristiques de la masse d'eau côtière avec une salinité variant de 31,5 à 35,7 (Jaonalison *et al.*, soumis). Au site GRT, les caractéristiques des masses d'eau sont moins variables et ressemblent davantage aux conditions des eaux océaniques en raison des marées diurnes qui renouvellent de façon régulière les masses d'eau dans le lagon (Chevalier *et al.*, 2015). Bien que les caractéristiques des masses d'eau expliquent les variabilités spatiales de l'abondance des post-larves de poissons dans le chapitre précédent, elles semblent moins importantes pour expliquer la structure des assemblages des post-larves dans le présent chapitre. En effet, les modèles « Gradient Forest » construits avec les variables locales relatives aux caractéristiques

des masses d'eau n'expliquent que 5% (pour GRT) et 9% (pour ANA) des variations des assemblages des post-larves.

Les conditions océaniques obtenues par télédétection dans une zone autour de 50 km de la côte s'avèrent les plus efficaces pour expliquer la structure des assemblages des post-larves de poissons. Toutefois, sur les 60 espèces de post-larves présentes dans plus 3% d'échantillons, l'abondance de seulement 23 espèces a été expliquée par les modèles « Gradient Forest » construits en utilisant les conditions océaniques obtenues par télédétection. Parmi ces 23 espèces, 15 sont parmi les plus fréquentes dans les deux sites, les huit espèces restantes (*Abudefduf vaingiensis*, *Canthigaster petersii*, *Dascyllus abudafar*, *Fowleria* [BOLD:AAD8726], *Lutjanus notatus*, *Paramonacanthus pusillus*, *Pomacentrus agassizi* et *Sphyraena barracuda*) ne le sont pas. Ainsi, l'occurrence d'une espèce ne semble pas être un paramètre important permettant de mieux décrire son abondance par la méthode « Gradient Forest ». En outre, l'abondance des espèces de Blenniidae, Caesionidae, Fistularidae, Holocentridae, Ostracidae, Plesiopidae, Pomacanthidae, Scorpaenidae et Syngnathidae n'a jamais été décrite par « Gradient Forest », malgré la quasi-omniprésence dans les échantillons de quelques espèces telles que *Caesio caerulaurea* et *Fistularia commersonii*. Ces résultats laissent penser que chaque espèce répond différemment aux gradients des variables explicatives et ces espèces ne sont pas influencées par les conditions océaniques obtenues par télédétection. Les variations de leur abondance peut être plutôt liée à leur biologie ou à leur comportement.

#### **3.4.2. Variabilité spatiale et interannuelle de la capacité d'ajustement des modèles Gradient Forest basés sur les conditions océaniques obtenues par télédétection**

La capacité d'ajustement des modèles « Gradient Forest » construits à partir des conditions océaniques obtenues par télédétection et la composition des espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite par ces modèles diffèrent entre les sites et les saisons. La variabilité spatiale pourrait être liée aux différences dans la structure des assemblages de post-larves entre les sites puisque des espèces différentes peuvent réagir différemment à des conditions environnementales identiques. Il est important de noter que le nombre d'espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite, ainsi que la capacité d'ajustement des modèles, se sont toujours avérés plus importants pour le site ANA. Ceci peut sembler paradoxal puisque la variabilité de son environnement est beaucoup plus forte en raison de l'influence du fleuve de l'Onilahy (voir le chapitre précédent). Ces résultats suggèrent donc que des composantes des masses d'eau côtière qui n'ont pas été considérées dans la présente étude jouent un rôle important. Des études antérieures ont émis l'hypothèse que les eaux côtières présentaient de

meilleures conditions d'alimentation pour les post-larves de poissons que les eaux océaniques (Nagelkerken *et al.*, 2001 ; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2002). En Nouvelle-Calédonie, il a été observé que la biomasse de zooplancton est fortement influencée par les apports terrigènes du fait de leur forte concentration en matière organique (Le Borgne *et al.*, 1989). Ces résultats ont permis à Carassou *et al.* (2010) de suggérer que les apports terrigènes pourraient fournir des meilleures conditions en termes de disponibilité en nourriture pour les post-larves de poissons dans les zones influencées par les fleuves. En suivant ce raisonnement, le nombre élevé d'espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite pour le site ANA pourrait être lié à la forte disponibilité en nourriture dans ce site. Confirmant cette hypothèse, on remarque que la variabilité interannuelle des assemblages de post-larves, et les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite, semblent associées au fait que le rang, en termes d'importance dans les modèles, de la chlorophylle *a* diffère entre les saisons. Lors de la première saison chaude, la chlorophylle *a* est au premier rang pour expliquer les variations des assemblages des post-larves, avec une concentration moyenne de  $0,24 \pm 0,06 \text{ mg m}^{-3}$ . Par contre, pour la seconde saison chaude, cette variable se retrouve en dernier rang en termes d'importance, avec une concentration moyenne de  $0,18 \pm 0,04 \text{ mg m}^{-3}$ . En Nouvelle-Calédonie, la concentration en chlorophylle *a* mesuré au moment de l'échantillonnage s'est avérée être le principal facteur déterminant la structure spatiale des assemblages des post-larves (Carassou *et al.*, 2008). Il est connu que les fortes concentrations en chlorophylle *a* correspondent à des algues abondantes qui constituent la principale source de nourriture pour le zooplancton (Chassot *et al.*, 2010). De ce fait, la disponibilité en nourriture pour les larves de poisson, induite par les fortes concentrations en chlorophylle *a*, pourrait être le principal facteur déterminant la variabilité spatiale et interannuelle des assemblages des post-larves dans les zones tropicales. Cela semble logique dans la mesure où la forte disponibilité en nourriture augmente la survie des post-larves de poissons (Olivar *et al.*, 2010) en leur permettant par exemple de résister efficacement à la prédation (Owen *et al.*, 1989). Ces résultats donnent également un aperçu de la tolérance des larves de poisson à la disponibilité de nourriture, ou de la dépendance de leurs proies à la production primaire. Pour la présente étude, *S. sutor* (famille des Siganidae) fait partie des espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite pendant la première saison chaude durant laquelle les concentrations en chlorophylle *a* sont élevées. Carassou *et al.* (2008) ont également révélé que l'abondance des larves de Siganidae est fortement associée à la forte concentration en chlorophylle *a* dans les eaux côtières de Nouvelle-Calédonie. En revanche, les concentrations en chlorophylle *a* sont plus faibles durant la seconde saison chaude à l'exception des valeurs observées durant le mois de février. Malgré cette faible concentration, l'abondance

de Sphyraenidae (*Sphyraena barracuda*), de Lutjanidae (*L. fulviflamma* et *L. notatus*) et d'Apogonidae (*A. pernix*) sont mieux expliquées. Cela suggère que les larves de ces espèces consomment des proies qui ne sont pas directement liées à la production primaire alors que c'est le cas pour les larves de *S. sutor*.

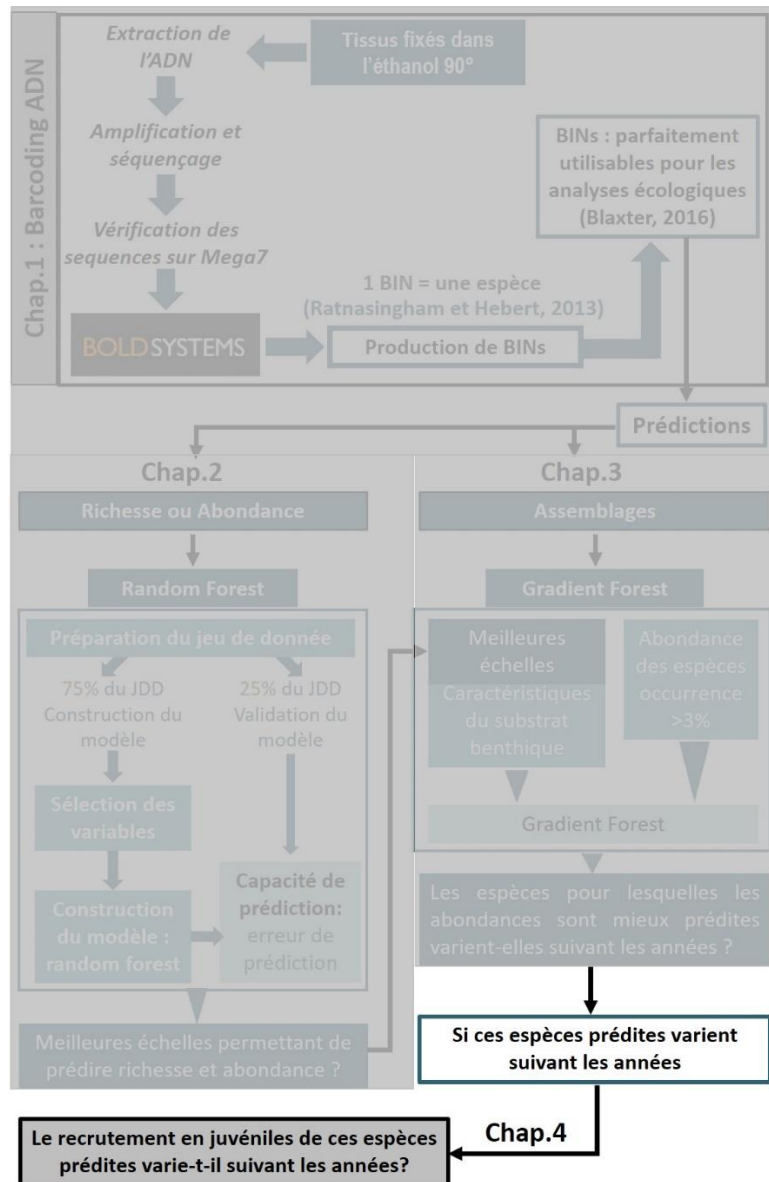
En se basant sur les critères appliqués par Roubeix *et al.* (2017), trois seuils significatifs ont été clairement définis au cours de la première saison chaude : 0,29 mg m<sup>-3</sup> pour la concentration en chlorophylle *a*, 1,2 m s<sup>-1</sup> pour la vitesse du vent venant du nord et 0,12 m s<sup>-1</sup> pour la vitesse du courant en direction du nord (**Figure 3.9**). À l'opposé, aucun seuil n'a été clairement détecté pour la seconde saison chaude caractérisée par un nombre important d'observations de concentrations en chlorophylle *a* supérieures à 0,5 mg m<sup>-3</sup> en février (**Figure 3.4**). Cette distribution très irrégulière de la concentration en chlorophylle *a* au cours de la seconde saison chaude pourrait expliquer l'absence de corrélation entre cette variable et les assemblages de post-larves. Les fortes concentrations en chlorophylle *a* observées en février ont pu être engendrées par les événements cycloniques qui ont été plus fréquents durant la seconde saison chaude que pendant la première selon Météo France Océan Indien (2017). En effet, il est connu que les événements cycloniques engendrent des augmentations de la concentration en chlorophylle *a* (Lin *et al.*, 2003). Une réduction significative de la température de l'eau de surface a été également observée pendant la seconde saison chaude comparativement à la première. Il a été démontré que les vents forts associés aux cyclones peuvent réduire la température de l'eau (Price *et al.*, 2008) de 1 °C (Cione *et al.*, 2000) jusqu'à 9 °C (Lin *et al.*, 2003). Ces eaux plus fraîches peuvent se propager jusqu'à une centaine de kilomètres de la zone de passage d'un cyclone (Emanuel, 2001) et la zone ainsi perturbée ne retrouve ses conditions initiales qu'après 5 à 30 jours (Dare et McBride, 2011). Une baisse de la température de l'eau induite par des événements cycloniques pourrait ainsi affaiblir (Morsink, 2018), ou retarder (Reynalte-Tataje *et al.*, 2012), les activités de reproduction de certaines espèces de poissons. En outre, les événements cycloniques peuvent également entraîner la dérive des œufs et des larves par le fait qu'aucune larve de poisson n'arrive à surmonter un courant d'environ 1 m s<sup>-1</sup> (Fisher, 2005), vitesse qui est dans la gamme de valeurs des courants de l'eau de surface durant le passage de cyclones tropicaux.

### 3.5. Conclusion

Le présent travail a mis en évidence la difficulté à prédire la structure des assemblages de post-larves dans le futur. En effet, cette structure apparaît dépendre principalement des valeurs de concentrations en chlorophylle *a* et des conditions hydrodynamiques qui sont susceptibles de changer considérablement d'une année à l'autre. En outre, l'influence des événements cycloniques sur les concentrations en chlorophylle *a* et sur les conditions hydrodynamiques renforce la complexité de la prédiction et explique la non-cohérence des résultats obtenus par les analyses de « Gradient Forest ». Un des principaux résultats du présent travail est que deux saisons chaudes, ou deux années de suivi ne semblent pas suffisantes pour obtenir des modèles efficaces. Une si courte période ne peut pas apporter d'éléments utiles pour décrire les variabilités interannuelles des variables explicatives et des assemblages de post-larves. Selon Brodeur *et al.* (2008), il faut au moins dix années de données pour détecter un changement significatif dans la structure des assemblages des post-larves de poissons. Ce genre de suivi à long terme pourrait être suffisant pour documenter la variabilité interannuelle de la structure des assemblages des post-larves (Koslow et Wright, 2016), les effets des événements El Niño et La Nina, ainsi que ceux des cyclones tropicaux.

En parallèle avec le suivi à long terme des assemblages des post-larves de poissons, la prédiction des concentrations en chlorophylle *a* paraît être une des étapes importantes pour éviter la complexité des modèles de prédiction des assemblages des post-larves. La prédiction des concentrations en chlorophylle *a* semble toutefois une étape difficile dans un système aussi complexe que l'environnement marin, car ses concentrations sont liées aux conditions hydrodynamiques. Toutefois, Rajaei et Boroumand (2015) ont démontré que l'approche par « Wavelet-transform et Artificial Neural Network (WANN) » était efficace pour prédire les concentrations en chlorophylle *a* un mois à l'avance dans le sud de la baie de San Francisco à partir de données collectées entre 1994 et 2013. La performance de cette approche pour prédire les variables cibles avec précision a été d'ailleurs confirmée par Alizadeh *et al.* (2017). Cependant, cette prédiction est conditionnée par la connaissance des concentrations en silice, fer dissous, et nitrates et ainsi que des informations concernant les conditions du vent, la température de l'eau et le rayonnement à ondes courtes (Rousseaux et Gregg, 2017). La plupart de ces informations restent à acquérir sur une base régulière dans la région ouest de l'océan Indien.

## Chapitre 4. Assemblages de juvéniles de poissons dans les herbiers du SO de Madagascar





## 4.1. Introduction

Les herbiers sont des plantes aquatiques submergées formant une prairie sous-marine dans les zones intertidales et infratidales (Ambo-Rappe *et al.*, 2013). Les herbiers abritent une grande biodiversité (Eklöf *et al.*, 2005) et jouent un rôle indispensable pour le cycle de vie, l'alimentation et le refuge de nombreuses espèces de poissons (Jackson *et al.*, 2001). Les herbiers marins contribuent donc au soutien de la productivité des pêcheries mondiales (Unsworth *et al.*, 2019) car le renouvellement des populations adultes de plusieurs espèces dépend de la survie de leurs juvéniles dans les herbiers. Les herbiers se trouvent souvent adjacents aux récifs et aux mangroves (Ambo-Rappe *et al.*, 2013). Étant près de la côte et du fait de leur productivité, les herbiers constituent une des zones de pêche ciblées par les petits pêcheurs dans les pays en voie de développement (Nordlund *et al.*, 2018). Dans ces pays, la petite pêche est une activité importante (de la Torre-Castro *et al.*, 2014) dans le sens où elle assure la sécurité alimentaire et la source de revenus des communautés de pêcheurs (Cooke *et al.*, 2000). De plus, l'accessibilité des zones d'herbiers à marée basse (Unsworth et Cullen, 2010) fait de cet habitat un lieu de pêche idéal pour utiliser des engins tels que la senne (de la Torre-Castro *et al.*, 2008).

Waycott *et al.* (2009) ont estimé qu'entre 1940 à 1990 la petite pêche a contribué à une perte de 7% de la superficie des herbiers à l'échelle mondiale et a conduit au déclin des ressources associées, en particulier les poissons. En Australie, une diminution de 40% des captures commerciales de poissons a été observée suite à la perte d'environ 70% de la couverture des herbiers (Jenkins *et al.*, 1993). Pour Madagascar, aucune étude n'a jusqu'à présent évalué l'état des herbiers marins et des poissons associés à l'échelle nationale. Ce travail n'a été effectué qu'à petite échelle comme dans les aires marines gérées par les communautés locales dans le sud-ouest de Madagascar (Hantanirina et Benbow, 2013). Cependant, les écosystèmes marins et côtiers de Madagascar connaissent un déclin global en termes de qualité (IOTC, 2009) qui est liée à la croissance démographique et notamment l'augmentation du nombre de petits pêcheurs dans les zones côtières (INSTAT et ICF, 2010 ; Le Manach *et al.*, 2012). Ces petits pêcheurs sont fortement dépendants des ressources marines et cette forte dépendance peut entraîner des modifications de la composition taxonomique des espèces exploitées (Folke *et al.*, 2004). Par exemple, dans le sud-ouest de Madagascar, les herbiers d'Ankilibe sont soumis depuis longtemps aux impacts de la petite pêche (Laroche et Ramananarivo, 1995), tout particulièrement à l'emploi des sennes de fond malgré l'interdiction de leur déploiement dans

ce pays. La pratique de la pêche à la senne semble inévitable (de la Torre-Castro *et al.*, 2008) du fait qu'elle est liée à la pauvreté (Short *et al.*, 2018).

Les sennes de fond capturent une grande proportion de juvéniles de poissons (Raharinaivo *et al.*, soumis; Short *et al.*, 2018), ce qui risque de modifier la composition des assemblages de poissons adultes (Grorud-Colvert et Sponaugle, 2009). Compte tenu de ce contexte, il est urgent de collecter des informations de base sur les assemblages de juvéniles de poissons qui utilisent les herbiers à Madagascar. L'identification à l'espèce des juvéniles de poissons basée sur les techniques traditionnelles d'identification reste toutefois difficile et les études antérieures se sont donc limitées à mentionner la présence de juvéniles de poissons dans les captures des petits pêcheurs du sud-ouest de Madagascar (Ranaivomanana, 2006). D'où l'objet du présent travail qui vise à (i) décrire la diversité des juvéniles de poissons dans les herbiers en utilisant l'outil d'identification moléculaire, (ii) décrire la variabilité interannuelle des assemblages de juvéniles de poissons et (iii) identifier les facteurs abiotiques contribuant à cette variabilité interannuelle.

## **4.2. Matériels et méthodes**

### **4.2.1. Mensuration des captures**

Tous les individus de chaque morphotype ont été étalés sur un plateau blanc de 90cm x 60cm pour être photographiés. Un appareil photo fixé sur un trépied en bois à 1m au-dessus du plateau a permis de couvrir toute la surface du plateau. Un individu par morphotype photographié a ensuite été sélectionné au hasard et mis dans un sac codé, puis placé dans une glacière. La mesure de la longueur standard de chaque individu par morphotype, ainsi que le nombre d'individus par morphotype, ont été obtenus à travers l'analyse des photos via le logiciel « ImageJ ». Chaque individu sélectionné par morphotype a été photographié via un appareil photo Nikon D90 relié directement à un PC permettant de gérer la base d'images obtenues à travers le logiciel « Adobe Lightroom ». Il s'agit d'un logiciel utile pour la gestion des images et de toutes les informations associées à chaque image. Un morceau de nageoire caudale de chaque individu par morphospecies a été prélevé pour être utilisé comme source d'ADN. Le processus d'identification utilisant l'outil moléculaire est détaillé dans la partie « méthodes générales ».

### **4.2.2. Caractérisation du fond benthique**

Après six mois de suivi des deux pirogues de pêcheurs par saison chaude, 36 trajectoires par saison ont été obtenues grâce aux GPS installés sur les pirogues. Ces traces ont été importées sur « Google Earth pro » afin de les gérer et de n'afficher que celles correspondant à l'intervalle

de temps enregistré par les assistants. Étant donné que les heures du début et de la fin de chaque coup de pêche avaient été notées, les sites correspondant à chaque coup de pêche échantillonné ont été facilement localisés. Des polygones ont été créés en suivant les traces pour avoir une estimation de la surface balayée par la senne et aussi pour visualiser la localisation des zones de pêche pour chaque pirogue. Les coordonnées géographiques du début et de la fin du polygone ont servi pour guider l'orientation des transects destinés à caractériser les habitats benthiques. La caractérisation de ces habitats dans les zones des herbiers est fortement dépendante de la visibilité et la profondeur de l'eau. Chaque campagne a été réalisée en début de marée basse de mortes eaux, période durant laquelle la turbidité et la profondeur de l'eau sont optimales pour appliquer l'approche par « photo-quadrat ». Les photo-quadrats ont été pris à l'aide d'un appareil Olympus TG 860 le long de trois transects de 20 m en suivant la trajectoire du trait de senne pour chaque zone de pêche. Au laboratoire, le pourcentage de recouvrement de sédiments, coraux (vivants, morts, et débris), et des phanérogames marines a été évalué à l'aide du logiciel « Coral Point Count with Excel® extension (CPCe) » (Kohler and Gill, 2006).

#### **4.2.3. Analyses de données**

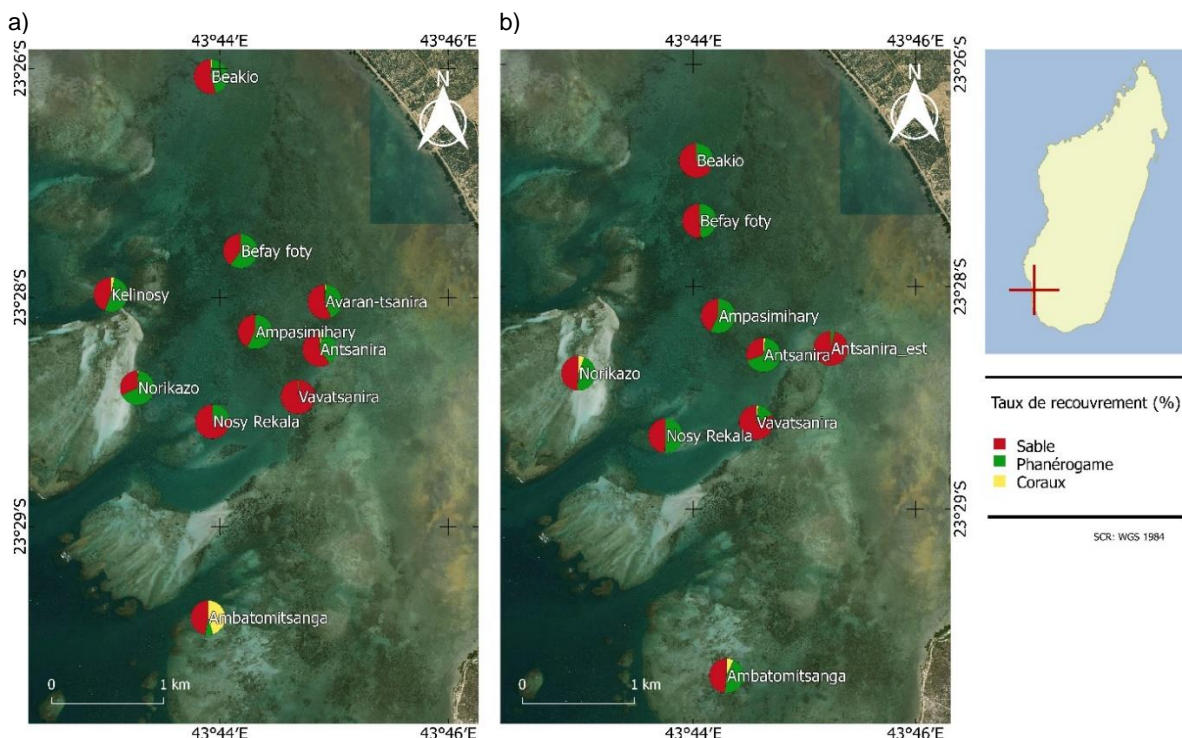
Suite à une étude parallèle menée par Raharinaivo *et al.* (article soumis) pour déterminer la taille minimale de maturité des espèces des poissons, la taille qui différencie les juvéniles des adultes a été obtenue pour chaque espèce. Cette taille a été utilisée dans le cadre du présent travail pour séparer les juvéniles des adultes pour chaque espèce et obtenir la proportion de juvéniles dans les captures des sennes de fond. L'abondance des juvéniles de poissons par échantillon a été standardisée par la surface balayée par le trait de senne afin d'obtenir une densité en nombre d'individus  $ha^{-1}$ . Pour chaque caractéristique du fond benthique (sédiments, coraux et phanérogames), trois classes ont été créées : pourcentage élevé (>50%), moyen (entre 25 et 50%) et faible (<25%). Une ordination par « Multidimensional scaling (MDS) » basée sur des similarités de Bray-Curtis a été réalisée pour analyser la variabilité spatiale des assemblages des juvéniles de poissons en fonction des classes de recouvrement des phanérogames ainsi que leur variabilité interannuelle. La similarité des assemblages de juvéniles basée sur l'indice de similarité de Bray-Curtis a été testée avec le test ANOSIM en utilisant 999 permutations. Les espèces contribuant à la différence spatio-temporelle des assemblages des juvéniles de poissons ont été mises en évidence avec le test SIMPER. Au total, sept variables continues (la profondeur, la température de l'eau, la vitesse du vent et du courant, les taux de recouvrement en phanérogames, en sables, en coraux (vivants, morts, et débris) et une variable qualitative (la classe de phanérogame) ont été incluses dans une analyse de Redondance (RDA) afin de décrire

la relation entre les assemblages de juvéniles de poissons et ces variables explicatives. Suivant Legendre et Gallagher (2001), il est fortement recommandé de transformer les données de CPUE de chaque espèce via une transformation de type « Hellinger » avant de lancer les analyses RDA afin de minimiser les effets des espèces rares qui sont susceptibles d'affecter la significativité de la relation entre les assemblages et les variables explicatives. Cette transformation consiste à diviser chaque valeur de la matrice de CPUE par la somme de ses lignes et à prendre la racine carrée du quotient. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel de programmation R version 3.5.1 (R Core Team, 2018) en utilisant le package “vegan” (Oksanen *et al.*, 2019).

### 4.3. Résultats

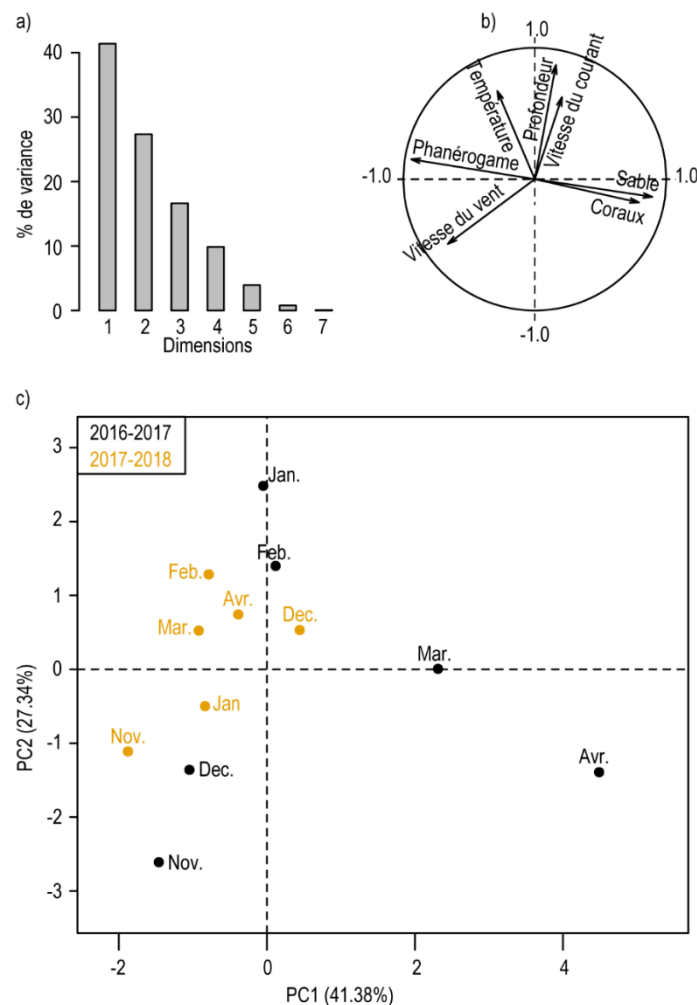
#### 4.3.1. Zones de pêche aux juvéniles et les variables explicatives

Au total, 36 échantillons ont été collectés dans dix zones de pêche durant la première saison chaude, tandis que 36 échantillons provenant de neuf zones de pêche ont été obtenus durant la seconde. Entre les deux années, les zones de pêche sont similaires à l'exception : a) pour la première saison chaude de la pêche réalisée sur le site « Kelinosy » caractérisé par un taux de recouvrement élevé en phanérogame, et de celle réalisée à « Avaran-tsanira » caractérisé par le taux de recouvrement élevé en sable (**Figure 4.1a**), et b) pour la seconde saison de celle sur le site « Antsanira\_Est » caractérisé aussi par un taux de recouvrement élevé en sable (**Figure 4.1b**, Annexe 4.1).



**Figure 4.1 :** Localisation des zones de pêche et distribution des caractéristiques du substrat benthique pour la première saison chaude (a) et seconde saison chaude (b).

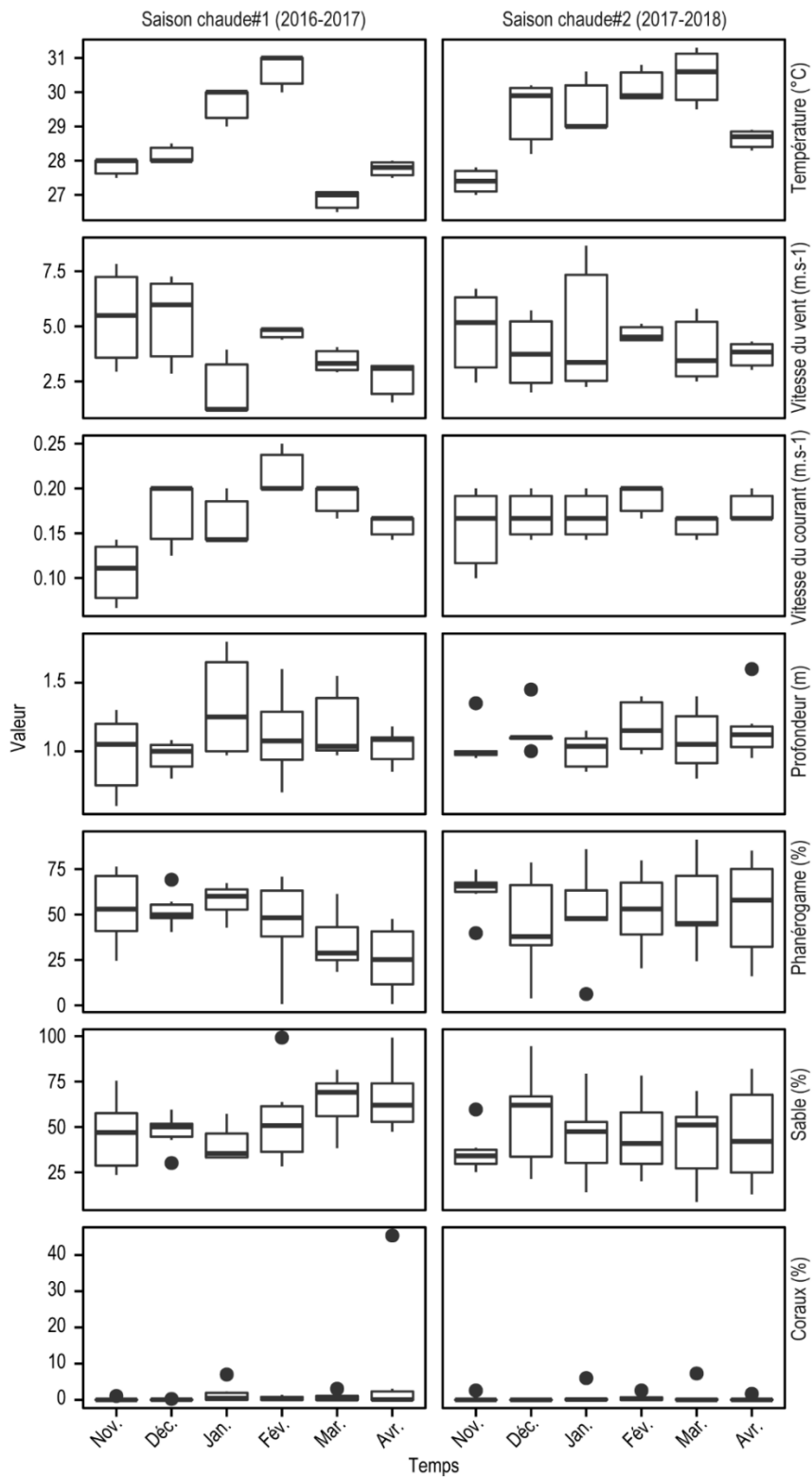
Les conditions environnementales diffèrent suivant les mois et les saisons chaudes (**Figure 4.2b** et **c**, **Figure 4.3**). La première saison chaude était caractérisée par la hausse de la température de l'eau observée en janvier et en février, les vents forts en novembre et en décembre, et par la profondeur de l'eau légèrement plus élevée en janvier. Au cours de la seconde saison chaude, les conditions environnementales étaient plus homogènes sauf en novembre, les vents étant alors assez forts (**Figure 4.2b** et **c**, **Figure 4.3**). La température de l'eau a varié différemment au cours des deux saisons chaudes (**Figure 4.3**). La température est montée plus vite durant la seconde saison chaude pour ne diminuer qu'en avril, tandis qu'au cours de la première saison chaude, des températures supérieures à 29 °C ont été observées uniquement en janvier et février, et elles ont commencé à baisser à partir du mois de mars.



**Figure 4.2 :** Analyse en composantes principales (ACP) des conditions environnementales et des caractéristiques des habitats benthiques. Avec a) pourcentage de variance pour chaque dimension, b) variables factorielles, c) le plan PC1-PC2 avec des points noirs pour la première saison chaude (2016-2017) et des points jaunes pour la seconde (2017-2018).

Les caractéristiques du fond des zones de pêche étaient également différentes entre les deux saisons chaudes (**Figure 4.2b** et **c**, **Figure 4.3**). Durant la première saison chaude, les pêches

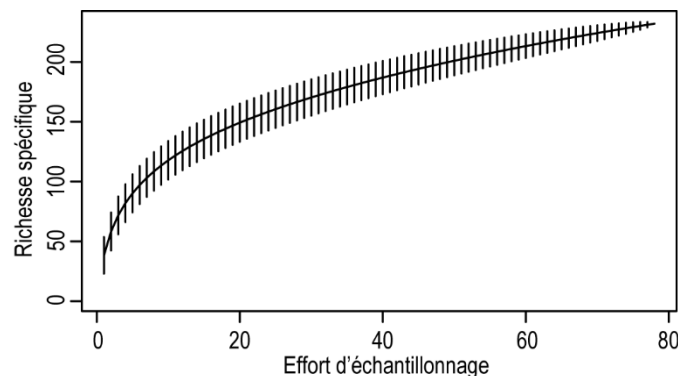
ont été effectuées dans des zones fortement sableuses en mars et en avril, et dans une zone caractérisée par une forte proportion en coraux en avril. Durant la seconde saison chaude, les pêches ont eu lieu dans des zones fortement couvertes en phanérogames, à l'exception des sites utilisés en décembre (**Figure 4.2b** et **c**, **Figure 4.3**).



**Figure 4.3** : Variabilité temporelle des conditions environnementales et des caractéristiques du benthiques dans les zones fréquentées par les petits pêcheurs pour la première saison chaude (2016-2017) et la seconde saison chaude (2017-2018).

#### 4.3.2. Variabilité interannuelle de la proportion de poissons juvéniles et adultes dans les sennes de fond

Un total de 69 158 poissons juvéniles et adultes appartenant à 232 espèces a été obtenu à travers les 72 échantillons collectés pendant deux saisons chaudes, avec 34 640 individus et 184 espèces pour la première saison chaude, 34 518 appartenant à 168 espèces pour la seconde saison chaude. En moyenne, chaque trait de senne capture 66 espèces et 1 519 individus  $ha^{-1}$ , avec un minimum de 14 espèces et 204 individus  $ha^{-1}$ , et un maximum de 181 espèces et 12 177 individus  $ha^{-1}$ . Environ 75% des espèces observées dans le cadre de cette étude ont été obtenus après seulement 20 échantillons. Pourtant, le maximum en termes de nombre d'espèces n'a toujours pas été atteint après 72 échantillons (**Figure 4.4**).

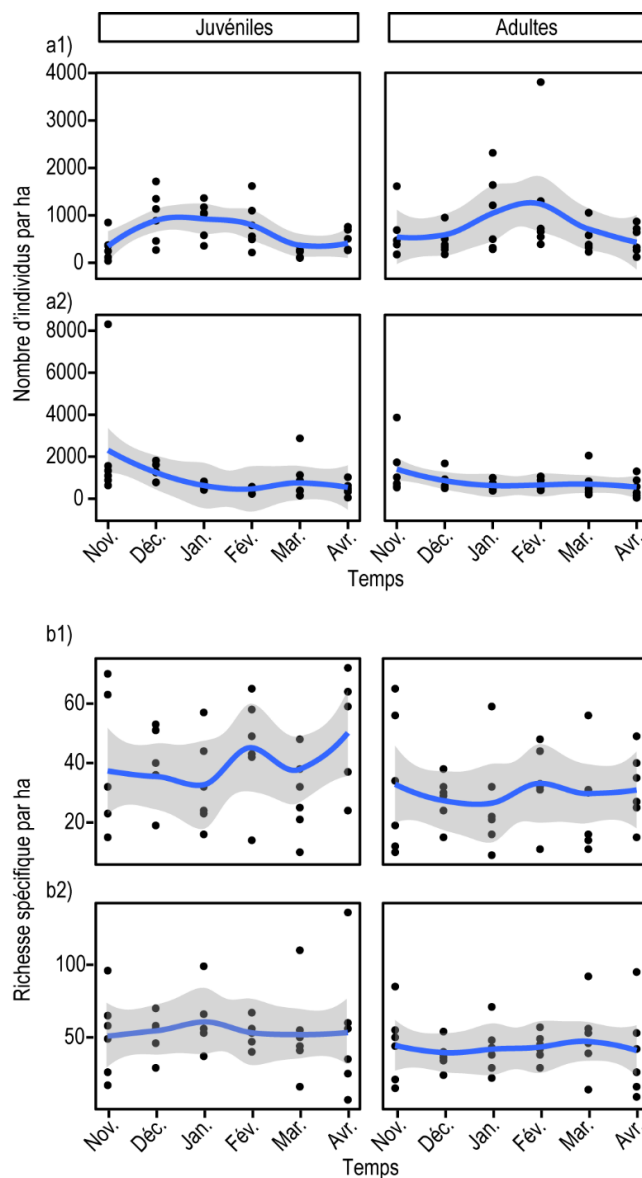


**Figure 4.4 :** Courbe d'accumulation des espèces de poissons obtenue à partir des captures des petits pêcheurs déployant la senne de fond dans les herbiers d'Ankilibe. Le nombre d'espèces est cumulé dans l'ordre des échantillons.

En considérant les deux saisons chaudes, 34 502 individus (49,9%) appartenant à 205 espèces étaient des juvéniles, tandis que 34 656 (50,1%) appartenant à 104 espèces ont été classés comme des adultes. Toujours pour les deux saisons confondues, 128 espèces consistaient en des spécimens uniquement juvéniles et 27 espèces uniquement des adultes. En termes de densité, le nombre d'espèces (S) et d'individus (N) de poissons juvéniles et adultes dans les zones d'herbiers d'Ankilibe variait d'une saison chaude à l'autre (**Tableau 4.1**). Au cours de la première saison chaude, le nombre moyen des juvéniles était légèrement inférieur à celui des adultes par ha, avec une moyenne de 611 juvéniles par ha (environ 46%) et de 713 adultes par ha (soit environ 54%). Durant la seconde saison chaude, le nombre moyen des juvéniles par ha (1 016, soit environ 56%) était supérieur à celui des adultes (804, soit environ 44%). Durant la première saison chaude, les pics en termes de nombre de juvéniles ont été observés à partir de décembre à février, à partir des mois de janvier à février pour les adultes (**Figure 4.5a1**). Par contre, pour la seconde saison chaude, aucun pic n'a été observé ni pour les juvéniles ni pour les adultes (**Figure 4.5a2**).

**Tableau 4.1 :** Valeurs minimales (Min.), moyennes (Moy.) et maximales (Max.) du nombre d'individus par hectare et richesse de juvéniles et adultes de poissons par hectare observées durant chaque saison chaude.

		Nombre d'individus par ha		Richesse spécifique par ha	
		Juveniles	Adultes	Juveniles	Adultes
2016-2017	Min.	39	118	10	9
	Moy.	611	713	39	30
	Max.	1 714	3 808	72	65
2017-2018	Min.	51	41	7	9
	Moy.	1 016	804	54	43
	Max.	8 309	3 867	136	95



**Figure 4.5 :** Variations temporelles et interannuelles du nombre d'individus (a1: saison chaude 2016-2017, a2: saison chaude 2017-2018) et de la richesse en espèces (b1: saison chaude 2016-2017, b2: saison chaude 2017-2018) de juvéniles et adultes de poissons dans les herbiers. Chaque point noir correspond à un échantillon, les lignes bleues indiquent la tendance, tandis que les zones grises correspondent à l'intervalle de confiance autour de la tendance.

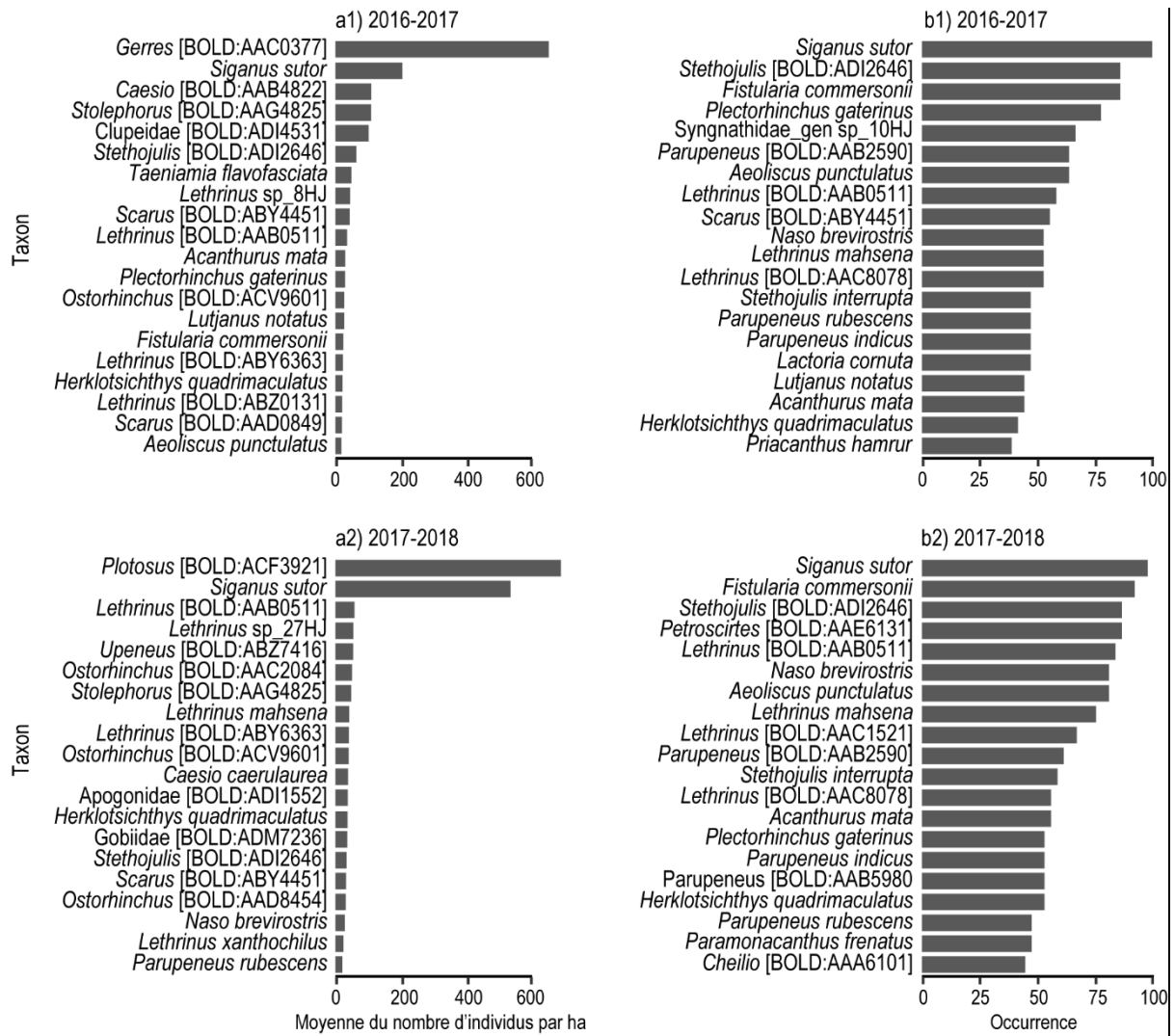


En termes de richesse spécifique, les juvéniles de poissons comprenaient toujours plus d'espèces que les adultes pour les deux saisons chaudes. En moyenne, 39 et 54 espèces de juvénile par ha ont été respectivement observées au cours de la première et seconde saison chaude alors que seulement 30 espèces par ha pour la première saison chaude et 43 par ha pour la seconde saison chaude ont été observées pour les poissons adultes (**Tableau 4.1**). Au cours de la première saison chaude (**Figure 4.5b1**), un léger pic en termes de richesse spécifique a été observé en février pour les juvéniles et adultes, tandis qu'aucune tendance n'a été clairement observée au cours de la seconde saison chaude (**Figure 4.5b2**).

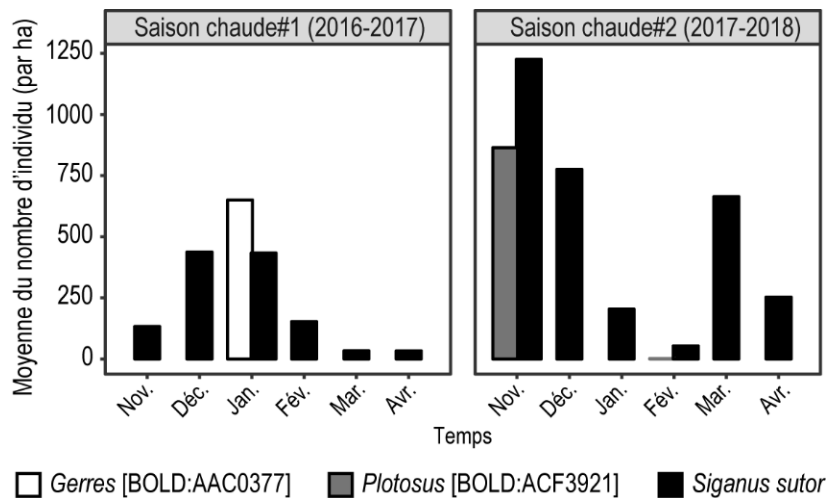
#### **4.3.3. Distribution de la densité et de l'occurrence des espèces de juvéniles de poissons**

Chacune des saisons chaudes a été respectivement caractérisée par la forte densité ( $N. ha^{-1}$ ) de *Gerres* [BOLD:AAC0377] (**Figure 4.6a1**) et de *Plotosus* [BOLD:ACF3921] (**Figure 4.6a2**). Cependant, ces 2 espèces ne figuraient pas parmi les 20 espèces les plus fréquentes dans les échantillons (**Figure 4.6b**). Cela montre que ces deux espèces sont très saisonnières et ne sont capturées de manière abondante qu'à certains moments (**Figure 4.7**). Les *Gerres* [BOLD:AAC0377] sont apparus dans les captures uniquement en janvier pour la première saison chaude, les *Plotosus* [BOLD:ACF3921] en novembre pour la seconde (**Figure 4.7**). *Siganus sutor* est la seule espèce à la fois dominante en termes de densité, mais également la plus fréquente dans les échantillons au cours des deux saisons chaudes (**Figure 4.6**). Cette espèce représentait 42% (soit 14 491 individus) des juvéniles de poissons analysés au cours de ces deux saisons chaudes.

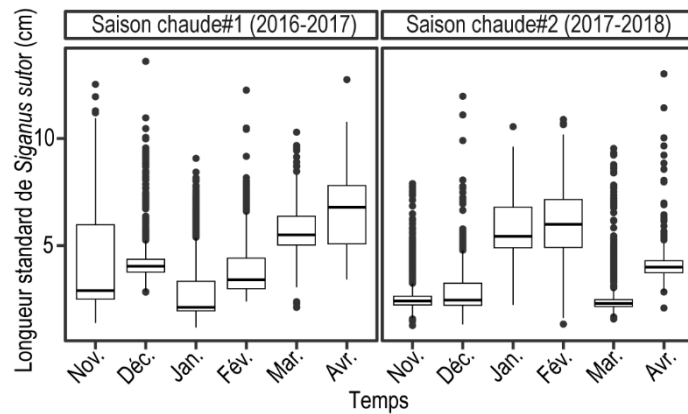
Pour la première saison chaude, une seule cohorte de juvéniles de *Siganus sutor* s'est installée dans la zone d'herbiers d'Ankilibe. L'installation a commencé à partir du mois de novembre et a atteint un pic en décembre et janvier (**Figure 4.7**). Durant cette période, la taille des individus est toujours restée inférieure à 5 cm (**Figure 4.8**). Pendant la seconde saison chaude, deux cohortes ont été observées : une première en novembre et décembre et une seconde en mars et avril (**Figure 4.7**). La taille de la plupart des individus est restée inférieure à 5 cm au cours de ces deux périodes (**Figure 4.8**).



**Figure 4.6 :** Nombre moyen d'individus par ha (a1 : 2016-2017 et a2 : 2017-2018) et occurrence (b1 : 2016-2017 et b2 : 2017-2018) pour les 20 espèces les plus abondantes et les plus fréquentes observées au stade juvénile dans les herbiers d'Ankilibe.



**Figure 4.7 :** Variation temporelle de l'abondance des trois espèces les plus dominantes durant les deux saisons chaudes.



**Figure 4.8 :** Variations de la taille de *Siganus sutor* de novembre (Nov.) à avril (Avr.) durant les saisons chaudes 2016-2017 et 2017-2018.

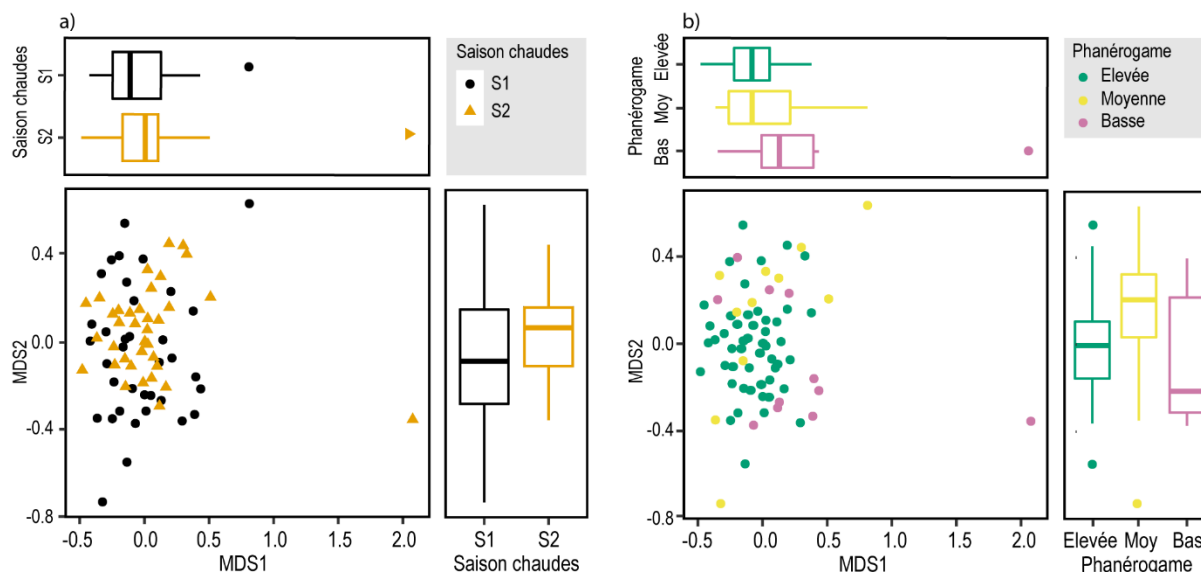
#### 4.3.4. Variabilité interannuelle et spatiale des assemblages des juvéniles de poissons

Aucune différence nette dans la structure des assemblages de juvéniles entre les deux saisons chaudes ne peut être visualisée avec l'ordination par MDS (**Figure 4.9a**). Néanmoins, les boîtes à moustaches montrent qu'une légère différence est observée le long du deuxième axe (MDS2, **figure 4.9a**) et le test ANOSIM avec 999 permutations révèle que les assemblages de juvéniles diffèrent significativement entre les deux saisons chaudes ( $p = 0,001$ ). L'analyse SIMPER a identifié six espèces qui contribuent jusqu'à 50% de la différence dans les assemblages de juvéniles entre les deux saisons (**Tableau 4.2**). *Siganus sutor* semble l'espèce la plus discriminante en raison de sa densité qui peut atteindre 522 individus par hectare au cours de la seconde saison chaude alors qu'elle n'est que de 203 lors de la première (**Tableau 4.2**).

Basée sur le pourcentage de recouvrement en phanérogames des zones de pêche, aucune différence dans les assemblages des juvéniles de poissons n'est clairement observée (**Figure 4.9b**). Toutefois, une différence significative a été détectée par le test ANOSIM (avec 999 permutations,  $p = 0,02$ ). L'analyse SIMPER a également identifié six espèces qui contribuent jusqu'à 50% de la différence dans les assemblages des juvéniles de poissons entre les deux saisons chaudes (Annexe 4.2). Cette différence était due à la forte densité de *Siganus sutor*, de *Stethojulis* [BOLD:ADI2646] et d'*Oplopomus* [BOLD:AAI3352] dans les zones de pêche fortement couvertes par des phanérogames par rapport à celles qui sont moyennement ou faiblement couvertes (Annexe 4.2a et b). Les fortes densités de *Stolephorus* [BOLD:AAG4825] dans la zone faiblement couverte par des phanérogames ont également contribué à la différence des assemblages des juvéniles entre les zones faiblement et moyennement couvertes par les phanérogames (Annexe 4.2c). L'analyse SIMPER a également révélé que le *Scarus* [BOLD:AAD0849] caractérisait les assemblages de juvéniles dans les zones d'herbiers moyennement couvertes par des phanérogames.

**Tableau 4.2 :** Espèces contribuant aux différences dans les assemblages des juvéniles entre la première saison chaude et la seconde détectées par analyse SIMPER. Av.saison#1 et Av.saison#2 correspondent respectivement aux moyennes du nombre d'individus par ha observées durant la première et la seconde saison chaude.

Espèces	Av.saison#1	Av.saison#2	Contributions cumulées
<i>Siganus sutor</i>	203	522	0,18
<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	327	221	0,31
<i>Oplopomus</i> [BOLD:AAI3352]	98	112	0,38
<i>Scarus</i> [BOLD:AAD0849]	46	76	0,42
<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6131]	40	105	0,46
<i>Calotomus spinidens</i>	45	90	0,50

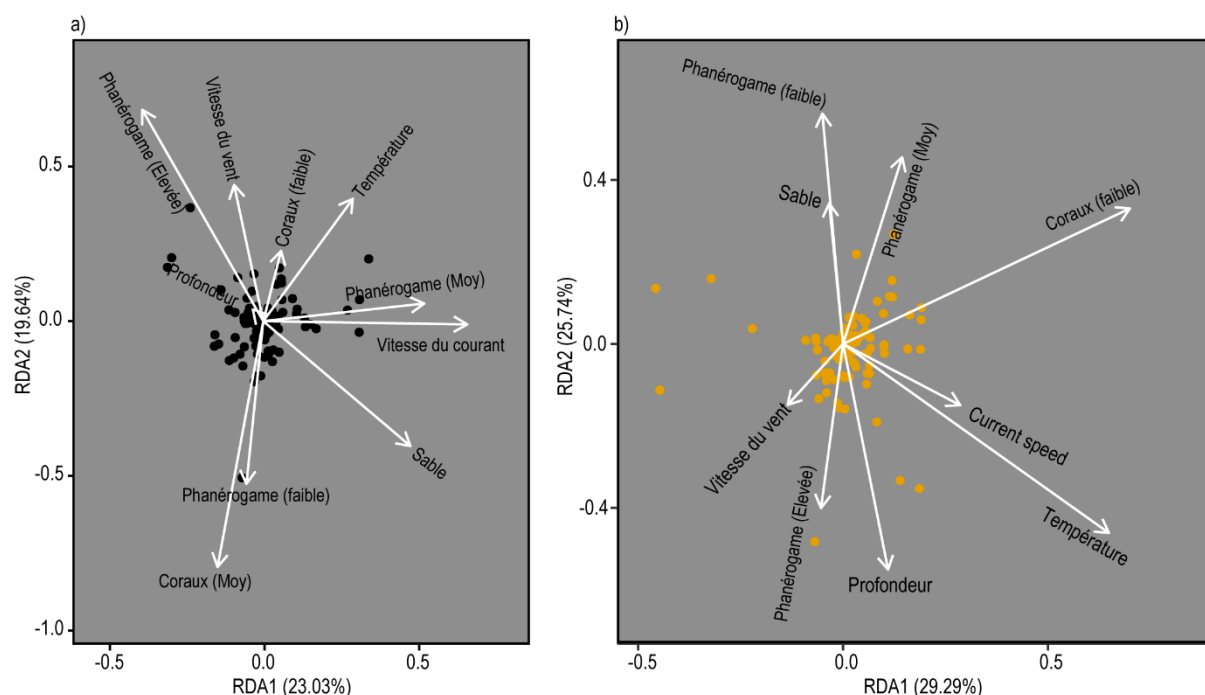


**Figure 4.9 :** Ordination par « Multidimensionnal scaling » de la variabilité interannuelle (a) et spatiale (b) des assemblages des juvéniles de poissons capturés dans les herbiers. Avec S1 : saison chaude 2016-2017, et S2 : saison chaude 2017-2018. La variabilité des assemblages des juvéniles de poissons le long de chaque axe est présentée par les boîtes à moustaches en dessus et à droite de la figure. Les classes de phanérogames ont été définis en se basant sur l'annexe 4.1.

#### 4.3.5. Les assemblages des juvéniles de poissons vs les conditions environnementales et les caractéristiques du fond

Lors de la première saison chaude, les deux premiers axes de l'analyse RDA ont expliqué 42,7% de variance totale de la relation entre les assemblages de juvéniles de poissons et les variables explicatives (**Figure 4.10a**). Le premier axe paraît être expliqué par les zones d'herbiers moyennement couvertes par des phanérogames et par la vitesse du courant (**Figure 4.10a**). Le second axe semblait associé positivement à des zones d'herbier fortement couvertes par des phanérogames et à la vitesse du vent et négativement à des zones d'herbier faiblement couvertes par des phanérogames et moyennement couvertes par des coraux. Basée sur la valeur AIC, la combinaison des classes de recouvrement en coraux et en sable et de la vitesse du courant de l'eau constituait le meilleur modèle pour expliquer les relations entre les assemblages de

juvéniles et les variables explicatives. Pourtant, ce modèle n'expliquait que 8% des variations des assemblages des juvéniles de poissons (basée sur la valeur de  $R^2$ -ajusté, **Tableau 4.3**).



**Figure 4.10 :** Ordination des assemblages de juvéniles en fonction des variables explicatives pour la première saison chaude (a) et seconde saison chaude (b) en utilisant l'analyse de redondance (RDA).

Pour la seconde saison chaude, les deux premiers axes canoniques de RDA expliquent jusqu'à 55,0% de variance totale de la relation entre les assemblages de juvéniles et les variables explicatives (**Figure 4.10b**). Le premier axe RDA correspond à la couverture par les coraux, tandis que le second axe correspond positivement à des zones faiblement et moyennement couvertes par des phanérogames et négativement à des zones fortement couvertes par des phanérogames et à la profondeur de l'eau. La procédure de sélection du meilleur modèle en fonction de la valeur AIC a révélé que la combinaison des classes de phanérogames et de coraux constituait le meilleur modèle expliquant la variabilité des assemblages de juvéniles, mais la proportion de variation expliquée par ce modèle reste toujours très faible avec  $R^2$ -ajusté = 11% (**Tableau 4.3**).

**Tableau 4.3 :** Procédure de sélection de la meilleure combinaison de variables expliquant la variation des assemblages des juvéniles de poissons pour chaque saison chaude. Le meilleur modèle correspond à la plus petite valeur AIC (Akaike information criterion) et la proportion de la variabilité expliquée par les meilleurs modèles est révélée par la valeur de  $R^2$  ajustée correspondante ( $R^2$ .adj).

Saison chaudes	Combinaison des variables	$R^2$ .adj (%)	AIC	P
2016-2017	Classe des coraux	3,5	-28,906	0,012
	Classe des coraux, classe de sable	6,4	-28,959	0,010
	Classe des coraux, classe de sable, et vitesse de courant	<b>8,3</b>	<b>-28,992</b>	0,022
2017-2018	Classe des phanérogames	6,4	-34,551	0,004
	Classe des phanérogames et Classe des coraux	<b>11,4</b>	<b>-35,597</b>	0,002

## 4.4. Discussion

A Madagascar, le fait d'étudier l'écologie des juvéniles de poissons dans les herbiers en se basant à la fois sur les captures des petits pêcheurs et sur l'outil moléculaire qu'est le barcoding ADN est une première. Ce chapitre a permis : (i) de déterminer la diversité des assemblages de poissons dans les herbiers à phanérogames d'Ankilibe, (ii) d'obtenir la proportion de poissons juvéniles capturés par les sennes de fond, (iii) d'observer les variabilités interannuelles des assemblages de juvéniles, et de connaître les relations entre les assemblages de juvéniles et les caractéristiques du fond.

### 4.4.1. Richesse spécifique des poissons d'herbiers

Dans le cadre de ce travail 232 espèces de poissons ont été observées comme juvéniles et adultes dans les zones d'herbiers d'Ankilibe. Cette richesse spécifique apparaît plus importante que celle observée dans d'autres régions. Par exemple en Indonésie, entre 90 (Ambo-Rappe *et al.*, 2013) et 118 espèces (Syukur *et al.*, 2017) ont été recensées en utilisant la senne. Cette différence peut être liée à des différences dans les efforts d'échantillonnage. Pourtant, en ne considérant que 20 échantillons (soit environ 25% de l'effort réalisé), cette étude a trouvé plus de 150 espèces, ce qui est encore une valeur beaucoup plus élevée que celle observée par les deux travaux susmentionnés. D'après Ambo-Rappe *et al.* (2013), le nombre d'espèces de phanérogames constituant les herbiers influence la richesse spécifique des poissons qui y sont associés. Ces auteurs ont ainsi trouvé que les herbiers constitués par quatre espèces de phanérogames sont plus riches en espèces de poissons que les herbiers monospécifiques. Les herbiers d'Ankilibe sont constitués de sept espèces de phanérogames (Lepoint *et al.*, 2008), ce qui pourrait expliquer le fait que leur richesse en espèces de poissons est plus élevée que celle observée dans le site le plus riche en Indonésie. Par ailleurs, d'autres études ont révélé que la présence de mangroves à proximité des herbiers a un effet important sur le nombre d'espèces de poissons dans les herbiers (Nagelkerken *et al.*, 2001). D'après ces auteurs, la richesse spécifique de poissons dans les herbiers près d'une mangrove est plus importante que celle dans les zones dépourvues de mangroves. Unsworth *et al.* (2008) avaient également souligné l'effet positif de la présence des mangroves non seulement sur la richesse spécifique en poissons, mais également sur leur abondance. Par exemple, à Java, toujours en Indonésie, dans une étude réalisée dans huit zones d'herbiers protégées, dont cinq se trouvaient à côté de mangroves, Campbell *et al.* (2011) ont dénombré jusqu'à 212 espèces de poissons d'herbiers à partir de recensements visuels sous-marins. Même si les méthodes utilisées par Ambo-Rappe *et al.* (2013) et Syukur *et al.* (2017) diffèrent de celle utilisée par Campbell *et al.* (2011), études toutes

réalisées en Indonésie, la plus grande richesse spécifique en poissons observée par ces derniers semble soutenir l'importance de la présence de la mangrove sur la richesse en poissons. En effet, les recensements visuels sous-marins sont connus pour détecter un plus faible nombre d'espèces de poissons que la senne (Baker *et al.*, 2016). Ces résultats suggèrent que la forte richesse en espèces de poissons observée dans les herbiers d'Ankilibe pourrait être associée à la présence d'une mangrove adjacente. Mais, comme exposée dans le chapitre 1, la méthode d'identification des spécimens de poissons par barcoding ADN a aussi probablement contribué au grand nombre d'espèces observées par rapport aux travaux réalisés en Indonésie qui étaient tous basés sur des techniques d'identification traditionnelles.

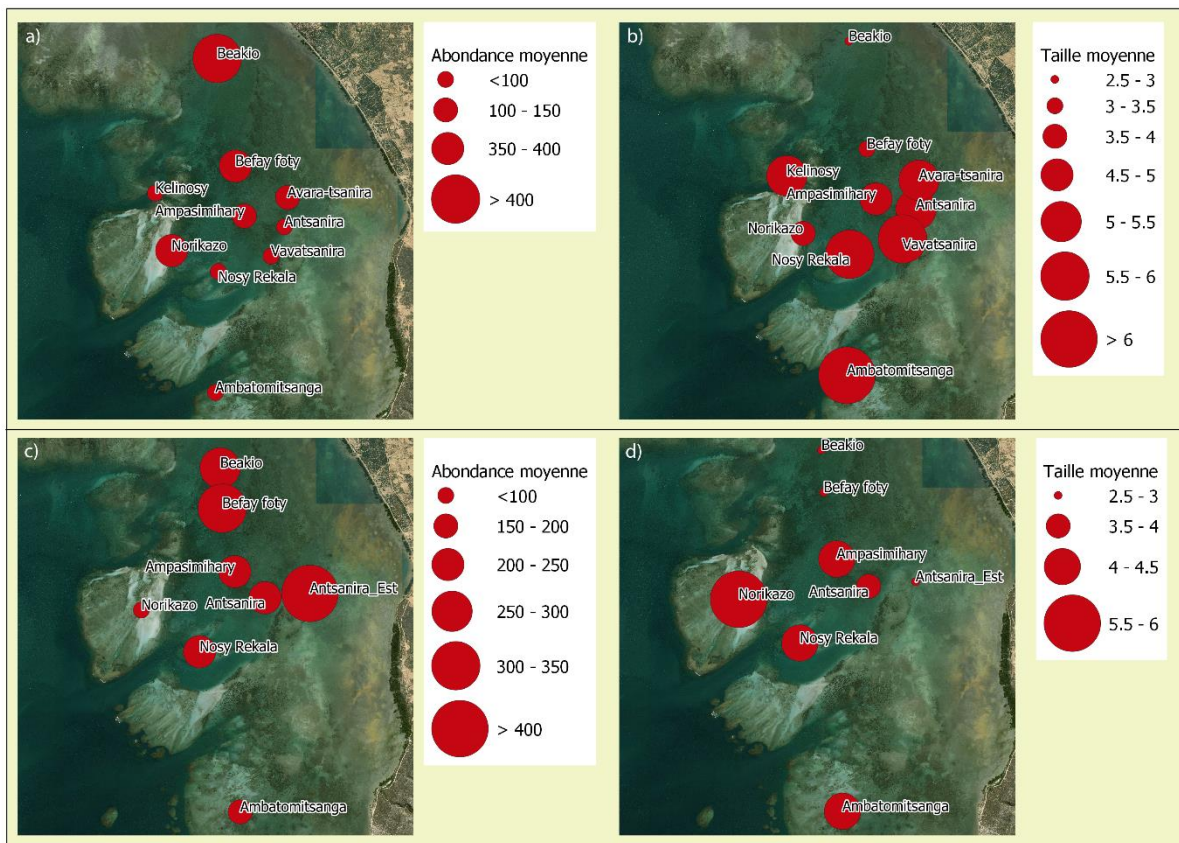
#### **4.4.2. La forte proportion en juvéniles de poissons dans la senne de fond**

En se basant sur les tailles minimales à la maturité sexuelle des poissons des herbiers déterminés par Raharinaivo *et al.* (soumis), 49,9% des captures par la senne, appartenant à 205 espèces, étaient constituées par des juvéniles de poissons. En Indonésie orientale, une forte proportion de juvéniles capturés par la senne, jusqu'à 89% des individus, a été aussi observée par Ambo-Rappe *et al.* (2013), leur estimation étant basée sur la taille à la première maturité. Il doit être noté que cette proportion n'a été déterminée qu'à partir des cinq espèces les plus dominantes dans les captures, y compris les Siganidae qui représentaient 50% des poissons capturés. Le fait que les sennes capturent une importante proportion de juvéniles de poissons semble justifier que cet engin est potentiellement destructif. De plus, le fait que cet engin de pêche soit déployé dans les herbiers, des zones connues pour leur important rôle de nurserie pour plusieurs espèces de poissons, peut avoir un impact sur la production de la pêche à l'échelle locale. Il se peut aussi que l'utilisation de ces engins ait un impact sur la production halieutique à plus grande échelle. En effet, il a été montré que des juvéniles de poissons utilisant les herbiers comme nurseries peuvent se déplacer sur plusieurs centaines de kilomètres pour atteindre les habitats des adultes (McMahon *et al.*, 2012 ; Huijbers *et al.*, 2013).

#### **4.4.3. Importance des herbiers d'Ankilibe comme nurserie pour les poissons**

Plus de la moitié des juvéniles de poissons observés dans les sennes appartiennent à la famille des Siganidae (42%) et à celle des Lethrinidae (10%). Les individus appartenant à ces deux familles ont presque tous été capturés au stade juvénile dans les herbiers d'Ankilibe, 100% des Siganidae étant juvéniles, 98,5% pour les Lethrinidae. Selon Beck *et al.* (2001) et Kimirei *et al.* (2011), la présence d'une proportion élevée de juvéniles de poissons d'une espèce donnée dans les herbiers à phanérogames pourrait être interprétée comme une indication que ces herbiers sont une nurserie pour cette espèce. Mais Beck *et al.* (2001) ont rajouté que la qualification

d'une zone donnée comme étant une nurserie doit aussi s'appuyer sur le fait que les espèces présentes croissent en taille au fur et à mesure qu'elles se déplacent vers les habitats des adultes comme les récifs. En analysant la distribution spatiale des tailles des Siganidae, il apparaît que la taille moyenne des individus devient de plus en plus importante au fur et à mesure que les zones de pêche s'approchent des habitats récifaux, et ceci à l'inverse des abondances (**Figure 4.11**). Dans le cadre de cette étude, les différences spatiales dans les distributions de tailles révélées par Beck *et al.* (2001) semblent bien avoir été détectées pour les Siganidae. Ces résultats paraissent conformes à ceux observés par Huijbers *et al.* (2015) qui ont eux aussi constaté l'augmentation de la taille des poissons alors qu'ils se déplacent vers le récif. Ainsi, la présence à la fois d'une forte proportion en juvéniles de poissons et d'une évolution de leurs tailles alors qu'ils se rapprochent des zones adjacentes sont réunies pour confirmer que les herbiers d'Ankilibe, plus précisément les zones appelées localement Beakio et Befay foty (**Figure 4.11**), constitueraient bien une zone de nurserie importante pour les poissons dans le lagon de Toliara, et en particulier pour la famille des Siganidae.



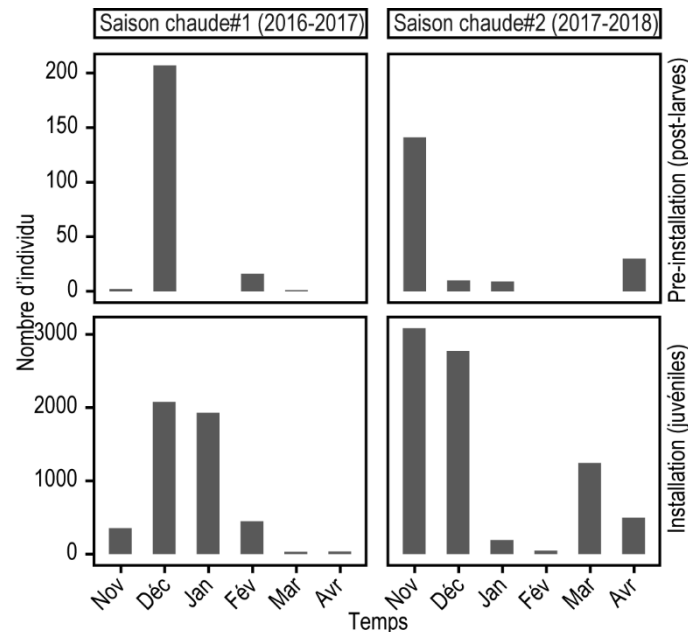
**Figure 4.11 :** Distribution spatiale de l'abondance (nombre d'individus par ha) et de la taille (LS en cm) des juvéniles de Siganidae dans les herbiers d'Ankilibe pour la première (a, et b) et seconde saison chaude (c et d).



#### 4.4.4. Variabilité interannuelle des assemblages des juvéniles et de recrutement de poissons

Les assemblages de juvéniles de poissons dans les herbiers d'Ankilibe diffèrent de manière significative entre les saisons chaudes. Cette variabilité interannuelle est principalement due à la capture massive des Siganidae (comme le démontre le test SIMPER) durant les mois de novembre et décembre de la seconde saison chaude (**Figure 4.7**). D'après Connolly (1994), la variabilité interannuelle des assemblages des juvéniles de poissons d'herbiers semble liée à la température de l'eau. Durant la présente étude, la manière dont la température de l'eau a varié au cours des mois est différente entre les deux saisons. Durant la seconde saison chaude, la température de l'eau était un peu plus élevée que durant la première saison chaude (**Figure 4.2** et **Figure 4.3**). Mais, d'après d'autres études, les variations interannuelles des assemblages de juvéniles dans les herbiers est associée à la colonisation épisodique par les post-larves de poissons (Levin *et al.*, 1997). D'après Melià *et al.* (2016), cette variation interannuelle est fortement dépendante de la dispersion larvaire, autrement dit dépendante du succès de l'installation. Ceci met en évidence l'intérêt de mettre en place des suivis des assemblages des post-larves de poissons en parallèle avec ceux des juvéniles. En effet, toute altération des apports en post-larves influencera la distribution temporelle des juvéniles de poissons dans les herbiers (Jenkins *et al.*, 1993 ; Hamer et Jenkins, 1997 ; Jenkins et King, 2006). Dans le cadre du présent travail, l'influence de cette dispersion larvaire sur la distribution temporelle du recrutement de certaines familles de poissons d'herbiers semble avoir été détectée. Par exemple, en se basant sur la distribution temporelle de la taille des individus, la période de recrutement des Siganidae est apparue différente d'une saison chaude à l'autre. Le recrutement a eu lieu de novembre à février pour la première saison chaude alors qu'il a eu lieu en deux périodes pour la seconde saison chaude, de novembre à décembre et de mars à avril (**Figure 4.7**). Le suivi réalisé sur les post-larves de poissons a également permis de détecter des différences dans les périodes d'approvisionnement en post-larves de cette famille (**Figure 4.12**). L'approvisionnement en Siganidae s'est produit principalement en décembre pour la première saison chaude, alors que c'était en novembre et également en avril pour la seconde saison chaude. Ces deux périodes d'approvisionnement en post-larves de Siganidae au cours de la seconde saison chaude pourraient expliquer la présence de deux périodes de recrutement de juvéniles de cette famille au cours de la même saison. Comme développé dans le chapitre 3, l'interruption de l'approvisionnement en post-larves doit être probablement reliée aux effets des événements cycloniques qui étaient moins actifs durant la première saison chaude que durant la seconde. Dans ce cas, la présence du second approvisionnement en post-larves ou

recrutement en juvéniles pourrait être due à la prolongation de la phase larvaire liée aux activités cycloniques. Elle pourrait être aussi liée à la biologie de cette espèce. En effet, selon Ntiba et Jaccarini (1990), la reproduction de *Siganus sutor* dans l'océan Indien occidental se fait en deux périodes : de janvier à février et de mai à juin. D'après la présente étude, la période de frai semble avoir lieu à partir du mois de novembre à décembre, et de mars à avril pour Madagascar.



**Figure 4.12 :** Nombre de post-larves et juvéniles de Siganidae par mois (de novembre et avril) pour la première (Saison chaude#1) et seconde saison chaude (Saison chaude#2).

#### 4.4.5. Influence des caractéristiques du fond sur les assemblages des juvéniles

Les caractéristiques du fond influencent significativement les assemblages des juvéniles de poissons pour les deux saisons chaudes (basée sur le test ANOSIM). Malgré ces effets significatifs, ces caractéristiques n'expliquent qu'une faible partie des variations observées dans les assemblages des juvéniles de poissons, avec respectivement 8% et 11% pour la première et seconde saison chaude. Pourtant, les caractéristiques des herbiers sont souvent réputées influencer de manière très importante les assemblages de poissons d'herbiers. Par exemple, d'après Franco *et al.* (2006) la richesse spécifique et la densité de poissons sont toujours plus élevées dans les zones fortement couvertes par des phanérogames que dans les zones sablo-vaseuse. La faible explication de la variation des assemblages des juvéniles en poissons par les caractéristiques du fond permet de déduire que les communautés des juvéniles de poissons des herbiers d'Ankilibe sont spatialement très homogènes. Deux hypothèses sont possibles pour expliquer cette forte homogénéité. La première hypothèse est que cette homogénéité est le résultat d'échanges importants et forcés entraînés par les perturbations causées par les activités de la petite pêche qui poussent les poissons d'herbiers à se déplacer d'une structure d'herbier à

une autre. La seconde hypothèse est que cette homogénéité est due aux déplacements des espèces qui utilisent les zones d'herbiers comme nurserie pour rejoindre les habitats des adultes. Certains travaux comme celui de Campbell *et al.* (2011) n'ont trouvé aucune corrélation significative entre les caractéristiques du fond dans les herbiers et les densités des juvéniles de poissons dans 8 zones d'herbiers protégés en Indonésie utilisant les recensements visuels sous-marins (UVC). D'après Hyndes *et al.* (2018), l'absence de corrélation entre les caractéristiques du fond et les assemblages des juvéniles de poissons peut aussi être associée au biais provoqué par l'échantillonnage. Les UVC étant moins efficaces que la senne en termes d'échantillonnage (Baker *et al.*, 2016), cette méthode pourrait entraîner une incohérence dans les résultats. Malgré l'avantage de la senne par rapport aux comptages sous-marins, un biais relatif à l'échantillonnage pourrait également exister, notamment dans les zones très actives pour la petite pêche comme le cas d'Ankilibe. En effet, les zones où les échantillons sont pris peuvent avoir été déjà chalutées par d'autres pêcheurs. Ce serait alors d'autres caractéristiques du fond qui joueraient sur la composition des assemblages. En effet, les poissons ont la capacité d'éviter une senne déployée pendant la journée (Gray *et al.*, 1998) en s'enfuyant par le biais des irrégularités du substrat (Parsley *et al.*, 1989).

#### **4.5. Conclusion**

Ce travail a mis en lumière l'importance de la zone d'herbiers d'Ankilibe pour les communautés de poissons, en particulier pour les deux principales familles de poissons commerciaux que sont les Siganidae et les Lethrinidae. Cette étude permet de déduire que les herbiers près de la côte bordée par des mangroves sont préférés par les individus nouvellement installés qui représentent par ex. 87% des Siganidae avec une taille moyenne de  $2,9 \pm 0,9$  cm. Selon Campbell *et al.* (2011), la connaissance de telles informations sur les espèces économiquement importantes pour la pêche est importante pour permettre la mise en place de mesures de gestion à travers, par exemple, la protection de certaines zones. Des mesures de gestion s'imposent face à l'augmentation de la pression liée à la petite pêche utilisant des engins destructifs comme la senne de fond. Cet engin est potentiellement destructif du fait de la forte proportion des juvéniles de poissons qu'il capture dans les herbiers d'Ankilibe. Cette forte mortalité peut affecter la structure des populations d'adultes, car elle perturbe le cycle de vie des espèces de poissons qui doivent passer une phase de leur cycle de vie dans les herbiers. Cette forte mortalité des juvéniles peut entraîner une diminution de la productivité de la pêche. La mise en place de mesures de gestion serait donc indispensable pour permettre aux d'herbiers d'accomplir leur rôle écologique dans le maintien des populations de poissons (Syukur *et al.*, 2017).

## Discussion générale et perspectives

Le but ultime de cette thèse est de tenter d'apporter des solutions aux différents problèmes relatifs à l'exploitation des ressources en poissons dans le sud-ouest de Madagascar. Cette thèse s'est focalisée uniquement sur les jeunes poissons (post-larves et juvéniles) dans le but aussi de combler le vide en termes de connaissances de leur diversité. L'acquisition de ces connaissances avait été limitée jusqu'à présent par le manque d'outils permettant des identifications à l'espèce. Ce travail a mis en lumière la puissance du barcoding ADN pour l'identification des jeunes poissons et pour l'amélioration des connaissances de la biodiversité marine côtière de Madagascar. Ainsi au moins neuf espèces de poissons nouvelles pour Madagascar ont été détectées. L'importance de cette approche est largement discutée dans le chapitre 1. Comme dans toutes les études utilisant le barcoding ADN, des problèmes d'assignation de séquences CO1 à des noms d'espèces précis ont été rencontrés en utilisant les informations présentes dans la banque internationale de séquences d'ADN BOLD (Barcode Of Life Datasystems). D'après Collet *et al.* (2018), ces problèmes sont principalement liés à des erreurs dans les identifications ainsi qu'à la présence d'espèces cryptiques. Seule une analyse phylogénétique de toutes les séquences présentant des ambiguïtés pourrait pallier ces problèmes, mais un tel travail dépassait largement le cadre de la présente thèse.

Outre les deux principales sources de problèmes cités par Collet *et al.* (2018), le chapitre 1 de ce présent travail a identifié que les problèmes d'assignation de séquences CO1 à des noms d'espèces précis semblent être parfois associés à la distribution géographique des échantillons barcodés. Ainsi, dans certains cas, un nom d'espèce est associé à un Barcode Index Number (BIN) correspondant à des individus provenant de la région ouest de l'océan Indien, y compris ceux capturés dans le cadre de cette étude, mais il est aussi associé à un autre BIN correspondant à des individus provenant d'autres régions comme l'est de l'océan Indien, l'océan Pacifique, ou même l'océan Atlantique (**Tableau 1.2**). Par hypothèse, les BINs correspondant à des individus capturés dans la zone ouest de Madagascar peuvent être considérés comme des espèces potentielles propres à cette région. La région de l'ouest de l'océan Indien hébergerait en effet plus d'espèces de poissons que ce qui est connu actuellement (Borsa *et al.*, 2016). Ces observations vont dans le sens de Zemlak *et al.* (2009) qui estiment qu'un millier d'espèces connues pour avoir une distribution depuis l'Afrique du Sud jusqu'à l'Australie correspondent en fait à deux espèces différentes. En guise de perspective, une étude de phylogéographie incluant des poissons capturés à Madagascar apparaît nécessaire afin de confirmer cette hypothèse.

Ces études de phylogéographie sont prévues dans un projet récemment déposé dans lequel j'interviendrai. Ce projet a aussi pour but de séquencer le gène 12S à partir des ADN extraits dans le cadre de mon travail de thèse, ADN qui sont encore disponibles. Il sera ainsi créé, dans le cadre de cette étude, une base de référence de séquences CO1 et 12S des poissons de Madagascar, base nationale qui sera ensuite alimentée par une augmentation de l'effort en termes de barcoding ADN. Outre des analyses phylogéographiques, cette base de référence nationale des séquences 12S de poissons permettra également d'évaluer la diversité de poissons via l'approche ADN environnemental basée sur la détection et amplification de traces génétiques présentes dans un échantillon d'eau (Miya *et al.*, 2015). L'efficacité de cette approche a été confirmée par Fujii *et al.* (2019) en la comparant avec une méthode de capture classique comme l'échantillonnage avec des filets maillants. D'après ces auteurs, les deux approches détectent le même nombre d'espèces de poissons. La simplicité de l'échantillonnage rend cette approche plus adaptée à des pays comme Madagascar pour effectuer des inventaires de biodiversité en poissons et des travaux d'écologie basés sur la présence ou l'absence des espèces. Cependant, l'ADN environnemental permet encore difficilement d'avoir une information sur le nombre d'individus de chaque espèce détectée et surtout ne permet pas de savoir les stades de développement des espèces présentes dans les échantillons d'eau. En conséquence, des approches basées sur la capture des individus, et leur identification en utilisant le barcoding CO1, resteront toujours utiles. Il faut en effet retenir que malgré certains problèmes liés à l'assignation de noms d'espèces précis à partir des informations contenues dans BOLD, le BIN attribué à chaque séquence CO1 peut parfaitement être utilisé dans le cadre de suivis de la biodiversité et pour effectuer des modélisations écologiques (Blaxter, 2016). En effet, chaque BIN est en quelque sorte une espèce présumée (Ratnasingham et Hebert, 2013), c'est ce raisonnement qui a permis d'effectuer les analyses présentées dans les chapitres 2, 3 et 4.

Les résultats de cette étude ont aussi démontré l'utilité du barcoding ADN pour faire correspondre avec certitude des individus capturés comme post-larves dans les pièges lumineux et comme juvéniles dans les sennes de fond. Cette correspondance, possible uniquement grâce à l'obtention de noms d'espèces précis, ou de BIN, par le barcoding ADN, permet de suivre les arrivées de post-larves et l'abondance de la cohorte correspondante au stade juvénile (Steinke *et al.*, 2016). Ce type de suivi constitue un des éléments de base pour la mise en place des mesures de gestion. Dans le cadre de cette étude, ces informations ont été obtenues en particulier pour *Siganus sutor* (appelées localement « marguerites ») puisque des individus de cette espèce ont été capturés aussi bien comme post-larves que comme juvéniles. *S. sutor* est

une des espèces les plus ciblées par la petite pêche aux alentours de Toliara (Laroche *et al.*, 1997). Le présent travail a démontré que les zones d'herbiers d'Ankilibe constitueraient une zone importante de nurseries pour cette espèce. Grâce aux analyses de la distribution spatiale des spectres de tailles des individus capturés pour cette espèce, les zones d'installation potentielle pour cette espèce, marquées par la forte proportion (~ 90%) des individus de très petite taille (<4cm), ont été localisées. La forte proportion de juvéniles de cette espèce capturée par la senne de fond indique leur vulnérabilité et nécessiterait donc la mise en place de mesures de protection. D'après Criscoli *et al.* (2017), l'activité de pêche devrait être exclue des zones fortement fréquentées par des juvéniles de toute petite taille via la mise en place de réserves marines. Ces réserves permettraient de protéger une fraction de ces juvéniles afin d'assurer la durabilité de l'exploitation des ressources (Roberts *et al.*, 2005). Dans le cas de *S. sutor*, une telle protection permettrait surtout de ne pas perturber sa fonction écologique de contrôle du développement des macroalgues qui envahissent les habitats récifaux (Chong-Seng *et al.*, 2014). Suite à l'application d'une mesure de protection des habitats, un effet positif a été observé sur la population de *Mullus barbatus* après 14 ans (Fiorentino *et al.*, 2008). La protection de façon permanente est considérée comme la seule mesure permettant de protéger les zones sensibles et les espèces vulnérables (Roberts *et al.*, 2005). Toutefois, ce type de protection pose des problèmes dans les pays où les moyens de subsistance des populations côtières sont fortement dépendants de la production des petites pêches (Cinner, 2011). En effet, il faut protéger au moins 20 à 30% de la surface totale des herbiers pour avoir un impact positif sur les stocks de poisson (Banks *et al.*, 2005). Cette forte dépendance aux ressources exploitées dans les herbiers, qui est liée à la pauvreté dans les zones côtières, constitue l'une des principales sources de l'échec de la protection des zones d'herbiers en Indonésie (Hutomo et Moosa, 2005). Dans une telle situation, la mise en place d'une protection temporaire pourrait être plus adaptée, mais selon Miethe *et al.* (2010) l'effet positif d'une réserve temporaire est rapidement inversé juste après l'ouverture. De plus, même si les zones potentielles pour le recrutement en juvéniles ont été identifiées dans le cadre de la présente étude, la période de recrutement des marguerites varie d'une année sur l'autre (**Figure 4.12**). Cette variabilité interannuelle rend difficile la prise de décision pour mettre en place une réserve temporaire, notamment la fixation de la période de fermeture et d'ouverture.

La durabilité des moyens de subsistance des petits pêcheurs dépend en grande partie de la protection des zones d'herbiers (Syukur *et al.*, 2016) qui accueillent une forte proportion des espèces de poissons provenant des habitats adjacents comme les récifs coralliens et les

mangroves (Honda *et al.*, 2013). En conséquence, des solutions devront être proposées que ce soit à court ou à long terme. Syukur *et al.* (2016) ont proposé comme activité génératrice de revenus pour les petits pêcheurs, le développement de l'aquaculture villageoise des marguerites qui sont facilement accessibles dans les herbiers (Syukur *et al.*, 2015). D'après ces auteurs, cette approche constituerait la seule solution pour protéger les herbiers et les ressources qui y sont associées. Au Kenya, ce genre d'activité alternative à la pêche a un impact positif sur les revenus des communautés locales (Njagi, 2013). D'après cet auteur, cette activité est devenue une principale source de revenu pour 33% de ceux qui la pratiquent. Le choix de la famille des Siganidae pour développer une telle activité repose sur le fait que les individus sont disponibles en grande quantité, que leur capture est facile, que la conduite des élevages est très simple, enfin que la croissance des individus est rapide et non-dépendante des aliments à base de farine de poissons (Syukur *et al.*, 2016). Dans le sud-ouest de Madagascar, il existe très peu d'activités alternatives à la pêche pour les communautés locales. Constatant la présence massive de marguerites dans les captures des sennes de fond, une étude expérimentale a été réalisée en parallèle avec le présent travail par Ravelohasina *et al.* (2017). Cette étude préliminaire a démontré que l'élevage des marguerites collectées à partir des captures des petits pêcheurs est possible avec 100% de survie durant 40 jours. Cependant, la promotion de l'aquaculture des marguerites basée sur les captures des petits pêcheurs pourrait encourager davantage l'utilisation des sennes de fond. Encourager l'utilisation de ces engins irait à l'encontre de la décision du gouvernement de les interdire selon l'article 17 de la loi n°2015-053 du code de la pêche et l'aquaculture. Toutefois, malgré cette interdiction, le déploiement de ces engins destructifs persiste toujours du fait de l'importance de la petite pêche pour la subsistance des pêcheurs (Raharinaivo *et al.*, soumis ; de la Torre-Castro *et al.*, 2014 ; Syukur *et al.*, 2017). Pourtant, l'élevage de juvéniles de marguerites respectant l'environnement a été un succès en Indonésie (Syukur *et al.*, 2016). D'après ces auteurs, cette activité a changé les mentalités et les visions des petits pêcheurs sur la conservation des herbiers conduisant à la réduction du taux de surexploitation, à la durabilité de la biodiversité et à l'augmentation de la population des marguerites. Au final, la qualité de vie des petits pêcheurs s'est améliorée et des accords entre petits pêcheurs ont permis la limitation de l'utilisation de certains engins. Ces impacts positifs répondent adéquatement au concept développé pour la conservation des herbiers à savoir la protection de la biodiversité et la durabilité de la sécurité alimentaire (Orth *et al.*, 2006 ; Unsworth *et al.*, 2014). Ces résultats encourageants observés en Indonésie permettent de suggérer l'application de cette pratique à Madagascar pour pallier le problème de gestion des ressources associé à la pauvreté et l'augmentation du nombre des pêcheurs. Toutefois, vu que

le nombre de marguerites nouvellement installées varie entre les années (**Figure 4.12**), une évaluation de la capacité de production en juvéniles de cette espèce est primordiale avant de se lancer dans la mise en œuvre de cette activité. Ainsi, la modélisation du recrutement des marguerites semble nécessaire pour prédire l'abondance des individus qui s'installeront dans les herbiers. Cette information est à la fois importante pour la mise en place de réserves temporaires et/ou pour la promotion de l'aquaculture des marguerites. Comme exposé dans le chapitre 4, le recrutement en juvéniles semble pouvoir être prédit par l'approvisionnement en post-larves de poissons. D'où l'importance des modèles de prédiction de l'approvisionnement post-larvaire de poissons en termes d'abondance, de richesse, et de structure des assemblages.

Les modèles de prédiction pourraient servir à rendre plus efficace la capture des post-larves afin de promouvoir des activités alternatives à la pêche. Mahafina *et al.* (2009) avaient suggéré que l'application de la PCC (Post-larvae Capture and Culture) pouvait être un outil prometteur pour le développement des activités alternatives durables. Cette approche consiste à capturer des post-larves à l'aide de pièges lumineux puis à les élever comme poissons de bouche ou d'ornement pour le marché de l'aquariophilie. Cette proposition était basée sur la capture massive de post-larves de marguerites constituant 46,5% des captures, avec une CPUE moyenne  $265 \pm 164$  individus par piège et par nuit et de poissons d'ornements constituant 10% des captures entre novembre 2008 et janvier 2009 au site GRT (Mahafina *et al.*, 2009). Pourtant, la viabilité de cette activité semble remise en cause puisque la quantité de post-larves de Siganidae capturées par les pièges lumineux ne cesse de diminuer au cours des années. En 2010-2011 (entre décembre et février), la CPUE moyenne des Siganidae était de  $15 \pm 36$  individus par piège et par nuit et représentait 8% des captures (Martin, 2011). En 2013-2014, ces chiffres n'étaient que  $4 \pm 9$  individus par piège et par nuit et 18,8% des captures (Jaonalison, 2014). Dans le cadre de cette étude, les chiffres sont  $4 \pm 14$ , et 3% des captures en 2014-2015,  $3 \pm 7$  et 1% en 2016-2017, et  $5 \pm 14$  et moins de 6,4% en 2017-2018. Compte tenu de cette diminution incessante, la promotion de la pisciculture marine basée sur l'élevage des post-larves des Siganidae ne paraît pas pouvoir être encouragée même si la qualité de la lumière des pièges n'était probablement pas similaire, la variabilité observée dans les captures menacerait en effet la viabilité économique de l'activité. Par exemple, à Fidji, un modèle bioéconomique réalisé par Grignon (2010) a révélé que la PCC n'est pas économiquement viable dans ce pays, du fait principalement des faibles captures observées avec les pièges lumineux.

La deuxième idée de base pour promouvoir la PCC était aussi de constituer une alternative à la capture des juvéniles et adultes de poissons d'ornements pratiqués dans le milieu naturel par



des sociétés comme MATATA ou Reef Project. A Madagascar, cette activité est régie par la loi n°2015-053 du code de la pêche et de l'aquaculture. Malheureusement, les espèces ciblées par cette pratique sont rarement observées dans les captures des pièges lumineux aussi bien en termes d'espèces qu'en termes de nombre d'individus. En se référant au travail de Rahoasa (2018), seulement 16 (correspondant à 884 individus) sur les 48 espèces exploitées par les deux sociétés susmentionnées ont été capturées au stade post-larvaire au cours des trois saisons chaudes à savoir : *Acanthurus blochii*, *A. dussumieri*, *Centropyge multispinis*, *Chaetodon blackburnii*, *C. guttattissimus*, *C. kleinii*, *C. lunula*, *Chromis atripectoralis*, *C. viridis*, *Chrysiptera annulata*, *Ctenochaetus striatus*, *Dascyllus carneus*, *D. trimaculatus*, *Pomacanthus semicirculatus*, *Zebrasoma veliferum* (correspondant au BIN BOLD:AAF6311), et *Zebrasoma scopas*. En termes de nombre d'individus, 87% des individus de ces 16 espèces (soit 773 individus, avec une capture moyenne de  $294 \pm 84$  individus par saison chaude) sont constitués par *Chromis viridis*, *Dascyllus trimaculatus*, et *Chrysiptera annulata*. Sur le marché international, un individu d'une de ces trois espèces se vend 74 000Ar, soit environ 18€, contre un prix moyen de 113 639 Ar, environ 25€, pour tous les poissons d'ornements (Rahoasa, 2018). En se basant sur ce prix, l'activité pourrait sembler motivante, mais cette activité est aussi limitée par la demande, un nombre par espèce étant fixé par les clients. Par exemple, suite à la demande qui est limitée, la société Reef Project n'a pu exporter que moins de 200 individus appartenant à 26 espèces en 2016 (Rahoasa, 2018). Donc, même si le nombre de post-larves de *C. viridis*, *D. trimaculatus*, et *C. annulata* capturées est assez important, ce ne sont probablement que quelques individus par espèce qui seront expédiés, limité par la demande des clients. En conclusion, ce qui apparait comme certain, c'est que l'approche PCC nécessite une analyse de sa rentabilité à Madagascar, de la même manière que cela a été effectué à Fidji, avant de se lancer dans une réelle mise en œuvre de cette activité.

Que ce soit pour les poissons de bouche ou pour les poissons d'ornements, l'identification des périodes favorables pour les captures des espèces ciblées est une étape incontournable pour assurer la viabilité de ces activités. La variabilité des captures en termes de nombre d'individus et d'espèces est importante et donc de bonnes prévisions permettraient de limiter les dépenses relatives au déploiement des pièges lumineux pour les captures nocturnes. La prédiction de l'arrivée des espèces d'intérêt économique exposée dans le chapitre 3 semble assez importante pour permettre la promotion de la PCC. Toutefois les modèles Gradient Forest paraissent avoir des difficultés pour expliquer les assemblages des post-larves, notamment le groupe d'espèces ayant un intérêt économique. En effet, les espèces pour lesquelles l'abondance est mieux décrite

varient d'une saison à l'autre. Par exemple, parmi les espèces exportées par les sociétés exploitant les poissons d'ornements dans le sud-ouest de Madagascar, seule l'abondance de *Chromis viridis* a été décrite par le modèle Gradient Forest mais seulement pendant la saison 2016-2017. De même, pour les poissons de bouche, l'abondance de *Siganus sutor* a été bien décrite par le modèle Gradient Forest pendant la saison 2016-2017, mais pas pour la saison 2017-2018. Ces résultats qui varient d'une année à l'autre sont probablement dus aux variations interannuelles des conditions océaniques comme exposé dans le chapitre 3. Il a été ainsi suggéré que la prédiction des conditions océaniques permettra à son tour de prédire les assemblages des post-larves. Mais cette approche nécessitera encore de nombreuses années de suivi afin d'obtenir des informations robustes. De plus, même si les modèles développés via Random Forest semblent efficaces pour prédire la richesse spécifique et abondance des post-larves capturées par les pièges lumineux (exposé dans le chapitre 2), ces résultats n'ont pas de sens pour la promotion de la PCC du fait que cette richesse et abondance de post-larves prédites sont en réalité constituées par une faible proportion d'espèces à intérêt économique. Il est possible que des modèles Random Forest donnent de bons résultats pour prédire l'abondance des post-larves de certaines espèces, cette approche sera testée prochainement. Mais il n'en reste pas moins que les variations interannuelles des conditions océaniques influenceront la qualité de ces modèles. Ainsi, la capture et l'élevage des post-larves de poissons sont, jusqu'à présent, loin d'être un outil de développement des activités alternatives à la pêche. Ce constat renforce la suggestion de Reynalte-Tataje *et al.* (2011) comme quoi les suivis de post-larves apparaissent plus comme un outil important pour étudier les variations dans les processus de recrutement des poissons. Une telle approche semble possible puisque les espèces appartenant aux Lethrinidae, Lutjanidae et Siganidae, familles dont l'abondance a pu être prédite par les modèles Gradient Forest et qui sont les plus ciblées par la petite pêche aux alentours de Toliara d'après Laroche *et al.* (1997). Les résultats des modèles développés dans le cadre de cette thèse ont donc peut-être plus de sens dans le cadre de suivis de la production de la petite pêche que dans celui du développement d'activités alternatives à la pêche. Par exemple, la diminution constante des post-larves des *Siganus sutor* capturées par les pièges lumineux pourrait être considérée comme un indicateur du déclin de cette espèce, déclin qui aura un impact important sur la production de la petite pêche. Mais pour avoir des informations adéquates et robustes relatives aux effets des approvisionnements en post-larves sur le recrutement en juvéniles de poissons, un suivi en parallèle et à long terme à la fois pour les post-larves de ces espèces et pour les captures de la petite pêche est nécessaire. D'où l'importance de la mise en place d'un observatoire de la biodiversité marine côtière qui permettra de mettre en œuvre un programme

de suivi à long terme des écosystèmes marins et côtiers dans lequel les poissons seront une des composantes principales.

## Références

- Albajes-Eizagirre, A., Romero, L., Soria-Frisch, A., Vanhellemont, Q. 2011. Jellyfish prediction of occurrence from remote sensing data and a non-linear pattern recognition approach, in: Neale, C.M.U., Maltese, A. (Eds.). Presented at the SPIE Remote Sensing, Prague, Czech Republic, p. 817418.
- Alizadeh, M.J., Kavianpour, M.R., Kisi, O., Nourani, V. 2017. A new approach for simulating and forecasting the rainfall-runoff process within the next two months. *Journal of Hydrology*. 548, 588–597.
- 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*. 03, 331–342.
- Anderson, M.J. 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), in: Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. American Cancer Society, pp. 1–15.
- Anderson, T.W., Bartels, C.T., Hixon, M.A., Bartels, E., Carr, M.H., Shenker, J.M. 2002. Current velocity and catch efficiency in sampling settlement-stage larvae of coral-reef fishes. *Fishery Bulletin*. 100, 404–413.
- Archer, E. 2016. Estimate Permutation p-Values for Random Forest Importance Metrics.
- Arfi, R., Baklouti, M., Bettarel, Y., Blanchot, J., Bouvier, T., Bouvy, M., Carré, C., Champalbert, G., Charpy, L., Chevalier, C., Corbin, D., Devenon, J.L., Garcia, N., Got, P., Langlade, M.J., Leboulanger, C., Lopé, J.C., Montel, Y., Pagano, M., Rodier, M., Rabenevanana, M.W., Raimbault, P., Rougier, G., Sarazin, G. 2008. Impact des changements climatiques et anthropiques sur les flux trophiques du Grand Récif de Toliara, Madagascar (No. Rapport final), Atelier de saison sèche. Contrat universitaire 2006 / 10301726.. (ICAR - GRT). Atelier de fin de saison humide. Programme PNEC-EC2CO, contrat universitaire 2007 / 10301727.
- Arfi, R., Baklouti, M., Bettarel, Y., Blanchot, J., Bouvier, T., Bouvy, M., Carré, C., Champalbert, G., Charpy, L., Chevalier, C., Corbin, D., Devenon, J.L., Garcia, N., Got, P., Langlade, M.J., Leboulanger, C., Lopé, J.C., Montel, Y., Pagano, M., Rodier, M., Rabenevanana, M.W., Raimbault, P., Rougier, G., Sarazin, G. 2007. Impact des changements climatiques et anthropiques sur les flux trophiques du Grand Récif de Toliara, Madagascar (No. Rapport final). (ICAR - GRT). Atelier de saison sèche. Contrat universitaire 2006 / 10301726.

- Avendaño-Ibarra, R., Godínez-Domínguez, E., Aceves-Medina, G., González-Rodríguez, E., Trasviña, A. 2013. Fish Larvae Response to Biophysical Changes in the Gulf of California, Mexico (Winter-Summer). *Journal of Marine Biology*. 2013, 1–17.
- Bailey, K.M., Nakata, H., Van der Veer, H.W. 2005. The Planktonic Stages of Flatfishes: Physical and Biological Interactions in Transport Processes, in: Gibson, R.N. (Ed.), *Flatfishes*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, pp. 94–119.
- Baker, D.G.L., Eddy, T.D., McIver, R., Schmidt, A.L., Thériault, M.-H., Boudreau, M., Courtenay, S.C., Lotze, H.K. 2016. Comparative analysis of different survey methods for monitoring fish assemblages in coastal habitats. *PeerJ*. 4, e1832.
- Banks, S.A., Skilleter, G.A., Possingham, H.P. 2005. Intertidal habitat conservation: identifying conservation targets in the absence of detailed biological information. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 15, 271–288.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P. 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience*. 51, 633–641.
- Berenshtein, I., Paris, C.B., Gildor, H., Fredj, E., Amitai, Y., Lapidot, O., Kiflawi, M. 2018. Auto-correlated directional swimming can enhance settlement success and connectivity in fish larvae. *Journal of Theoretical Biology*. 439, 76–85.
- Blaxter, M. 2016. Imagining Sisyphus happy: DNA barcoding and the unnamed majority. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 371, 20150329.
- Borsa, P., Durand, J.-D., Chen, W.-J., Hubert, N., Muths, D., Mou-Tham, G., Kulbicki, M. 2016. Comparative phylogeography of the western Indian Ocean reef fauna. *Acta Oecologica., Îles Éparses (French Scattered Islands, SW Indian Ocean) as reference ecosystems for environmental research*. 72, 72–86.
- Breiman, L., Cutler, A., Liaw, A., Wiener, M. 2018. Breiman and Cutler’s Random Forests for Classification and Regression.
- Briot, L. 2012. Etude de l’activité de capture de post-larves dans les îles de l’océan Indien occidental. Université Sciences et Techniques : Montpellier, Banyuls-sur-mer : IRD.

- Brodeur, R., Peterson, W., Auth, T., Soulen, H., Parnel, M., Emerson, A. 2008. Abundance and diversity of coastal fish larvae as indicators of recent changes in ocean and climate conditions in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series*. 366, 187–202.
- Bruggemann, J.H., Rodier, M., Guillaume, M.M.M., Andréfouët, S., Arfi, R., Cinner, J.E., Pichon, M., Ramahatratra, 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, 47.
- Burgess, S.C., Kingsford, M.J., Black, K.P. 2007. Influence of tidal eddies and wind on the distribution of presettlement fishes around One Tree Island, Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*. 341, 233–242.
- Campbell, S.J., Kartawijaya, T., Sabarini, E. 2011. Connectivity in reef fish assemblages between seagrass and coral reef habitats. *Aquatic Biology*. 13, 65–77.
- Carassou, L., Le Borgne, R., Rolland, E., Ponton, D. 2010. Spatial and temporal distribution of zooplankton related to the environmental conditions in the coral reef lagoon of New Caledonia, Southwest Pacific. *Marine Pollution Bulletin*, New Caledonia tropical lagoons: an overview of multidisciplinary investigations 61, 367–374.
- Carassou, L., Ponton, D., Mellin, C., Galzin, R. 2008. Predicting the structure of larval fish assemblages by a hierarchical classification of meteorological and water column forcing factors. *Coral Reefs*. 27, 867–880.
- Chassot, E., Bonhommeau, S., Dulvy, N.K., Mélin, F., Watson, R., Gascuel, D., Pape, O.L. 2010. Global marine primary production constrains fisheries catches. *Ecology Letters*. 13, 495–505.
- Chen, L.-C., Lan, K.-W., Chang, Y., Chen, W.-Y. 2018. Summer Assemblages and Biodiversity of Larval Fish Associated with Hydrography in the Northern South China Sea. *Marine and Coastal Fisheries*. 10, 467–480.
- Chevalier, C., Devenon, J.-L., Rougier, G., Blanchot, J. 2015. Hydrodynamics of the Toliara Reef Lagoon (Madagascar): Example of a Lagoon Influenced by Waves and Tides. *Journal of Coastal Research*. 31, 1403–1416.
- Cho, H.J. 2007. Effects of Prevailing Winds on Turbidity of a Shallow Estuary. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 4, 185–192.
- Chong-Seng, K.M., Nash, K.L., Bellwood, D.R., Graham, N.A.J. 2014. Macroalgal herbivory on recovering versus degrading coral reefs. *Coral Reefs*. 33, 409–419.

- Cinner, J.E. 2011. Social-ecological traps in reef fisheries. *Global Environmental Change*, Symposium on Social Theory and the Environment in the New World (dis)Order 21, 835–839.
- Cione, J.J., Molina, P., Kaplan, J., Black, P.G. 2000. SST time series directly under tropical cyclones: Observations and implications. Presented at the Preprint 24th Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology. Fort Lauderdale, FL, Amer. Meteor. Soc., 1A.1.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., Laboratory, P.M. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd ed. ed. Natural Environment Research Council: Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B.J.A., Nagelkerken, I., van der Velde, G. 2002. Post-settlement Life Cycle Migration Patterns and Habitat Preference of Coral Reef Fish that use Seagrass and Mangrove Habitats as Nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55, 309–321.
- Collet, A., Ponton, D., Valade, P., Durand, J.D., Jaonalison, H., Mahafina, J. 2015. DNA barcoding of reef fish postlarvae as a tool for investigating fish biodiversity off La Réunion Island, SW Indian Ocean. Ninth Scientific Symposia of WIOMSA. Wild Coast Sun, Port Edward, South Africa.
- Collet, A., Durand, J.-D., Desmarais, E., Cerqueira, F., Cantinelli, T., Valade, P., Ponton, D. 2018. DNA barcoding post-larvae can improve the knowledge about fish biodiversity: an example from La Reunion, SW Indian Ocean. *Mitochondrial DNA Part A*. 29, 905–918.
- Collins, R.A., Cruickshank, R.H. 2013. The seven deadly sins of DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*. 13, 969–975.
- Connolly, R. 1994. Comparison of fish catches from a buoyant pop net and a beach seine net in a shallow seagrass habitat. *Marine Ecology Progress Series*. 109, 305–309.
- Cooke, A., Ratomahenina, Ranaivosoin, E., Razafindraibe, H. 2000. Madagascar, in: *Seas at the Millennium: An Environmental Evaluation: 2. Regional Chapters: The Indian Ocean to The Pacific*. Sheppard C R C, Pergamon, Amsterdam, pp. 113–131.
- Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., Werner, F. 2007. Population Connectivity in Marine Systems: An Overview. *Oceanography*. 20, 14–21.
- Cowen, R.K., Sale, P.F. 2002. Larval Dispersal and Retention and Consequences for Population Connectivity, in: *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. pp. 149–170.

- Criscoli, A., Carpentieri, P., Colloca, F., Belluscio, A., Ardizzone, G. 2017. Identification and Characterization of Nursery Areas of Red Mullet *Mullus barbatus* in the Central Tyrrhenian Sea. *Marine and Coastal Fisheries*. 9, 203–215.
- Dare, R.A., McBride, J.L. 2011. Sea Surface Temperature Response to Tropical Cyclones. *Monthly Weather Review*. 139, 3798–3808.
- Darst, B.F., Malecki, K.C., Engelman, C.D. 2018. Using recursive feature elimination in random forest to account for correlated variables in high dimensional data. *BMC Genetics*. 19, 65.
- de la Torre-Castro, M., Björk, M., Eklöf, J., Rönnbäck, P. 2008. Seagrass Importance in Food Provisioning Services: Fish Stomach Content as a Link between Seagrass Meadows and Local Fisheries. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*. 7, 95–110.
- de la Torre-Castro, M., Di Carlo, G., Jiddawi, N.S. 2014. Seagrass importance for a small-scale fishery in the tropics: The need for seascape management. *Marine Pollution Bulletin*., Seagrass meadows in a globally changing environment 83, 398–407.
- Dufour, V. 1992. Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons (thesis). Université Pierre & Marie Curie, Paris-France.
- Dumas, P., Bertaud, A., Peignon, C., Léopold, M., Pelletier, D. 2009. A “quick and clean” photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 368, 161–168.
- Eklöf, J.S., de la Torre Castro, M., Adelsköld, L., Jiddawi, N.S., Kautsky, N. 2005. Differences in macrofaunal and seagrass assemblages in seagrass beds with and without seaweed farms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*., Science for management in the western Indian Ocean 63, 385–396.
- Ellis, N., Smith, S.J., Pitcher, C.R. 2012. Gradient forests: calculating importance gradients on physical predictors. *Ecology*. 93, 156–168.
- Emanuel, K. 2001. Contribution of tropical cyclones to meridional heat transport by the oceans. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 106, 14771–14781.
- ESR. 2009. OSCAR third degree resolution ocean surface currents Ver. 1. PO.DAAC, CA, USA. Dataset accessed [2016-04-04] at <http://dx.doi.org/10.5067/OSCAR-03D01>.
- Falfán-Vázquez, E., Ordóñez-López, U., Órnelas-Roa, M. 2008. Spatial variation of Snapper and Grouper larvae in Yucatan Shelf. *Hidrobiológica*. 18, 69–76.
- Ferrier, S., Guisan, A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*. 43, 393–404.



- Fiorentino, F., Badalamenti, F., D'Anna, G., Garofalo, G., Gianguzza, P., Gristina, M., Pipitone, C., Rizzo, P., Fortibuoni, T. 2008. Changes in spawning-stock structure and recruitment pattern of red mullet, *Mullus barbatus*, after a trawl ban in the Gulf of Castellammare (central Mediterranean Sea). *ICES Journal of Marine Science*. 65, 1175–1183.
- Fisher, R. 2005. Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. *Marine Ecology Progress Series*. 285, 223–232.
- Fleishman, E., Yen, J.D.L., Thomson, J.R., Mac Nally, R., Dobkin, D.S., Leu, M. 2018. Identifying spatially and temporally transferrable surrogate measures of species richness. *Ecological Indicators*. 84, 470–478.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35, 557–581.
- França, S., Cabral, H.N. 2015. Predicting fish species richness in estuaries: Which modelling technique to use?. *Environmental Modelling & Software*. 66, 17–26.
- França, S., Vasconcelos, R.P., Fonseca, V.F., Tanner, S.E., Reis-Santos, P., Costa, M.J., Cabral, H.N. 2012. Predicting fish community properties within estuaries: Influence of habitat type and other environmental features. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 107, 22–31.
- Francis, M.P., Morrison, M.A., Leathwick, J., Walsh, C. 2011. Predicting patterns of richness, occurrence and abundance of small fish in New Zealand estuaries. *Marine and Freshwater Research*. 62, 1327–1341.
- Francis, M.P., Morrison, M.A., Leathwick, J., Walsh, C., Middleton, C. 2005. Predictive models of small fish presence and abundance in northern New Zealand harbours. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 64, 419–435.
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P. 2006. Fish assemblages in different shallow water habitats of the Venice Lagoon, in: Martens, K., Queiroga, H., Cunha, M.R., Cunha, A., Moreira, M.H., Quintino, V., Rodrigues, A.M., Seroôdio, J., Warwick, R.M. (Eds.), *Marine Biodiversity: Patterns and Processes, Assessment, Threats, Management and Conservation, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 159–174.
- Frantine-Silva, W., Sofia, S.H., Orsi, M.L., Almeida, F.S. 2015. DNA barcoding of freshwater ichthyoplankton in the Neotropics as a tool for ecological monitoring. *Molecular Ecology Resources*. 15, 1226–1237.

- Fricke, R., Mahafina, J., Behivoke, F., Jaonalison, H., Léopold, M., Ponton, D. 2018. Annotated checklist of the fishes of Madagascar, southwestern Indian Ocean, with 158 new records 432.
- Fujii, K., Doi, H., Matsuoka, S., Nagano, M., Sato, H., Yamanaka, H. 2019. Environmental DNA metabarcoding for fish community analysis in backwater lakes: A comparison of capture methods. *PLOS ONE*. 14, e0210357.
- Genuer, R., Poggi, J.-M., Tuleau-Malot, C. 2010. Variable selection using random forests. *Pattern Recognition Letters*. 31, 2225–2236.
- Grande, H., Rezende, S. de M., Simon, T.E., Félix-Hackradt, F.C., García-Charton, J.A., Maida, M., Gaspar, A.L.B., Francini-Filho, R.B., Fredou, T., Ferreira, B.P. 2018. Diversity of settlement-stage reef fishes captured by light-trap in a tropical south-west Atlantic Ocean coastal reef system. *Journal of Fish Biology*. 210–222.
- Gray, C.A., Chick, R.C., McElligott, D.J. 1998. Diel Changes in Assemblages of Fishes Associated with Shallow Seagrass and Bare Sand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 46, 849–859.
- Grignon, J. 2010. Capture et Culture des postlarves pour le réensemencement en poissons des récifs coralliens de l'île de Viti Levu aux Fidji (Doctorat). Université de Perpignan Via Domatia et de l'Université de Pacifique Sud, Fidji.
- Grorud-Colvert, K., Sponaugle, S. 2009. Larval supply and juvenile recruitment of coral reef fishes to marine reserves and non-reserves of the upper Florida Keys, USA. *Marine Biology*. 156, 277–288.
- Guyon, I., Elisseeff, A. 2003. An Introduction to Variable and Feature Selection. *Journal of Machine Learning Research*. 3, 1157–1182.
- Hamer, P.A., Jenkins, G.P. 1997. Larval supply and short-term recruitment of a temperate zone demersal fish, the King George whiting, *Sillaginodes punctata* Cuvier and Valenciennés, to an embayment in south-eastern Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 208, 197–214.
- Hantanirina, J.M.O., Benbow, S. 2013. Diversity and coverage of seagrass ecosystems in south-west Madagascar. *African Journal of Marine Science*. 35, 291–297.
- Harmelin-Vivien, M.L. 1978. Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar): Ecologie et relations trophiques (Thèse de Doctorat). Université Aix-Marseille II, France.

- Harmelin-Vivien, M.L. 1989. Reef Fish Community Structure: An Indo-Pacific Comparison, in: Harmelin-Vivien, M.L., Bourlière, F. (Eds.), *Vertebrates in Complex Tropical Systems*. Springer New York, New York, NY, pp. 21–60.
- Harris, S.A., Cyrus, D.P., Beckley, L.E. 2001. Horizontal Trends in Larval Fish Diversity and Abundance Along an Ocean-Estuarine Gradient on the Northern KwaZulu-Natal Coast, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 53, 221–235.
- Healey, A.J.E., McKeown, N.J., Taylor, A.L., Provan, J., Sauer, W., Gouws, G., Shaw, P.W. 2018. Cryptic species and parallel genetic structuring in Lethrinid fish: Implications for conservation and management in the southwest Indian Ocean. *Ecology and Evolution*. 8, 2182–2195.
- Hickford, M., Schiel, D. 1999. Evaluation of the performance of light traps for sampling fish larvae in inshore temperate waters. *Marine Ecology Progress Series*. 186, 293–302.
- Hoareau, T.B., Boissin, E., Berrebi, P. 2012. Evolutionary history of a widespread Indo-Pacific goby: the role of Pleistocene sea-level changes on demographic contraction/expansion dynamics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 62, 566–572.
- 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, e65735.
- Hsieh, C., Reiss, C., Watson, W., Allen, M.J., Hunter, J.R., Lea, R.N., Rosenblatt, R.H., Smith, P.E., Sugihara, G. 2005. A comparison of long-term trends and variability in populations of larvae of exploited and unexploited fishes in the Southern California region: A community approach. *Progress in Oceanography*. 67, 160–185.
- Hsieh, H.Y., Lo, W.T., Liu, D.C., Su, W.C. 2010. Influence of hydrographic features on larval fish distribution during the south-westerly monsoon in the waters of Taiwan, western North Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*. 76, 2521–2539.
- Huebert, K.B., Cowen, R.K., Sponaugle, S. 2011. Vertical migrations of reef fish larvae in the Straits of Florida and effects on larval transport. *Limnology and Oceanography*. 56, 1653–1666.
- Huijbers, C.M., Nagelkerken, I., Debrot, A.O., Jongejans, E. 2013. Geographic coupling of juvenile and adult habitat shapes spatial population dynamics of a coral reef fish. *Ecology*. 94, 1859–1870.
- Huijbers, C.M., Nagelkerken, I., Layman, C.A. 2015. Fish movement from nursery bays to coral reefs: a matter of size?. *Hydrobiologia*. 750, 89–101.

- Hutomo, M., Moosa, M.K. 2005. Indonesian marine and coastal biodiversity: Present status. *INDIAN J. MAR. SCI.* 34, 10.
- Hyndes, G.A., Francour, P., Guidetti, P., Heck, K.L., Jenkins, G. 2018. The Roles of Seagrasses in Structuring Associated Fish Assemblages and Fisheries, in: Larkum, A.W.D., Kendrick, G.A., Ralph, P.J. (Eds.), *Seagrasses of Australia*. Springer International Publishing, Cham, pp. 589–627.
- INSTAT, ICF, M. 2010. Enquête Démographique et de Santé de Madagascar 2008-2009. INSTAT et ICF Macro, Antananarivo, Madagascar.
- IOTC, S.C. 2009. Madagascar National Report (Meeting documents No. IOTC-2009-SC-INF04).
- Irisson, J.-O., Guigand, C., Paris, C.B. 2009. Detection and quantification of marine larvae orientation in the pelagic environment. *Limnology and Oceanography: Methods*. 7, 664–672.
- Jackson, E.L., Rowden, A.A., Attrill, M.J., Bossey, S.J., Jones, M.B. 2001. The importance of seagrass beds as a habitat for fishery species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 39, 269–303.
- Jackson, J.B., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*. 293, 629–637.
- Jallerat, T. 2016. Potentiel des images du satellite Sentinel-2A pour le suivi de la turbidité dans la région de Toliara, au sud-ouest de Madagascar. First year of Master RNET report, University of la Réunion.
- James, M.K., Armsworth, P.R., Mason, L.B., Bode, L. 2002. The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns.. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 269, 2079–2086.
- Jaonalison, H. 2014. Structure des assemblages des Post-larves de poissons récifaux du Sud-ouest de Madagascar : Cas de Nosy Ve (Anakao) et le Grand récif de Toliara (Rapport de stage Master II). Institut Halieutique et des Sciences Marines, Toliara-Madagascar.
- Jaonalison, H., Mahafina, J., Valade, P., Durand, J.-D., Collet, A., Ponton, D. 2015b. Biodiversity of fish post-larvae in SW Madagascar'. 9th WIOMSA Scientific Symposium, Eastern Cape, South Africa.

- Jaonalison, H., Durand, J.-D., Mahafina, J., Demarc, H., Teichert, N., Ponton, D. soumis. Predicting abundance and species richness of presettlement tropical fishes using Random Forest algorithms. *Marine Ecology Progress Series*.
- Jaonalison, H., Mahafina, J., Ponton, D. 2016. Fish post-larvae assemblages at two contrasted coral reef habitats in southwest Madagascar. *Regional Studies in Marine Science*. 6, 62–74.
- Jenkins, G.P., Black, K.P., Keough, M.J. 1999. The role of passive transport and the influence of vertical migration on the pre-settlement distribution of a temperate, demersal fish: numerical model predictions compared with field sampling. *Marine Ecology Progress Series*. 184, 259–271.
- Jenkins, G.P., Edgar, G.J., May, H.M.A., Shaw, C. 1993. Ecological basis for parallel declines in seagrass habitat and catches of commercial fish in western Port Bay, Victoria. *Bureau of Resource Sciences Proceedings*. 125–136.
- Jenkins, G.P., King, D. 2006. Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia*. 147, 641–649.
- JPL MUR MEaSURES Project. 2010. GHRSSST Level 4 MUR Global Foundation Sea Surface Temperature Analysis Ver. 2. PO.DAAC, CA, USA. Dataset accessed [2018-07-25] at <http://dx.doi.org/10.5067/GHGMR-4FJ01>.
- Juncker, M. 2007. Young Coral reef fish of Wallis and the Central Pacific: identification guide, Wallis and Futuna-Environment. ed. Wallis and Futuna- Environment. Wallis and Futuna. 170pp.
- Kimirei, I.A., Nagelkerken, I., Griffioen, B., Wagner, C., Mgaya, Y.D. 2011. Ontogenetic habitat use by mangrove/seagrass-associated coral reef fishes shows flexibility in time and space. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 92, 47–58.
- Kingsford, M., Finn, M. 1997. The influence of phase of the moon and physical processes on the input of presettlement fishes to coral reefs. *Journal of Fish Biology*. 51, 176–205.
- Klemas, V. 2012. Remote sensing of environmental indicators of potential fish aggregation: An overview. *Baltica*. 25, 99–112.
- Knudby, A., Brenning, A., LeDrew, E. 2010. New approaches to modelling fish–habitat relationships. *Ecological Modelling*. 221, 503–511.
- Ko, H.-L., Wang, Y.-T., Chiu, T.-S., Lee, M.-A., Leu, M.-Y., Chang, K.-Z., Chen, W.-Y., Shao, K.-T. 2013. Evaluating the Accuracy of Morphological Identification of Larval Fishes by Applying DNA Barcoding. *PLoS ONE*. 8, e53451.

- Koehl, M., Strother, J., Reidenbach, M., Koseff, J., Hadfield, M. 2007. Individual-based model of larval transport to coral reefs in turbulent, wave-driven flow: behavioral responses to dissolved settlement inducer. *Marine Ecology Progress Series*. 335, 1–18.
- Kohler, K.E., Gill, S.M. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*. 32, 1259–1269.
- Koslow, J.A., Davison, P.C. 2016. Productivity and biomass of fishes in the California Current Large Marine Ecosystem: Comparison of fishery-dependent and -independent time series. *Environmental Development*, Thematic Issue - Ecosystem Based Management of Large Marine Ecosystems 17, 23–32.
- Koslow, J.A., Goericke, R., Watson, W. 2013. Fish assemblages in the Southern California Current: relationships with climate, 1951–2008. *Fisheries Oceanography*. 22, 207–219.
- Koslow, J.A., Wright, M. 2016. Ichthyoplankton sampling design to monitor marine fish populations and communities. *Marine Policy*. 68, 55–64.
- Kuhn, M. 2019. Classification and Regression Training.
- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Mol Biol Evol*. 33, 1870–1874.
- Laroche, J., Ramanarivo, N. 1995. A preliminary survey of the artisanal fishery on coral reefs of the Tulear Region (southwest Madagascar). *Coral Reefs*. 14, 193–200.
- Laroche, J., Razanoelisoa, J., Fauroux, E., Rabenevanana, M.W. 1997. The reef fisheries surrounding the south-west coastal cities of Madagascar. *Fisheries Management and Ecology*. 4, 285–299.
- Latombe, G., McGeoch, M.A., Nipperess, D., Hui, C. 2018. zetadiv: an R package for computing compositional change across multiple sites, assemblages or cases. *bioRxiv*. 324897.
- Le Borgne, R., Blanchot, J., Charpy, L. 1989. Zooplankton of tikehau atoll (Tuamotu archipelago) and its relationship to particulate matter. *Marine Biology*. 102, 341–353.
- Le Manach, F., Gough, C., Harris, A., Humber, F., Harper, S., Zeller, D. 2012. Unreported fishing, hungry people and political turmoil: the recipe for a food security crisis in Madagascar?. *Marine Policy*. 36, 218–225.
- Leathwick, J.R., Elith, J., Francis, M.P., Hastie, T., Taylor, P. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series*. 321, 267–281.

- Legendre, P., Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. 129, 271–280.
- Leis, J. 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Marine Ecology Progress Series*. 347, 185–193.
- Leis, J.M. 2015. Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981. *Ichthyological Research*. 62, 9–28.
- Leis, J.M., Carson-Ewart, B.M. 2004. The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: an identification guide to marine fish larvae, 2nd ed. ed. Leiden ; Boston : Brill.
- Lepoint, G., Frédérick, 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). *SCI. MAR*. 72, 109–117.
- Levin, P.S., Chiasson, W., Green, J.M. 1997. Geographic differences in recruitment and population structure of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series*. 161, 23–35.
- Liaw, A., Wiener, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R news*. 2, 18–22.
- Lin, I., Liu, W.T., Wu, C.-C., Wong, G.T.F., Hu, C., Chen, Z., Liang, W.-D., Yang, Y., Liu, K.-K. 2003. New evidence for enhanced ocean primary production triggered by tropical cyclone. *Geophysical Research Letters*. 30, 1718.
- Lindquist, D.C., Shaw, R.F. 2005. Effects of current speed and turbidity on stationary light-trap catches of larval and juvenile fishes. *Fishery Bulletin*. 103, 438–444.
- Lockwood, S.J., Nichols, J.H., Dawson, W.A. 1981. The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus* L.) spawning stock size by plankton survey. *Journal of Plankton Research*. 3, 217–233.
- Maamaatuaiahutapu, M., Remoissenet, G., Galzin, R. 2006. Guide d'identification des larves de poissons récifaux de Polynésie française, Téthys. ed. Coral Reef Initiative for the south Pacific. 108pp.
- Mahafina, J. 2011. Perception et comportement des pêcheurs pour une gestion durable de la biodiversité et de la pêche récifale du Sud-Ouest de Madagascar (Thèse de Doctorat en Cotutelle). Université de La Réunion et Université de Toliara, Madagascar.
- Mahafina, J., Lecaillon, G., Chabanet, P., Ralijaona, C., Ranaivomanana, L.N.J., Bosc, P., Ferraris, J. 2009. Capture & Culture of Post-larval fish: A possible alternative to overexploitation of artisanal fisheries in Toliara (Madagascar)?

- Marchetti, M.P., Esteban, E., Limm, M., Kurth, R. 2004. Evaluating Aspects of Larval Light Trap Bias and Specificity in the Northern Sacramento River System: Do Size and Color Matter?. *American Fisheries Society Symposium*. 39, 269–279.
- Martin, V.T. 2011. Identification des paramètres de survie des post-larves de poissons récifaux issus de la PCC - “Post-larvae Capture and Culture” (Rapport de stage Master II). Institut Halieutique et des Sciences Marines, Institut Halieutique et des Sciences Marines.
- Mavruk, S., Bengil, F., Yüksek, A., Özyurt, C.E., Kiyaga, V.B., Avşar, D. 2018. Intra-annual patterns of coastal larval fish assemblages along environmental gradients in the northeastern Mediterranean. *Fisheries Oceanography*. 27, 232–245.
- McLaren, I.A., Avendaño, P. 1995. Prey field and diet of larval cod on Western Bank, Scotian Shelf. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52, 448–463.
- McMahon, K.W., Berumen, M.L., Thorrold, S.R. 2012. Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109, 15372–15376.
- MEF. 2009. Fourth National Report on Biological Diversity Convention Madagascar. Ministry of Environment and Forests, Antananarivo, Madagascar.
- Meissner, T., Wentz, F.J. 2016. Remote Sensing Systems SMAP Ocean Surface Salinities [Level 3 Running 8-day]. Version 2.0 validated release. Remote Sensing Systems, Santa Rosa, CA, USA at doi: 10.5067/SMP20-3SPCS.
- Melià, P., Schiavina, M., Rossetto, M., Gatto, M., Frascetti, S., Casagrandi, R. 2016. Looking for hotspots of marine metacommunity connectivity: a methodological framework. *Scientific Reports*. 6, 23705.
- Meredith, C., Hoffman, J., Trebitz, A., Peterson, G., Lietz, J., Hatzenbuehler, C., Pilgrim, E., Okum, S., Martinson, J. 2017. Development of DNA-based Identification methods to track the species composition of fish larvae within nearshore areas of the Great Lakes.
- Meredith, M. 2019. Quick and Dirty Estimates for Wildlife Populations.
- Météo France Océan Indien. 2017. Bilan des activités cycloniques - bassin Sud-ouest de l’Océan Indien [WWW Document]. Météo France. URL <http://www.cycloneoi.com/archives-blog/cyclone/2016-2017-une-nouvelle-saison-cyclonique-peu-active.html> (accessed 5.2.18).
- Miethe, T., Dytham, C., Dieckmann, U., Pitchford, J.W. 2010. Marine reserves and the evolutionary effects of fishing on size at maturation. *ICES Journal of Marine Science*. 67, 412–425.



- Miya, M., Sato, Y., Fukunaga, T., Sado, T., Poulsen, J.Y., Sato, K., Minamoto, T., Yamamoto, S., Yamanaka, H., Araki, H., Kondoh, M., Iwasaki, W. 2015. MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science*. 2, 150088.
- Morsink, K. 2018. Hurricanes, Typhoons, and Cyclones [WWW Document]. *Smithsonian Ocean*. URL <http://ocean.si.edu/planet-ocean/waves-storms-tsunamis/hurricanes-typhoons-and-cyclones> (accessed 5.28.19).
- Moser, H.G., Watson, W. 1990. Distribution and abundance of early life history stages of the California halibut, *Paralichthys californicus* and comparisons with the fantail sole, *Xystreureys liolepis*. *Fishery Bulletin*. 174, 31–84.
- Murphy, M.A., Evans, J.S., Storfer, A. 2010. Quantifying *Bufo boreas* connectivity in Yellowstone National Park with landscape genetics. *Ecology*. 91, 252–261.
- Nagelkerken, I., Kleijnen, S., Klop, T., van den Brand, R., de la Morinière, E., van der Velde, G. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*. 214, 225–235.
- NASA Ocean Biology Processing Group. 2017. MODIS-Aqua Level 3 Mapped Chlorophyll Data Version R2018.0. doi:10.5067/AQUA/MODIS/L3M/CHL/2018
- Nichols, J.H., Bennett, D.B., Symonds, D.J., Grainger, R. 1987. Estimation of the stock size of adult *Nephrops norvegicus* (L.) from larvae surveys in the western Irish Sea in 1982. *Journal of Natural History*. 21, 1433–1450.
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., Uriarte, A., Boët, P. 2010. Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 86, 137–147.
- Njagi, K.A. 2013. Factors Affecting Profitability of Fish Farming Under Economic Stimulus Programme in Tigania East District, Meru County, Kenya. *IOSR Journal of Business and Management*. 15, 25–36.
- Nordlund, L.M., Unsworth, R.K.F., Gullström, M., Cullen-Unsworth, L.C. 2018. Global significance of seagrass fishery activity. *Fish and Fisheries*. 19, 399–412.
- Ntiba, M.J., Jaccarini, V. 1990. Gonad maturation and spawning times of *Siganus sutor* off the Kenya coast: evidence for definite spawning seasons in atropical fish. *Journal of Fish Biology*. 37, 315–325.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H. 2019. Community Ecology Package.
- Olivar, M.P., Emelianov, M., Villate, F., Uriarte, I., Maynou, F., Álvarez, I., Morote, E. 2010. The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fisheries Oceanography*. 19, 209–229.
- Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L. 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience*. 56, 987–996.
- Owen, R.W., Lo, N.C.H., Butler, J.L., Theilacker, G.H., Alvariño, A., Hunter, J.R., Watanabe, Y. 1989. Spawning and Survival Patterns of Larval Northern Anchovy, *Engraulis mordax*, in Contrasting Environments-A Site-Intensive Study. *Fishery bulletin* (Washington, D.C. : 1971). 87, 673–688.
- Paris, C.B., Cowen, R.K. 2004. Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae. *Limnology and Oceanography*. 49, 1964–1979.
- Parsley, M.J., Palmer, D.E., Burkhardt, R.W. 1989. Variation in Capture Efficiency of a Beach Seine for Small Fishes. *North American Journal of Fisheries Management*. 9, 239–244.
- Pegg, G.G., Sinclair, B., Briskey, L., Aspden, W.J. 2006. MtDNA barcode identification of fish larvae in the southern Great Barrier Reef – Australia. *Scientia Marina*. 70, 7–12.
- Pinheiro, H.T., Rocha, L.A., Macieira, R.M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A.B., Bender, M.G., Di Dario, F., Ferreira, C.E.L., Figueiredo-Filho, J., Francini-Filho, R., Gasparini, J.L., Joyeux, J.-C., Luiz, O.J., Mincarone, M.M., Moura, R.L., Nunes, J. de A.C.C., Quimbayo, J.P., Rosa, R.S., Sampaio, C.L.S., Sazima, I., Simon, T., Vila-Nova, D.A., Floeter, S.R. 2018. South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*. 24, 951–965.
- Ponton, D., Carassou, L., Raillard, S., Borsa, P. 2013. Geometric morphometrics as a tool for identifying emperor fish (Lethrinidae) larvae and juveniles. *Journal of Fish Biology*. 83, 14–27.
- Potts, J.M., Elith, J. 2006. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling*., *Predicting Species Distributions* 199, 153–163.

- Poulin, R. 1998. Comparison of Three Estimators of Species Richness in Parasite Component Communities. *The Journal of Parasitology*. 84, 485–490.
- Price, J.F., Morzel, J., Niiler, P.P. 2008. Warming of SST in the cool wake of a moving hurricane. *Journal of Geophysical Research*. 113, C07010. doi:10.1029/2007JC004393
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raharinaivo, L.R., Jaonalison, H., Mahafina, J., Ponton, D. soumis. Size at maturity of small-sized tropical fishes: a case study based on 166 species caught in seagrass beds in southwestern Madagascar. *Applied Ichthyology*.
- Rahoasa, N.H. 2018. Étude des activités d'exploitation des poissons d'ornements récifaux à Madagascar, cas de la région sud-ouest (Rapport de stage Master II). Institut Halieutique et des Sciences Marines, Institut Halieutique et des Sciences Marines.
- Rajae, T., Boroumand, A. 2015. Forecasting of chlorophyll-a concentrations in South San Francisco Bay using five different models. *Applied Ocean Research*. 53, 208–217.
- Ramahatratra F., (2014). 'La distribution des poissons herbivores et la pêche traditionnelle sur le Grand Récif de Toliara'. Institut Halieutique et des Sciences Marines. Toliara: Université de Toliara, p.127.
- Ramanantsoa, J.D., Krug, M., Penven, P., Rouault, M., Gula, J. 2018. Coastal upwelling south of Madagascar: Temporal and spatial variability. *Journal of Marine Systems*. 178, 29–37.
- Ranaivomanana, L.N.J. 2006. Identification des conditions d'appropriation de la gestion durable des ressources naturelles et des écosystèmes: cas du Grand Récif de Toliara. Université de Renne, Institut Halieutique et des Sciences Marines (IH.SM) Université de Toliara.
- Ratnasingham, S., Hebert, P.D.N. 2013. A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System. *PLOS ONE*. 8, e66213.
- Ravelohasina, H.B., Rasolofonirina, R., Mahafina, J., Jaonalison, H. 2017. Essay of *Siganus sutor* aquaculture in Madagascar: for promising alternative activity for traditional fishermen.
- Reid, K., Crochelet, E., Bloomer, P., Hoareau, T.B. 2016. Investigating the origin of vagrant dusky groupers, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), in coastal waters of Réunion Island. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 103, 98–103.
- Reynalte-Tataje, D.A., Nakatani, K., Fernandes, R., Agostinho, A.A., Bialetzki, A. 2011. Temporal distribution of ichthyoplankton in the Ivinhema River (Mato Grosso do Sul

- State/ Brazil): influence of environmental variables. *Neotropical Ichthyology*. 9, 427–436.
- Reynalte-Tataje, D.A., Zaniboni-Filho, E., Bialetzki, A., Agostinho, A.A. 2012. Temporal variability of fish larvae assemblages: influence of natural and anthropogenic disturbances. *Neotropical Ichthyology*. 10, 837–846.
- Roberts, C.M., Hawkins, J.P., Gell, F.R. 2005. The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 360, 123–132.
- Robertson, D.R., Green, D.G., Victor, B.C. 1988. Temporal Coupling of Production and Recruitment of Larvae of a Caribbean Reef Fish. *Ecology*. 69, 370–381.
- Roubeix, V., Daufresne, M., Argillier, C., Dublon, J., Maire, A., Nicolas, D., Raymond, J.-C., Danis, P.-A. 2017. Physico-chemical thresholds in the distribution of fish species among French lakes. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*. 418, 1–14.
- Rousseaux, C.S., Gregg, W.W. 2017. Forecasting Ocean Chlorophyll in the Equatorial Pacific. *Frontiers in Marine Science*. 4, 236.
- Schlaefer, J.A., Wolanski, E., Lambrechts, J., Kingsford, M.J. 2018. Wind Conditions on the Great Barrier Reef Influenced the Recruitment of Snapper (*Lutjanus carponotatus*). *Frontiers in Marine Science*. 5, 1–20.
- Semmens, B., Buhle, E., Salomon, A., Pattengill-Semmens, C. 2004. A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Marine Ecology Progress Series*. 266, 239–244.
- Shanks, A.L. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *The Biological Bulletin*. 216, 373–385.
- Short, R., Gurung, R., Rowcliffe, M., Hill, N., Milner-Gulland, E.J. 2018. The use of mosquito nets in fisheries: A global perspective. *PLOS ONE*. 13, e0191519.
- Smith, E.P., Van Belle, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*. 40, 119–129.
- Smith, J.A., Miskiewicz, A.G., Beckley, L.E., Everett, J.D., Garcia, V., Gray, C.A., Holliday, D., Jordan, A.R., Keane, J., Lara-Lopez, A., Leis, J.M., Matis, P.A., Muhling, B.A., Neira, F.J., Richardson, A.J., Smith, K.A., Swadling, K.M., Syahailatua, A., Taylor, M.D., van Ruth, P.D., Ward, T.M., Suthers, I.M. 2018. A database of marine larval fish assemblages in Australian temperate and subtropical waters. *Scientific Data*. 5, 180207.
- Sournia, A. 1972. Productivité primaire dans le canal de Mozambique. *Journal of the Marine Biological Association of India*. 14, 139–147.

- Sponaugle, S., Cowen, R.K. 1996. Nearshore patterns of coral reef fish larval supply to Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series*. 133, 13–28.
- Stearns, D., Holt, G., Forward, R., Pickering, P. 1994. Ontogeny of phototactic behavior in red drum larvae (*Sciaenidae*: *Sciaenops ocellatus*). *Marine Ecology Progress Series*. 104, 1–11.
- Steinke, D., Connell, A.D., Hebert, P.D.N. 2016. Linking adults and immatures of South African marine fishes. *Genome*. 59, 959–967.
- Syukur, A., Mahrus, Ar, S. 2016. The potential assessment environment friendly aquaculture of small-scale fishermen as a conservation strategy seagrass beds in coastal areas of Tanjung Luar East Lombok, Indonesia. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 4, 22–27.
- Syukur, A., Mahrus, M., Ar, S. 2015. Environmentally friendly fish farming and seagrass conservation as an instrument of economics development of small-scale fishermen in coastal waters of Tanjung Luar East Lombok. Presented at the International Seminar on Tropical Natural Resources, Mataram University, pp. 1–9.
- Syukur, A., Wardiatno, Y., Muchsin, I., Kamal, M.M. 2017. Threats to Seagrass Ecology and Indicators of the Importance of Seagrass Ecological Services in the Coastal Waters of East Lombok, Indonesia | Request PDF. *American journal of environmental sciences*. 13, 251–265.
- Takahashi, M., Watanabe, Y. 2004. Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Marine Ecology Progress Series*. 266, 227–238.
- Tricklebank, K.A., Jacoby, C.A., Montgomery, J.C. 1992. Composition, distribution and abundance of neustonic ichthyoplankton off northeastern New Zealand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 34, 263–275.
- Trivedi, S., Aloufi, A.A., Ansari, A.A., Ghosh, S.K. 2016. Role of DNA barcoding in marine biodiversity assessment and conservation: An update. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 23, 161–171.
- Tzeng, W.-N., Wang, Y.-T. 1993. Hydrography and distribution dynamics of larval and juvenile fishes in the coastal waters of the Tanshui River estuary, Taiwan, with reference to estuarine larval transport. *Marine Biology*. 116, 205–217.
- Unsworth, R., De León, P., Garrard, S., Jompa, J., Smith, D., Bell, J. 2008. High connectivity of Indo-Pacific seagrass fish assemblages with mangrove and coral reef habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 353, 213–224.

- Unsworth, R.K.F., Cullen, L.C. 2010. Recognising the necessity for Indo-Pacific seagrass conservation. *Conservation Letters*. 3, 63–73.
- Unsworth, R.K.F., Hinder, S.L., Bodger, O.G., Cullen-Unsworth, L.C. 2014. Food supply depends on seagrass meadows in the coral triangle. *Environmental Research Letters*. 9, 094005.
- Unsworth, R.K.F., Nordlund, L.M., Cullen-Unsworth, L.C. 2019. Seagrass meadows support global fisheries production. *Conservation Letters*. 12, e12566.
- Vasconcelos, R.P., Henriques, S., França, S., Pasquaud, S., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H.N. 2015. Global patterns and predictors of fish species richness in estuaries. *The Journal of Animal Ecology*. 84, 1331–1341.
- Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R., Hebert, P.D.N. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 360, 1847–1857.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106, 12377–12381.
- Weigt, L.A., Baldwin, C.C., Driskell, A., Smith, D.G., Ormos, A., Reyier, E.A. 2012. Using DNA Barcoding to Assess Caribbean Reef Fish Biodiversity: Expanding Taxonomic and Geographic Coverage. *PLOS ONE*. 7, e41059.
- Wentz, F.J., Ricciardulli, L., Gentemann, C., Meissner, T., Hilburn, K.A., Scott, J. 2013. Remote Sensing Systems Coriolis WindSat [Daily] Environmental Suite on 0.25 deg grid, Version 7.0.1. Remote Sensing Systems, Santa Rosa, CA.
- Wernberg, T., Smale, D.A., Tuya, F., Thomsen, M.S., Langlois, T.J., de Bettignies, T., Bennett, S., Rousseaux, C.S. 2013. An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climate Change*. 3, 78–82.
- Werner, F., Fröndt, R. 2015. Automated Purification of Genomic DNA from Tissue with the Macherey-Nagel NucleoMag® Tissue Kit on the epMotion® 5075. Application note. 365, 1–7.
- Wibowo, A., Wahlberg, N., Vasemägi, A. 2017. DNA barcoding of fish larvae reveals uncharacterised biodiversity in tropical peat swamps of New Guinea, Indonesia. *Marine and Freshwater Research*. 68, 1079.

- Wilson, D. 2001. Patterns of replenishment of coral-reef fishes in the nearshore waters of the San Blas Archipelago, Caribbean Panama. *Marine Biology*. 139, 735–753.
- Zemlak, T.S., Ward, R.D., Connell, A.D., Holmes, B.H., Hebert, P.D.N. 2009. DNA barcoding reveals overlooked marine fishes. *Molecular Ecology Resources*. 9 Suppl s1, 237–242.

## ANNEXES

**Annexe 1.1 :** Liste des spécimens barcodés avec succès dans le cadre du présent travail. Les informations concernant tous ces individus seront prochainement libres d'accès dans le groupe de données [DS-PhDJao] sous BOLD (<http://v4.boldsystems.org>). Le projet COLOR correspond aux post-larves capturées à l'aide de pièges lumineux durant la saison chaude 2014-2015, le projet RFSIO celles capturées durant les saisons chaudes 2016-2017 et 2017-2018, le projet IFBIO aux individus capturés à l'aide de sennes de fond durant ces mêmes saisons. Avec BIN : barcoding number, Long. Seq : longueur de la séquence CO1 obtenue (en nombre de paires de bases), le chiffre entre crochet indique le nombre de bases non identifiées dans la séquence.

Code Projet	Code dans BOLD	Code Echantillon	BIN	Long. Seq	Espèce	Engin
COLOR	COLOR001-15	M0000_011	BOLD:ABU8857	647[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR002-15	M0000_021	BOLD:AAF2723	650[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR003-15	M0101_011	BOLD:ACV9601	646[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR004-15	M0101_021	BOLD:AAB4091	650[0n]	<i>Dascyllus abudafur</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR005-15	M0101_031	BOLD:AAC2084	647[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR006-15	M0101_041	BOLD:ACV9383	584[0n]	<i>Enneapterygius</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR008-15	M0101_061	BOLD:AAC7599	647[1n]	<i>Parapriacanthus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR009-15	M0101_071	BOLD:AAB2685	647[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR010-15	M0101_072	BOLD:AAB2685	647[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR011-15	M0101_081	BOLD:AAB2685	647[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR012-15	M0101_091	BOLD:AAC2084	647[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR013-15	M0101_101	BOLD:AAF2723	647[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR014-15	M0101_102	BOLD:AAY3550	650[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR015-15	M0101_111	BOLD:AAB6988	650[0n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR017-15	M0101_122	BOLD:AAB4985	650[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR018-15	M0101_131	BOLD:AAD8454	647[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR019-15	M0101_141	BOLD:AAB0511	650[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR020-15	M0101_151	BOLD:ABU8857	647[0n]	<i>Apogonichthys perdix</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR021-15	M0101_161	BOLD:ACV6948	647[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR022-15	M0101_171	BOLD:AAJ8751	647[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR023-15	M0101_181	BOLD:ACV9601	647[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR024-15	M0101_191	BOLD:AAF8427	633[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR025-15	M0101_201	BOLD:AAF2723	650[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR026-15	M0101_211	BOLD:AAF8427	647[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR027-15	M0101_221	BOLD:AAJ1254	647[0n]	<i>Ostorhinchus flagelliferus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR028-15	M0101_231	BOLD:AAI8860	650[0n]	<i>Corythoichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR030-15	M0201_011	BOLD:AAE4046	634[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR032-15	M0201_031	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR033-15	M0201_041	BOLD:ACV9601	635[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR034-15	M0201_051	BOLD:AAB9564	635[0n]	<i>Cantherhines pardalis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR036-15	M0201_071	BOLD:AAB6438	626[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR037-15	M0201_081	BOLD:AAA9822	635[0n]	<i>Epinephelus areolatus</i>	Pièges lumineux



COLOR	COLOR038-15	M0201_091	BOLD:AAB3276	635[0n]	<i>Lutjanus gibbus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR039-15	M0201_101	BOLD:AAA6100	635[0n]	<i>Sphyraena barracuda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR040-15	M0201_111	BOLD:ADF5681	635[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR041-15	M0201_121	BOLD:AAD5116	659[0n]	<i>Ostorhinchus angustatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR043-15	M0201_141	BOLD:AAE4046	635[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR044-15	M0201_142	BOLD:AAE4046	650[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR046-15	M0201_152	BOLD:AAD3872	635[0n]	<i>Chaetodon guttatissimus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR048-15	M0201_162	BOLD:AAC6218	635[0n]	<i>Canthigaster bennetti</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR049-15	M0201_171	BOLD:AAF2723	633[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR050-15	M0201_181	BOLD:AAB2685	635[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR051-15	M0201_191	BOLD:AAB4985	635[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR053-15	M0201_211	BOLD:AAE4046	635[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR056-15	M0201_241	BOLD:AAF0628	635[0n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR058-15	M0201_251a	BOLD:AAF0628	650[1n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR060-15	M0201_253	BOLD:AAF0628	650[1n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR062-15	M0201_281	BOLD:AAB6438	635[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR063-15	M0201_291	BOLD:ACZ6203	634[0n]	<i>Pseudobalistes fuscus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR064-15	M0201_301	BOLD:ACZ6203	635[0n]	<i>Pseudobalistes fuscus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR065-15	M0202_011	BOLD:ACZ6203	650[0n]	<i>Pseudobalistes fuscus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR066-15	M0202_021	BOLD:AAB9166	650[0n]	<i>Ctenochaetus binotatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR067-15	M0202_031	BOLD:AAF8808	647[0n]	<i>Crossorhombus valderostratus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR068-15	M0202_041	BOLD:AAU3299	647[0n]	<i>Pseudochromis madagascariensis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR070-15	M0202_061	BOLD:AAI8860	650[0n]	<i>Corythoichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR071-15	M0202_071	BOLD:ACV6948	647[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR072-15	M0202_081	BOLD:ACF1984	633[0n]	<i>Amblyglyphidodon indicus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR073-15	M0202_091	BOLD:AAF8820	647[0n]	<i>Pempheris</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR075-15	M0202_111	BOLD:AAJ1709	647[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR078-15	M0202_141	BOLD:ACC5690	646[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR079-15	M0202_151	BOLD:AAY3550	650[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR081-15	M0202_171	BOLD:ACV9758	644[0n]	<i>Hypoatherina</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR082-15	M0202_181	BOLD:AAI8860	650[0n]	<i>Corythoichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR083-15	M0202_191	BOLD:AAU3299	634[0n]	<i>Pseudochromis madagascariensis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR084-15	M0202_192	BOLD:AAU3299	635[0n]	<i>Pseudochromis madagascariensis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR085-15	M0202_201	BOLD:AAC4543	638[5n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR086-15	M0202_211	BOLD:ACV9601	647[1n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR087-15	M0202_221	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR089-15	M0202_241	BOLD:AAB0511	645[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR091-15	M0202_251	BOLD:AAB0511	647[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR092-15	M0202_252	BOLD:AAB0511	646[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR094-15	M0202_261	BOLD:ACF0223	647[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR096-15	M0202_272	BOLD:AAB8858	646[0n]	<i>Epibulus insidiator</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR098-15	M0202_282	BOLD:AAE4046	650[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR099-15	M0202_283	BOLD:AAB8729	635[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR100-15	M0202_291	BOLD:AAA9362	646[0n]	<i>Acanthurus triostegus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR102-15	M0202_302	BOLD:AAI5395	638[1n]	<i>Gnatholepis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR103-15	M0202_311	BOLD:AAC4543	650[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR104-15	M0202_321	BOLD:ACZ6203	635[0n]	<i>Pseudobalistes fuscus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR105-15	M0202_331	BOLD:AAT9889	635[0n]	<i>Enneapterygius</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR106-15	M0202_341	BOLD:AAY3550	650[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR107-15	M0203_011	BOLD:ACV7999	647[0n]	Clupeidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR109-15	M0203_031	BOLD:AAB0584	647[0n]	<i>Caranx sexfasciatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR110-15	M0203_041	BOLD:AAY3550	650[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR113-15	M0203_071	BOLD:AAB9539	645[0n]	<i>Pomacentrus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR114-15	M0203_081	BOLD:ABU8857	647[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR116-15	M0203_101	BOLD:AAA6100	617[0n]	<i>Sphyraena barracuda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR117-15	M0203_111	BOLD:AAC8278	638[0n]	<i>Neoniphon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR118-15	M0203_121	BOLD:ACF0042	647[0n]	<i>Chromis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR119-15	M0203_131	BOLD:AAD8726	645[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR120-15	M0203_141	BOLD:ACV6948	645[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR121-15	M0203_151	BOLD:AAD8454	611[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR124-15	M0203_181	BOLD:AAL9262	615[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR125-15	M0203_191	BOLD:AAB2685	632[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR126-15	M0301_011	BOLD:AAE7640	634[0n]	<i>Carangoides ferdau</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR128-15	M0301_031	BOLD:AAC2887	633[0n]	<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR129-15	M0301_041	BOLD:ACV9758	618[0n]	<i>Hypoatherina</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR130-15	M0301_051	BOLD:AAC2084	647[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR131-15	M0301_061	BOLD:AAD5116	636[0n]	<i>Ostorhinchus angustatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR132-15	M0301_071	BOLD:AAB0511	592[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR133-15	M0301_081	BOLD:AAB6438	632[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR134-15	M0301_091	BOLD:AAC0458	632[0n]	<i>Chromis fieldi</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR135-15	M0301_101	BOLD:AAY3550	645[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR136-15	M0301_111	BOLD:AAD0579	639[0n]	<i>Hyporhamphus affinis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR137-15	M0301_121	BOLD:AAB4823	645[1n]	<i>Caesio</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR138-15	M0301_131	BOLD:AAB2685	614[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR139-15	M0301_141	BOLD:ACD1807	619[0n]	<i>Synodus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR140-15	M0301_151	BOLD:AAC7599	635[0n]	<i>Parapriacanthus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR141-15	M0301_161	BOLD:AAB6988	634[0n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR142-15	M0301_171	BOLD:ACC5690	638[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR143-15	M0301_181	BOLD:AAB4091	635[0n]	<i>Dascyllus abudafur</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR146-15	M0301_211	BOLD:AAD8726	635[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR148-15	M0301_231	BOLD:AAD4824	615[0n]	<i>Stethojulis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR150-15	M0301_251	BOLD:AAB3276	615[0n]	<i>Lutjanus gibbus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR151-15	M0302_011	BOLD:AAB4823	644[1n]	<i>Caesio</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR152-15	M0302_021	BOLD:AAC1635	631[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR153-15	M0302_031	BOLD:ACK8181	605[0n]	<i>Pomacanthus semicirculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR154-15	M0302_041	BOLD:AAC6467	638[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR155-15	M0302_051	BOLD:AAC6218	621[0n]	<i>Canthigaster bennetti</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR156-15	M0302_061	BOLD:ACC1190	592[0n]	<i>Canthigaster</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR157-15	M0302_071	BOLD:AAE4046	635[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR158-15	M0302_081	BOLD:AAB6556	609[0n]	<i>Siganus sutor</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR159-15	M0302_091	BOLD:AAB4823	615[1n]	<i>Caesio</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR160-15	M0302_101	BOLD:AAC7599	587[2n]	<i>Parapriacanthus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR161-15	M0302_111	BOLD:AAB8729	635[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR164-15	M0302_141	BOLD:AAC6467	635[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR165-15	M0302_151	BOLD:AAB2988	635[0n]	<i>Lactoria cornuta</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR167-15	M0302_171	BOLD:AAA5277	635[0n]	<i>Coryphaena hippurus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR168-15	M0302_181	BOLD:ACY6212	635[0n]	Platycephalidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR169-15	M0302_191	BOLD:ACY8539	635[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR170-15	M0302_201	BOLD:AAB6438	635[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR172-15	M0302_221	BOLD:ACW9154	635[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR173-15	M0302_231	BOLD:AAC1521	617[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR174-15	M0302_241	BOLD:AAC6467	635[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR175-15	M0302_251	BOLD:AAC2848	609[1n]	<i>Chaetodon melannotus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR178-15	M0302_281	BOLD:AAB6988	647[1n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR179-15	M0302_291	BOLD:AAB6234	647[0n]	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR180-15	M0302_301	BOLD:AAY3550	646[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR181-15	M0302_311	BOLD:ABU8857	592[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR182-15	M0302_321	BOLD:AAI4531	598[5n]	<i>Pseudalutarius</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR186-15	M0302_361	BOLD:AAE4046	632[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR187-15	M0302_371	BOLD:AAB6438	634[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR188-15	M0302_381	BOLD:AAB0511	647[2n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR189-15	M0302_391	BOLD:AAB0511	560[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR190-15	M0303_011	BOLD:AAI8860	617[0n]	<i>Corythoichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR191-15	M0303_021	BOLD:AAF0628	650[1n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR193-15	M0303_041	BOLD:AAD2206	566[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR195-15	M0303_061	BOLD:ACV9601	615[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR196-15	M0303_071	BOLD:AAF8427	590[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR197-15	M0303_081	BOLD:AAC6972	642[0n]	<i>Chromis tematensis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR198-15	M0303_091	BOLD:AAB9539	610[0n]	<i>Pomacentrus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR199-15	M0303_101	BOLD:AAB4091	529[0n]	<i>Dascyllus abudafur</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR200-15	M0303_111	BOLD:AAF2723	633[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR203-15	M0303_141	BOLD:AAY3550	630[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR204-15	M0303_151	BOLD:ACV6948	591[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR205-15	M0303_161	BOLD:AAE6131	618[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR207-15	M0303_181	BOLD:AAC4543	635[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR208-15	M0303_191	BOLD:AAA6100	635[0n]	<i>Sphyaena barracuda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR209-15	M0303_201	BOLD:AAD2857	657[0n]	<i>Arothron immaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR210-15	M0303_202	BOLD:AAB9202	611[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR211-15	M0303_211	BOLD:AAB6556	611[0n]	<i>Siganus sutor</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR212-15	M0303_221	BOLD:AAD2952	545[0n]	<i>Pomacentrus sulfureus</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR213-15	M0303_231	BOLD:AAY3550	646[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR214-15	M0303_241	BOLD:AAB4985	623[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR215-15	M0303_251	BOLD:AAC6467	634[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR217-15	M0401_021	BOLD:AAC4501	611[0n]	<i>Megalops cyprinoides</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR219-15	M0401_041	BOLD:AAB0511	611[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
COLOR	COLOR220-15	M0401_051	BOLD:AAB8394	611[0n]	<i>Zoramia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR222-15	M0401_071	BOLD:AAC4543	611[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR223-15	M0401_081	BOLD:ACZ1215	610[4n]	<i>Callionymus filamentosus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR224-15	M0401_091	BOLD:AAD8726	611[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR225-15	M0401_101	BOLD:ACD1807	611[0n]	<i>Synodus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR226-15	M0401_111	BOLD:ABU8857	610[1n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR227-15	M0401_121	BOLD:AAB8394	611[0n]	<i>Zoramia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR228-15	M0401_131	BOLD:ACV7958	611[0n]	Congridae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR230-15	M0401_151	BOLD:ACV9716	611[0n]	<i>Sphyaena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR231-15	M0401_161	BOLD:AAB2590	611[0n]	<i>Parupeneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR232-15	M0401_171	BOLD:AAB5978	611[0n]	<i>Parupeneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR233-15	M0401_181	BOLD:AAB4823	610[2n]	<i>Caesio</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR235-15	M0401_201	BOLD:AAD7114	611[0n]	<i>Dascyllus carneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR236-15	M0401_211	BOLD:AAF7731	610[0n]	<i>Lutjanus notatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR238-15	M0401_231	BOLD:AAD8726	611[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR239-15	M0401_241	BOLD:AAB8729	593[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR240-15	M0401_251	BOLD:AAB3788	635[0n]	<i>Zebrasoma scopas</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR241-15	M0401_261	BOLD:AAC1635	635[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR242-15	M0401_271	BOLD:AAC8278	635[0n]	<i>Neoniphon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR243-15	M0401_281	BOLD:AAD0474	635[0n]	<i>Balistoides viridescens</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR244-15	M0401_291	BOLD:AAB9202	611[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR245-15	M0401_301	BOLD:AAL9262	611[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR246-15	M0401_311	BOLD:ACV9601	611[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR247-15	M0401_321	BOLD:AAB9018	635[0n]	<i>Chromis atripectoralis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR248-15	M0401_331	BOLD:ACE8647	611[0n]	<i>Chaetodon bennetti</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR249-15	M0401_341	BOLD:AAB7462	611[0n]	<i>Gnathanodon speciosus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR250-15	M0401_351	BOLD:AAC2848	611[0n]	<i>Chaetodon melannotus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR251-15	M0401_361	BOLD:AAB3276	611[0n]	<i>Lutjanus gibbus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR252-15	M0401_371	BOLD:AAB8394	611[0n]	<i>Zoramia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR254-15	M0401_391	BOLD:AAL9262	611[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR255-15	M0401_401	BOLD:ACV7965	610[0n]	<i>Salarias</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR256-15	M0401_411	BOLD:AAB3424	626[0n]	<i>Sargocentron diadema</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR257-15	M0401_421	BOLD:AAD0579	611[0n]	<i>Hyporhamphus affinis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR258-15	M0401_431	BOLD:AAE1213	589[0n]	<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR259-15	M0401_441	BOLD:AAD2222	611[0n]	<i>Canthigaster</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR260-15	M0401_451	BOLD:AAB5966	611[0n]	<i>Dactyloptena</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR261-15	M0402_011	BOLD:ACV9382	611[0n]	Gobiidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR262-15	M0402_021	BOLD:AAC4543	635[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR263-15	M0402_031	BOLD:AAB7311	611[3n]	<i>Polydactylus malagasyensis</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR266-15	M0402_061	BOLD:ACV7999	611[0n]	Clupeidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR268-15	M0402_081	BOLD:AAC6467	606[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR270-15	M0402_101	BOLD:AAC1406	611[0n]	<i>Upeneus pori</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR271-15	M0402_111	BOLD:AAB5978	611[0n]	<i>Parupeneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR272-15	M0402_121	BOLD:AAY3550	632[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR273-15	M0402_131	BOLD:ACV7471	611[0n]	<i>Eleotris</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR274-15	M0402_141	BOLD:AAB3424	614[0n]	<i>Sargocentron diadema</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR275-15	M0402_151	BOLD:AAB3424	587[0n]	<i>Sargocentron diadema</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR276-15	M0402_161	BOLD:AAB2590	594[0n]	<i>Parupeneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR277-15	M0402_171	BOLD:ACF0223	611[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR278-15	M0402_181	BOLD:AAC1406	589[0n]	<i>Upeneus pori</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR279-15	M0402_191	BOLD:AAD7114	611[0n]	<i>Dascyllus carneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR280-15	M0402_201	BOLD:AAA9362	657[0n]	<i>Acanthurus triostegus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR284-15	M0403_041	BOLD:AAB5992	611[1n]	<i>Fistularia commersonii</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR285-15	M0501_011	BOLD:AAA9578	611[0n]	<i>Trachinocephalus myops</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR286-15	M0501_021	BOLD:AAF8820	651[0n]	<i>Pempheris</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR287-15	M0501_031	BOLD:AAC6467	635[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR289-15	M0501_051	BOLD:ACV8977	611[0n]	<i>Terapon</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR290-15	M0501_061	BOLD:AAB3382	611[0n]	<i>Atule</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR292-15	M0501_081	BOLD:AAB3424	617[0n]	<i>Sargocentron diadema</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR293-15	M0501_091	BOLD:AAB9202	587[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR294-15	M0501_101	BOLD:AAB9202	594[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR295-15	M0501_111	BOLD:AAB9202	611[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR296-15	M0501_121	BOLD:AAD6159	628[1n]	<i>Pervagor janthinosoma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR297-15	M0501_131	BOLD:AAC6467	609[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR298-15	M0501_141	BOLD:AAB8729	646[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR299-15	M0501_151	BOLD:ACF0223	590[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR300-15	M0501_161	BOLD:AAC6244	611[0n]	<i>Polydactylus plebeius</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR301-15	M0501_171	BOLD:AAB9202	596[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR302-15	M0501_181	BOLD:AAB3276	611[0n]	<i>Lutjanus gibbus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR303-15	M0502_011	BOLD:AAD3135	611[3n]	<i>Centropyge multispinis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR304-15	M0502_021	BOLD:AAB8729	646[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR306-15	M0502_041	BOLD:AAJ1709	611[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR307-15	M0502_051	BOLD:AAD5022	647[0n]	<i>Chromis nigrura</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR309-15	M0502_071	BOLD:AAB2988	635[0n]	<i>Lactoria cornuta</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR310-15	M0502_081	BOLD:AAB3382	611[0n]	<i>Atule</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR311-15	M0502_091	BOLD:AAB6988	634[0n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR312-15	M0502_101	BOLD:AAC6467	647[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR313-15	M0502_111	BOLD:AAC6467	647[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR316-15	M0502_141	BOLD:AAB9564	647[0n]	<i>Cantherhines pardalis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR317-15	M0502_151	BOLD:AAF0623	647[0n]	<i>Acanthurus blochii</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR319-15	M0502_171	BOLD:AAB9202	611[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR320-15	M0601_011	BOLD:ACF0223	611[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR321-15	M0601_021	BOLD:AAB9167	647[0n]	<i>Ctenochaetus striatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR322-15	M0601_031	BOLD:AAB1339	647[0n]	<i>Sufflamen chrysopterum</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR324-15	M0601_051	BOLD:AAJ1709	660[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR325-15	M0601_061	BOLD:ABU8857	611[0n]	<i>Apogonichthys perdx</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR328-15	M0601_091	BOLD:AAF2668	647[0n]	<i>Lactoria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR329-15	M0601_101	BOLD:ADF5681	609[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR330-15	M0601_111	BOLD:AAJ1709	652[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR331-15	M0601_121	BOLD:AAU1539	611[0n]	<i>Taeniamia flavofasciata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR332-15	M0601_131	BOLD:AAA9362	589[1n]	<i>Acanthurus triostegus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR333-15	M0602_011	BOLD:AAB8729	647[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR334-15	M0602_021	BOLD:AAI4531	647[0n]	<i>Pseudalutarius</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR335-15	M0602_031	BOLD:AAB2685	648[1n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR336-15	M0602_041	BOLD:ABU8857	599[9n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR337-15	M0602_051	BOLD:AAC2084	584[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR338-15	M0602_061	BOLD:AAB8729	648[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR339-15	M0602_071	BOLD:ACK7521	655[0n]	<i>Atherinomorus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR340-15	M0602_081	BOLD:ADF5681	628[1n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR344-15	M0602_121	BOLD:AAE6131	635[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR345-15	M0602_131	BOLD:AAC1521	636[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR346-15	M0602_141	BOLD:AAC8278	647[1n]	<i>Neoniphon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR347-15	M0602_151	BOLD:AAC4542	646[4n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR348-15	M0602_161	BOLD:AAB9202	635[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR349-15	M0602_171	BOLD:AAC1521	505[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR350-15	M0602_181	BOLD:AAC1521	635[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR351-15	M0602_191	BOLD:AAC9155	635[0n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR352-15	M0602_201	BOLD:AAC9155	635[0n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR353-15	M0602_211	BOLD:AAD2857	635[0n]	<i>Arothron immaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR354-15	M0603_011	BOLD:AAD8454	635[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR355-15	M0603_021	BOLD:AAC1521	635[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR357-15	M0603_041	BOLD:AAD8453	635[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR358-15	M0603_051	BOLD:AAB2685	635[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR360-15	M0603_071	BOLD:AAD2206	635[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR362-15	M0603_091	BOLD:AAC4543	635[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR363-15	M0603_101	BOLD:AAC9155	579[0n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR364-15	M0603_111	BOLD:ADF5681	635[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR366-15	M0603_131	BOLD:AAC9155	634[0n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR367-15	M0603_141	BOLD:ACY8623	634[0n]	<i>Trachinocephalus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR368-15	M0603_151	BOLD:ACV7999	635[0n]	Clupeidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR369-15	M0603_161	BOLD:ACY6212	635[0n]	Platycephalidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR370-15	M0603_171	BOLD:AAD8726	635[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR371-15	M0603_181	BOLD:AAA9362	635[0n]	<i>Acanthurus triostegus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR372-15	M0603_191	BOLD:AAD8726	635[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR373-15	M0603_201	BOLD:ACV6948	652[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR374-15	M0603_211	BOLD:ACV6948	635[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR377-15	M0603_241	BOLD:AAC4543	561[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR378-15	M0603_251	BOLD:ADF5681	635[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR381-15	M0603_281	BOLD:AAB6438	635[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux

COLOR	COLOR382-15	M0603_291	BOLD:ACV9601	635[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR384-15	M0603_311	BOLD:AAE6131	635[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR616-15	M0000_051	BOLD:AAE6131	635[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR617-15	M0000_061	BOLD:AAA9362	635[0n]	<i>Acanthurus triostegus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR618-15	M0000_071	BOLD:AAC6467	635[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR619-15	M0000_081	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR620-15	M0000_091	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR622-15	M0201_182	BOLD:AAB2685	635[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR623-15	M0203_201	BOLD:AAF2723	635[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR624-15	M0203_211	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR625-15	M0203_221	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR626-15	M0203_231	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR627-15	M0301_261	BOLD:AAF2723	635[0n]	<i>Chrysiptera annulata</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR629-15	M0301_281	BOLD:AAC2848	635[0n]	<i>Chaetodon melannotus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR630-15	M0301_291	BOLD:AAB4985	635[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR631-15	M0301_301	BOLD:AAB4985	635[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR632-15	M0301_311	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR633-15	M0301_321	BOLD:AAB4091	635[0n]	<i>Dascyllus abudafur</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR636-15	M0302_421	BOLD:AAE1213	635[0n]	<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR638-15	M0302_441	BOLD:AAB4091	635[0n]	<i>Dascyllus abudafur</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR639-15	M0302_451	BOLD:AAB4985	635[0n]	<i>Chromis viridis</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR640-15	M0302_461	BOLD:AAB6988	635[0n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR642-15	M0302_481	BOLD:AAB2685	635[0n]	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR644-15	M0302_501	BOLD:AAY3550	639[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR648-15	M0303_022	BOLD:AAF0628	635[0n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR649-15	M0303_232	BOLD:AAY3550	635[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR650-15	M0401_461	BOLD:AAB3276	646[0n]	<i>Lutjanus gibbus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR651-15	M0401_471	BOLD:AAD7114	660[0n]	<i>Dascyllus carneus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR652-15	M0403_051	BOLD:ACY8418	635[0n]	<i>Omobranchus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR653-15	M0403_061	BOLD:ABU8857	635[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
COLOR	COLOR654-15	M0403_071	BOLD:AAA9698	635[0n]	<i>Monodactylus argenteus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR655-15	M0403_081	BOLD:AAB3424	635[0n]	<i>Sargocentron diadema</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR656-15	M0403_091	BOLD:AAE5342	635[0n]	<i>Hippichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR657-15	M0403_101	BOLD:AAE5342	635[0n]	<i>Hippichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR658-15	M0403_111	BOLD:AAE5342	635[0n]	<i>Hippichthys</i> sp.	Pièges lumineux
COLOR	COLOR659-15	M0403_121	BOLD:AAB9202	635[0n]	<i>Arothron hispidus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR660-15	M0403_131	BOLD:AAC6467	635[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Pièges lumineux
COLOR	COLOR663-16	M0000_003	BOLD:ACV9382	635[0n]	Gobiidae	Pièges lumineux
IFBIO	IFBIO001-17	S0013_003	BOLD:AAC6467	611[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO002-17	S0001_033	BOLD:AAE4025	611[0n]	<i>Acanthurus mata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO003-17	S0001_023	BOLD:AAB8729	609[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO004-17	S0006_019	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Senne
IFBIO	IFBIO005-17	S0019_024	BOLD:AAB8729	609[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO006-17	S0007_008	BOLD:AAD2297	609[0n]	<i>Carangoides</i>	Senne

IFBIO	IFBIO007-17	S0028_001	BOLD:AAB7827	645[0n]	<i>Alectis ciliaris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO008-17	S0007_025	BOLD:AAC2887	610[0n]	<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO009-17	S0005_014	BOLD:AAX0875	616[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO010-17	S0008_016	BOLD:AAB8727	611[0n]	<i>Amblygobius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO011-17	S0008_027	BOLD:AAO6018	611[0n]	<i>Antennarius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO012-17	S0010_008	BOLD:AAO6018	611[0n]	<i>Antennarius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO013-17	S0006_021	BOLD:AAO6018	609[0n]	<i>Antennarius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO014-17	S0003_030	BOLD:ABU8856	609[0n]	<i>Foa fo</i>	Senne
IFBIO	IFBIO015-17	S0035_002	BOLD:AAD1777	634[0n]	<i>Pempheris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO016-17	S0001_046	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Senne
IFBIO	IFBIO017-17	S0003_008	BOLD:AAD0849	545[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO018-17	S0006_003	BOLD:ADI1552	609[0n]	Apogonidae	Senne
IFBIO	IFBIO019-17	S0001_045	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Senne
IFBIO	IFBIO020-17	S0003_034	BOLD:ACV9601	645[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO021-17	S0001_050	BOLD:AAB8394	611[0n]	<i>Zoramia</i>	Senne
IFBIO	IFBIO022-17	S0009_018	BOLD:AAU1539	611[0n]	<i>Taeniamia flavofasciata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO023-17	S0010_029	BOLD:AAU1539	611[0n]	<i>Taeniamia flavofasciata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO024-17	S0004_076	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Senne
IFBIO	IFBIO025-17	S0015_011	BOLD:AAU1539	609[0n]	<i>Taeniamia flavofasciata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO026-17	S0024_001	BOLD:AAD0474	609[0n]	<i>Balistoides viridescens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO027-17	S0004_012	BOLD:AAC9155	609[0n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO028-17	S0005_056	BOLD:ADI1616	642[0n]	Bothidae	Senne
IFBIO	IFBIO029-17	S0002_010	BOLD:ADI1616	611[0n]	Bothidae	Senne
IFBIO	IFBIO031-17	S0012_017	BOLD:AAN1422	647[0n]	<i>Diplogrammus infulatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO032-17	S0015_037	BOLD:AAI9445	645[0n]	<i>Cymolutes torquatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO033-17	S0001_003	BOLD:AAD4765	645[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO034-17	S0019_010	BOLD:AAD4765	645[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO035-17	S0004_065	BOLD:AAI6357	633[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO036-17	S0002_019	BOLD:AAI6357	609[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO037-17	S0011_013	BOLD:AAI6357	648[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO038-17	S0001_016	BOLD:AAV6227	609[0n]	<i>Paramonacanthus pusillus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO039-17	S0002_036	BOLD:AAI6357	611[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO040-17	S0003_028	BOLD:AAI6357	609[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO041-17	S0006_013	BOLD:AAI6357	648[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO042-17	S0014_022	BOLD:AAI6357	648[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO043-17	S0032_019	BOLD:AAI6357	642[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO044-17	S0010_002	BOLD:AAC2745	611[0n]	<i>Carangoides fulvoguttatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO045-17	S0013_004	BOLD:AAB2977	611[0n]	<i>Carangoides chrysophrys</i>	Senne
IFBIO	IFBIO046-17	S0015_024	BOLD:AAB0585	609[0n]	<i>Caranx melampygus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO047-17	S0023_008	BOLD:AAB0585	609[0n]	<i>Caranx melampygus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO048-17	S0013_002	BOLD:AAB0587	611[0n]	<i>Caranx ignobilis</i>	Senne



IFBIO	IFBIO049-17	S0015_023	BOLD:AAB0587	609[0n]	<i>Caranx ignobilis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO050-17	S0012_001	BOLD:AAD2297	611[0n]	<i>Carangoides</i>	Senne
IFBIO	IFBIO051-17	S0023_005	BOLD:AAD6117	609[0n]	<i>Carangoides hedlandensis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO052-17	S0022_008	BOLD:AAB0584	609[0n]	<i>Caranx sexfasciatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO053-17	S0005_003	BOLD:AAB7096	609[0n]	<i>Gazza</i>	Senne
IFBIO	IFBIO054-17	S0009_032	BOLD:AAB3198	611[0n]	<i>Chaetodon vagabundus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO055-17	S0025_006	BOLD:AAB3198	609[0n]	<i>Chaetodon vagabundus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO056-17	S0031_004	BOLD:AAC2848	645[0n]	<i>Chaetodon melannotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO058-17	S0004_066	BOLD:AAC3195	645[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO059-17	S0004_082	BOLD:AAC3195	645[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO060-17	S0005_043	BOLD:AAB4186	609[0n]	<i>Cheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO061-17	S0001_029	BOLD:AAA6101	612[0n]	<i>Cheilio inermis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO062-17	S0011_006	BOLD:ADI3805	648[0n]	Labridae	Senne
IFBIO	IFBIO063-17	S0011_008	BOLD:ADI3805	648[0n]	Labridae	Senne
IFBIO	IFBIO064-17	S0001_049	BOLD:ABU8169	647[0n]	<i>Cheilodipterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO065-17	S0035_001	BOLD:ADI4531	627[0n]	Clupeidae	Senne
IFBIO	IFBIO066-17	S0028_007	BOLD:ACY6212	645[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO067-17	S0005_006	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO068-17	S0004_073	BOLD:AAJ1709	645[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Senne
IFBIO	IFBIO069-17	S0005_020	BOLD:AAX0875	616[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO070-17	S0001_018	BOLD:AAF7751	625[0n]	<i>Cymolutes praetextatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO071-17	S0008_026	BOLD:AAF7751	648[0n]	<i>Cymolutes praetextatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO072-17	S0002_065	BOLD:AAI9445	648[0n]	<i>Cymolutes torquatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO073-17	S0008_050	BOLD:AAI9445	648[0n]	<i>Cymolutes torquatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO074-17	S0020_006	BOLD:AAF7751	609[0n]	<i>Cymolutes praetextatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO075-17	S0009_027	BOLD:AAB5966	611[0n]	<i>Dactyloptena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO076-17	S0024_003	BOLD:AAB5966	609[0n]	<i>Dactyloptena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO077-17	S0004_026	BOLD:AAB5966	648[0n]	<i>Dactyloptena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO078-17	S0023_009	BOLD:AAB3382	609[0n]	<i>Atule</i>	Senne
IFBIO	IFBIO079-17	S0015_016	BOLD:AAD4477	648[0n]	<i>Diagramma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO080-17	S0002_042	BOLD:AAG4825	611[0n]	<i>Stolephorus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO081-17	S0006_044	BOLD:AAE6346	609[0n]	<i>Gerres oblongus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO082-17	S0015_048	BOLD:AAE6359	639[0n]	<i>Gerres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO083-17	S0016_015	BOLD:AAC0377	639[0n]	<i>Gerres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO084-17	S0028_002	BOLD:AAE6346	609[0n]	<i>Gerres oblongus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO085-17	S0031_018	BOLD:AAC1291	600[0n]	<i>Gerres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO086-17	S0036_002	BOLD:AAE6359	609[0n]	<i>Gerres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO087-17	S0015_046	BOLD:AAJ2321	609[0n]	<i>Amblygobius sphynx</i>	Senne
IFBIO	IFBIO088-17	S0001_047	BOLD:AAC0108	609[0n]	<i>Asterropteryx</i>	Senne
IFBIO	IFBIO089-17	S0015_005	BOLD:AAI3352	609[0n]	<i>Oplopomus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO090-17	S0005_051	BOLD:AAC0108	609[0n]	<i>Asterropteryx</i>	Senne
IFBIO	IFBIO091-17	S0002_037	BOLD:AAI5395	609[0n]	<i>Gnatholepis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO092-17	S0001_013	BOLD:AAC1405	609[0n]	<i>Parupeneus rubescens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO093-17	S0003_010	BOLD:AAI5395	609[0n]	<i>Gnatholepis</i>	Senne

IFBIO	IFBIO094-17	S0001_051	BOLD:AAI3352	609[0n]	<i>Oplopomus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO095-17	S0004_048	BOLD:AAI3352	609[0n]	<i>Oplopomus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO096-17	S0008_033	BOLD:AAX0875	615[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO097-17	S0008_009	BOLD:AAX0875	613[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO098-17	S0006_017	BOLD:AAE5356	610[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO099-17	S0005_001	BOLD:AAX0875	615[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1000-18	S0044_004	BOLD:ACG8874	609[1n]	<i>Solenostomus cyanopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1001-18	S0045_003	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO100-17	S0001_015	BOLD:ABY4451	594[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1002-18	S0045_001	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1003-18	S0045_002	BOLD:ADN9632	639[2n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1006-18	S0046_001	BOLD:ABZ0131	609[4n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1007-18	S0046_005	BOLD:AAC1521	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1010-18	S0046_006	BOLD:AAC4542	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1011-18	S0046_007	BOLD:AAC4542	618[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO101-17	S0027_002	BOLD:AAI3352	609[0n]	<i>Oplopomus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1012-18	S0046_008	BOLD:ACY6212	609[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO1020-18	S0049_011	BOLD:ADM8951	612[0n]	<i>Cymolutes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1021-18	S0049_002	BOLD:AAY3550	609[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO102-17	S0009_028	BOLD:ACE6993	618[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1026-18	S0049_008	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1027-18	S0049_004	BOLD:ADI1740	609[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO1028-18	S0049_003	BOLD:AAB2341	609[0n]	<i>Siganus laqueus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1029-18	S0050_018	BOLD:AAC2101	609[0n]	<i>Coris caudimacula</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1030-18	S0050_010	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO103-17	S0008_035	BOLD:ACE6993	615[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1032-18	S0050_008	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO1034-18	S0050_005	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1035-18	S0050_017	BOLD:ACF0042	612[0n]	<i>Chromis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1036-18	S0050_011	BOLD:AAB4823	612[0n]	<i>Caesio</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1039-18	S0050_002	BOLD:AAU1214	609[0n]	Scorpaenidae	Senne
IFBIO	IFBIO1040-18	S0050_012	BOLD:ADM8879	609[0n]	Gobiidae	Senne
IFBIO	IFBIO104-17	S0009_031	BOLD:ACE6993	612[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1042-18	S0050_015	BOLD:ABU8169	609[0n]	<i>Cheilodipterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1045-18	S0050_004	BOLD:AAD4824	609[0n]	<i>Stethojulis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1046-18	S0050_014	BOLD:ADM7122	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1047-18	S0050_001	BOLD:AAC4148	609[0n]	<i>Tylosurus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1048-18	S0051_009	BOLD:AAC5611	609[0n]	<i>Valenciennea sexguttata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1050-18	S0051_008	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Senne
IFBIO	IFBIO105-17	S0008_034	BOLD:AAC5611	611[0n]	<i>Valenciennea sexguttata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1052-18	S0051_006	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1053-18	S0051_002	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1055-18	S0051_007	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne

IFBIO	IFBIO1058-18	S0051_011	BOLD:AAF0628	609[0n]	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1059-18	S0052_001	BOLD:AAC9564	606[3n]	<i>Dendrochirus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1061-18	S0052_002	BOLD:AAB5069	606[0n]	<i>Synodus variegatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO106-17	S0008_036	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1063-18	S0052_008	BOLD:AAD4765	609[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1064-18	S0052_005	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1065-18	S0052_004	BOLD:AAX0875	582[1n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1068-18	S0053_003	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO107-17	S0014_025	BOLD:AAC7896	647[0n]	<i>Halichoeres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1072-18	S0053_005	BOLD:ADI1740	597[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO1073-18	S0054_008	BOLD:ABW6983	609[0n]	Scaridae	Senne
IFBIO	IFBIO1074-18	S0054_011	BOLD:ACY6212	609[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO1075-18	S0054_009	BOLD:AAI6160	606[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1078-18	S0054_010	BOLD:ACG8874	609[0n]	<i>Solenostomus cyanopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO108-17	S0013_009	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1085-18	S0054_003	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1086-18	S0054_007	BOLD:AAC1547	596[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1088-18	S0054_006	BOLD:AAC1521	597[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO109-17	S0008_008	BOLD:AAX0875	610[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1092-18	S0055_007	BOLD:AAI4531	612[0n]	<i>Pseudalutarius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1093-18	S0055_006	BOLD:AAB0512	609[0n]	<i>Scomberoides lysan</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1095-18	S0055_003	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1096-18	S0055_001	BOLD:AAC1546	612[0n]	<i>Lethrinus xanthochilus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1099-18	S0055_008	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1101-18	S0056_001	BOLD:AAC4980	609[0n]	<i>Amphiprion allardi</i>	Senne
IFBIO	IFBIO110-17	S0001_037	BOLD:AAC0565	610[0n]	<i>Hyporhamphus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1102-18	S0056_004	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1105-18	S0056_005	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO1106-18	S0056_003	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1107-18	S0056_009	BOLD:ADM8209	609[0n]	<i>Gunnellichthys</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1108-18	S0056_007	BOLD:ADN8353	588[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1111-18	S0057_003	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO111-17	S0004_070	BOLD:AAC4020	613[0n]	<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1113-18	S0057_001	BOLD:AAC1546	612[0n]	<i>Lethrinus xanthochilus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1115-18	S0058_005	BOLD:AAC1546	612[0n]	<i>Lethrinus xanthochilus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1119-18	S0058_007	BOLD:ADF5681	612[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1120-18	S0058_003	BOLD:AAF8834	600[3n]	<i>Ablabys binotatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO112-17	S0007_018	BOLD:AAU1535	652[0n]	<i>Apogon</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1122-18	S0059_009	BOLD:ADO5537	630[0n]	<i>Hippocampus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1123-18	S0059_007	BOLD:ADI3805	606[0n]	Labridae	Senne
IFBIO	IFBIO1127-18	S0059_002	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO1128-18	S0059_004	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne

IFBIO	IFBIO1130-18	S0059_005	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO113-17	S0009_020	BOLD:AAB4822	640[0n]	<i>Caesio</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1133-18	S0060_003	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1134-18	S0060_004	BOLD:AAC1521	597[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1137-18	S0060_005	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1138-18	S0060_002	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1139-18	S0061_002	BOLD:AAD4704	612[0n]	<i>Valenciennea helsdingenii</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1140-18	S0061_006	BOLD:AAB0673	609[0n]	<i>Thalassoma lunare</i>	Senne
IFBIO	IFBIO114-17	S0007_046	BOLD:AAE2186	606[0n]	<i>Stethojulis strigiventer</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1144-18	S0061_004	BOLD:AAB5194	609[0n]	<i>Gymnocranius elongatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1149-18	S0062_002	BOLD:AAC1521	597[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1151-18	S0062_003	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO115-17	S0031_005	BOLD:AAE2186	612[0n]	<i>Stethojulis strigiventer</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1152-18	S0063_003	BOLD:AAB9714	609[0n]	<i>Upeneus</i> BOLDAAB9714	Senne
IFBIO	IFBIO1153-18	S0063_004	BOLD:AAX0875	606[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1155-18	S0063_001	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO1159-18	S0064_001	BOLD:AAC1521	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1162-18	S0067_007	BOLD:ACV9716	612[0n]	<i>Sphyraena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1164-18	S0067_012	BOLD:AAB5980	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1165-18	S0067_010	BOLD:AAC1635	609[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1166-18	S0067_005	BOLD:AAD4666	609[0n]	<i>Naso annulatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1167-18	S0067_006	BOLD:AAB8729	603[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1168-18	S0067_004	BOLD:AAI4531	606[0n]	<i>Pseudalutarius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1169-18	S0067_008	BOLD:AAC2887	609[0n]	<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO117-17	S0004_020	BOLD:AAC3195	637[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1173-18	S0067_011	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1175-18	S0067_017	BOLD:ABX6347	606[0n]	<i>Trachinocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1176-18	S0067_003	BOLD:AAD0784	606[0n]	<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1177-18	S0067_001	BOLD:AAC3195	609[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1178-18	S0067_018	BOLD:AAH0503	609[0n]	<i>Saurida</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1179-18	S0067_020	BOLD:AAF7751	609[0n]	<i>Cymolutes praetextatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1180-18	S0067_021	BOLD:ACT0048	606[0n]	Labridae	Senne
IFBIO	IFBIO1181-18	S0067_015	BOLD:AAB0511	606[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO118-17	S0023_003	BOLD:AAC0139	609[0n]	<i>Halichoeres scapularis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1182-18	S0067_014	BOLD:AAC1521	597[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1184-18	S0068_005	BOLD:AAI6160	609[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1185-18	S0068_002	BOLD:AAD4824	609[0n]	<i>Stethojulis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1186-18	S0068_008	BOLD:AAB5978	609[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1187-18	S0068_001	BOLD:AAB0334	612[0n]	<i>Parupeneus indicus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1190-18	S0068_003	BOLD:AAF7751	609[0n]	<i>Cymolutes praetextatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1191-18	S0068_009	BOLD:AAD0579	609[0n]	<i>Hyporhamphus affinis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO119-17	S0008_004	BOLD:AAC3195	652[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1193-18	S0069_002	BOLD:AAG4825	609[0n]	<i>Stolephorus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1194-18	S0069_004	BOLD:AAD4765	609[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne

IFBIO	IFBIO1196-18	S0069_003	BOLD:AAB8729	603[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1197-18	S0069_005	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1199-18	S0069_006	BOLD:ACY6212	609[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO1201-18	S0069_007	BOLD:AAB5966	609[0n]	<i>Dactyloptena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO120-17	S0012_005	BOLD:AAC3195	651[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1203-18	S0070_003	BOLD:AAB4823	609[0n]	<i>Caesio</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1204-18	S0070_004	BOLD:AAB8394	612[0n]	<i>Zoramia</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1205-18	S0070_005	BOLD:AAF8900	612[1n]	<i>Sphyraena cf. flavicauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1206-18	S0070_002	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1209-18	S0071_002	BOLD:AAI6357	609[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1210-18	S0071_006	BOLD:ADM7915	609[0n]	Bothidae	Senne
IFBIO	IFBIO1211-18	S0071_005	BOLD:AAV2736	609[0n]	<i>Pteragogus flagellifer</i>	Senne
IFBIO	IFBIO121-17	S0006_026	BOLD:AAD8577	610[0n]	<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1213-18	S0071_001	BOLD:AAC4767	624[0n]	<i>Scolopsis ghanam</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1214-18	S0072_006	BOLD:AAI3352	612[0n]	<i>Oplopomus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1216-18	S0072_002	BOLD:AAB0512	606[1n]	<i>Scomberoides lysan</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1218-18	S0072_007	BOLD:AAC0565	609[0n]	<i>Hyporhamphus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1221-18	S0073_005	BOLD:AAB2590	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO122-17	S0008_046	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1222-18	S0073_004	BOLD:AAB5980	609[0n]	<i>Parupeneus cf. barberinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1223-18	S0073_006	BOLD:AAY3550	609[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1225-18	S0073_008	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1226-18	S0073_003	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1227-18	S0073_001	BOLD:ABZ0131	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1228-18	S0073_002	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO123-17	S0014_009	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1232-18	S0074_006	BOLD:ADN4720	633[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1233-18	S0074_003	BOLD:ADI5215	612[0n]	<i>Pseudochromis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1234-18	S0074_007	BOLD:AAA9578	609[0n]	<i>Trachinocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1236-18	S0075_002	BOLD:AAB2341	609[0n]	<i>Siganus laqueus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1237-18	S0075_004	BOLD:ADM7236	612[0n]	Gobiidae	Senne
IFBIO	IFBIO1238-18	S0075_005	BOLD:AAC5611	609[0n]	<i>Valenciennea sexguttata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1239-18	S0075_003	BOLD:AAC1521	612[2n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1241-18	S0076_003	BOLD:AAC1521	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO124-17	S0004_018	BOLD:AAZ4093	610[0n]	<i>Pteragogus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1244-18	S0076_001	BOLD:AAC6496	609[0n]	<i>Platax orbicularis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1246-18	S0076_006	BOLD:ABZ7416	609[0n]	<i>Upeneus cf. vittatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1248-18	S0077_003	BOLD:ABX6347	606[1n]	<i>Trachinocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1249-18	S0077_004	BOLD:AAB5194	609[0n]	<i>Gymnocranius elongatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1250-18	S0077_002	BOLD:AAB5716	606[0n]	<i>Heniochus acuminatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1251-18	S0077_001	BOLD:AAU1214	609[0n]	Scorpaenidae	Senne
IFBIO	IFBIO125-17	S0032_021	BOLD:AAZ4093	609[0n]	<i>Pteragogus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1252-18	S0078_002	BOLD:AAA8168	609[0n]	<i>Lutjanus</i>	Senne

IFBIO	IFBIO1253-18	S0078_001	BOLD:AAB5717	609[0n]	<i>Heniochus diphreutes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1254-18	S0078_006	BOLD:ACY6212	609[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO1255-18	S0078_005	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO1257-18	S0078_004	BOLD:AAB0511	621[5n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO126-17	S0004_072	BOLD:AAC3195	652[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO127-17	S0015_028	BOLD:AAC3195	651[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO128-17	S0004_084	BOLD:AAC3195	652[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO129-17	S0006_032	BOLD:AAC3195	649[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO130-17	S0008_006	BOLD:ADI3844	649[0n]	Labridae	Senne
IFBIO	IFBIO131-17	S0010_026	BOLD:AAC3195	609[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO132-17	S0018_003	BOLD:AAC3195	648[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO133-17	S0021_007	BOLD:AAC3195	651[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO134-17	S0027_003	BOLD:AAC3195	648[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO135-17	S0032_012	BOLD:AAC3195	650[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO137-17	S0006_010	BOLD:AAD8577	610[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO138-17	S0006_030	BOLD:AAD8577	613[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO139-17	S0006_014	BOLD:AAD8577	613[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO140-17	S0006_016	BOLD:AAD8577	613[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO141-17	S0008_038	BOLD:AAC5565	648[0n]	<i>Lagocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO142-17	S0013_014	BOLD:ACG8806	649[0n]	<i>Equulites klunzingeri</i>	Senne
IFBIO	IFBIO143-17	S0001_004	BOLD:AAD4765	652[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO144-17	S0001_005	BOLD:AAD4765	609[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO145-17	S0001_006	BOLD:AAD4765	652[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO146-17	S0002_029	BOLD:AAD4765	650[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO147-17	S0003_020	BOLD:AAD4765	652[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO149-17	S0004_004	BOLD:AAD4765	648[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO150-17	S0004_027	BOLD:AAD4765	652[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO151-17	S0005_044	BOLD:AAD4765	652[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO152-17	S0010_028	BOLD:AAD4765	648[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO153-17	S0014_011	BOLD:AAD4765	648[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO155-17	S0019_018	BOLD:AAD4765	651[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO156-17	S0021_006	BOLD:AAD4765	651[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO158-17	S0001_031	BOLD:AAB0511	600[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO159-17	S0002_021	BOLD:ABY6363	613[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO161-17	S0003_015	BOLD:AAB0511	600[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO164-17	S0013_001	BOLD:ABZ0131	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO165-17	S0013_006	BOLD:AAB4186	612[0n]	<i>Cheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO166-17	S0014_010	BOLD:ADI4867	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO167-17	S0015_017	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO168-17	S0003_014	BOLD:ABY6363	613[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO169-17	S0005_053	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO170-17	S0001_002	BOLD:AAB0511	603[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO171-17	S0028_004	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne

IFBIO	IFBIO172-17	S0019_035	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO173-17	S0025_003	BOLD:AAC1521	615[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO174-17	S0032_020	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO175-17	S0033_005	BOLD:AAC1521	615[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO176-17	S0009_017	BOLD:AAB0511	612[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO177-17	S0019_019	BOLD:AAB0511	612[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO178-17	S0013_012	BOLD:AAC8078	648[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO179-17	S0035_011	BOLD:AAC1546	612[0n]	<i>Lethrinus xanathochilus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO180-17	S0004_011	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO181-17	S0032_011	BOLD:ADI2486	603[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO182-17	S0035_016	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO183-17	S0034_004	BOLD:ABZ0131	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO184-17	S0034_007	BOLD:ABZ0131	618[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO185-17	S0004_080	BOLD:ABY6363	616[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO187-17	S0033_010	BOLD:ABZ0131	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO188-17	S0033_009	BOLD:AAB0511	618[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO189-17	S0014_015	BOLD:AAB6438	612[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO190-17	S0034_005	BOLD:AAB6438	612[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO191-17	S0001_021	BOLD:AAH9156	645[0n]	<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO192-17	S0001_028	BOLD:AAC1635	609[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO195-17	S0001_052	BOLD:AAE6132	594[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO196-17	S0002_003	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO197-17	S0002_005	BOLD:ADI5215	609[4n]	<i>Pseudochromis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO198-17	S0002_011	BOLD:AAB2590	594[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO199-17	S0002_040	BOLD:ACF3921	612[0n]	<i>Plotosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO200-17	S0002_046	BOLD:AAH0503	612[0n]	<i>Saurida</i>	Senne
IFBIO	IFBIO201-17	S0003_011	BOLD:AAB8901	597[0n]	<i>Scarus psittacus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO202-17	S0004_015	BOLD:AAZ4093	612[0n]	<i>Pteragogus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO204-17	S0004_036	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO205-17	S0004_049	BOLD:AAI6160	609[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO206-17	S0004_053	BOLD:AAE6131	600[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO207-17	S0004_057	BOLD:AAD4765	648[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO208-17	S0004_061	BOLD:AAB2590	615[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO209-17	S0004_063	BOLD:AAI6357	648[0n]	<i>Paramonacanthus frenatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO210-17	S0004_075	BOLD:AAB1643	648[0n]	<i>Priacanthus hamrur</i>	Senne
IFBIO	IFBIO211-17	S0004_078	BOLD:AAC1405	603[0n]	<i>Parupeneus rubescens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO212-17	S0001_011	BOLD:AAD0849	612[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO214-17	S0004_091	BOLD:AAC1635	612[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO215-17	S0004_094	BOLD:ACF3921	612[0n]	<i>Plotosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO216-17	S0005_008	BOLD:AAH9156	648[0n]	<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO217-17	S0005_025	BOLD:AAI3160	648[0n]	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO218-17	S0005_027	BOLD:AAB0511	603[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO219-17	S0005_048	BOLD:AAE6131	612[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO220-17	S0005_067	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne

IFBIO	IFBIO221-17	S0006_031	BOLD:AAH0503	612[0n]	<i>Saurida</i>	Senne
IFBIO	IFBIO222-17	S0006_047	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO223-17	S0006_050	BOLD:ACY6212	645[0n]	Platycephalidae	Senne
IFBIO	IFBIO224-17	S0007_001	BOLD:ACF0223	651[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO225-17	S0007_004	BOLD:AAF7731	615[0n]	<i>Lutjanus notatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO226-17	S0007_010	BOLD:AAY3550	609[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO227-17	S0007_013	BOLD:AAH0503	612[0n]	<i>Saurida</i>	Senne
IFBIO	IFBIO228-17	S0007_014	BOLD:AAC2246	612[0n]	<i>Ostracion cubicus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO229-17	S0007_026	BOLD:AAH9156	648[0n]	<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO230-17	S0007_027	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO231-17	S0007_031	BOLD:AAB1643	645[0n]	<i>Priacanthus hamrur</i>	Senne
IFBIO	IFBIO232-17	S0035_018	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO233-17	S0007_035	BOLD:AAB8901	609[0n]	<i>Scarus psittacus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO234-17	S0007_036	BOLD:ABY4451	600[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO235-17	S0007_044	BOLD:ACK8109	609[0n]	<i>Abudefduf</i>	Senne
IFBIO	IFBIO236-17	S0008_014	BOLD:AAB6438	612[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO237-17	S0008_015	BOLD:AAF8776	612[0n]	<i>Parupeneus fraserorum</i>	Senne
IFBIO	IFBIO238-17	S0008_044	BOLD:AAD6266	651[0n]	<i>Parupeneus pleurostigma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO240-17	S0009_015	BOLD:ABY4451	600[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO241-17	S0009_019	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO242-17	S0009_021	BOLD:AAB1643	648[0n]	<i>Priacanthus hamrur</i>	Senne
IFBIO	IFBIO243-17	S0009_025	BOLD:AAY3550	609[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO244-17	S0010_004	BOLD:AAC4020	612[0n]	<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO245-17	S0012_013	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO246-17	S0012_021	BOLD:AAC4020	612[0n]	<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO247-17	S0012_023	BOLD:AAB5980	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO248-17	S0013_008	BOLD:AAB0334	612[0n]	<i>Parupeneus indicus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO249-17	S0013_015	BOLD:AAB5980	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO250-17	S0014_006	BOLD:AAB2590	615[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO251-17	S0014_012	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO252-17	S0014_013	BOLD:AAC4020	612[0n]	<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO253-17	S0014_018	BOLD:AAB5978	615[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO254-17	S0014_023	BOLD:AAY3550	609[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO255-17	S0015_009	BOLD:AAB2590	615[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO256-17	S0015_010	BOLD:AAH0503	609[0n]	<i>Saurida</i>	Senne
IFBIO	IFBIO258-17	S0015_020	BOLD:AAB6469	612[0n]	<i>Upeneus moluccensis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO259-17	S0015_029	BOLD:AAZ4093	612[0n]	<i>Pteragogus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO261-17	S0016_004	BOLD:ADF5681	612[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO262-17	S0018_005	BOLD:AAB2592	594[4n]	<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO263-17	S0019_022	BOLD:ADF5681	612[0n]	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO265-17	S0019_030	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO266-17	S0019_033	BOLD:AAB5980	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO267-17	S0020_004	BOLD:AAB2592	582[3n]	<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	Senne



IFBIO	IFBIO268-17	S0020_007	BOLD:AAC1635	609[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO269-17	S0021_002	BOLD:AAB1643	648[0n]	<i>Priacanthus hamrur</i>	Senne
IFBIO	IFBIO270-17	S0022_003	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO272-17	S0022_007	BOLD:AAZ4093	612[0n]	<i>Pteragogus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO274-17	S0025_002	BOLD:AAD6249	597[0n]	<i>Scolopsis bimaculata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO275-17	S0026_004	BOLD:ADI5215	612[0n]	<i>Pseudochromis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO276-17	S0028_006	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO277-17	S0030_001	BOLD:AAC1406	651[0n]	<i>Upeneus pori</i>	Senne
IFBIO	IFBIO278-17	S0031_008	BOLD:AAY3550	642[0n]	<i>Pomacentrus trilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO279-17	S0031_013	BOLD:AAF7731	651[0n]	<i>Lutjanus notatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO280-17	S0031_014	BOLD:AAI3160	648[0n]	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO281-17	S0032_014	BOLD:AAB2590	651[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO282-17	S0032_017	BOLD:AAB2590	651[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO283-17	S0034_001	BOLD:AAA9700	651[0n]	<i>Pelates quadrilineatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO284-17	S0035_004	BOLD:AAD6266	648[0n]	<i>Parupeneus pleurostigma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO286-17	S0036_003	BOLD:AAB6438	615[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO287-17	S0003_024	BOLD:AAD0849	612[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO288-17	S0007_028	BOLD:AAD0849	615[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO289-17	S0008_053	BOLD:ADI3252	612[0n]	Scaridae	Senne
IFBIO	IFBIO290-17	S0012_002	BOLD:AAD0849	609[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO291-17	S0028_005	BOLD:AAD0849	618[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO293-17	S0001_039	BOLD:AAD0849	597[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO294-17	S0003_006	BOLD:AAD0849	612[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO295-17	S0019_025	BOLD:AAD0849	618[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO296-17	S0031_020	BOLD:AAD0849	609[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO297-17	S0010_020	BOLD:AAD0849	609[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO298-17	S0007_020	BOLD:AAB8901	609[0n]	<i>Scarus psittacus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO300-17	S0001_055	BOLD:AAD0849	594[0n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO301-17	S0004_030	BOLD:AAD4765	651[0n]	<i>Calotomus spinidens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO303-17	S0011_010	BOLD:AAC4767	612[0n]	<i>Scolopsis ghanam</i>	Senne
IFBIO	IFBIO304-17	S0018_006	BOLD:AAC4767	612[0n]	<i>Scolopsis ghanam</i>	Senne
IFBIO	IFBIO305-17	S0016_005	BOLD:AAB0512	612[0n]	<i>Scomberoides lysan</i>	Senne
IFBIO	IFBIO306-17	S0015_050	BOLD:AAB0512	612[0n]	<i>Scomberoides lysan</i>	Senne
IFBIO	IFBIO308-17	S0006_020	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO309-17	S0024_002	BOLD:AAC4543	591[3n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO310-17	S0001_054	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO311-17	S0025_005	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO313-17	S0036_001	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO314-17	S0032_002	BOLD:ACG8874	649[0n]	<i>Solenostomus cyanopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO315-17	S0001_044	BOLD:ACV9716	612[0n]	<i>Sphyraena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO316-17	S0002_013	BOLD:AAC2336	633[0n]	<i>Stethojulis interrupta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO317-17	S0003_013	BOLD:AAC2336	649[0n]	<i>Stethojulis interrupta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO318-17	S0004_032	BOLD:AAC2336	651[0n]	<i>Stethojulis interrupta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO320-17	S0002_032	BOLD:ADI2646	588[0n]	<i>Stethojulis</i>	Senne

IFBIO	IFBIO323-17	S0002_002	BOLD:AAC4148	606[0n]	<i>Tylosurus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO334-17	S0004_054	BOLD:ADG5410	609[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO335-17	S0007_017	BOLD:ADI1740	612[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO338-17	S0005_019	BOLD:ADI1740	618[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO339-17	S0017_001	BOLD:ADG5410	612[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO340-17	S0009_034	BOLD:ADI1740	615[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO341-17	S0008_048	BOLD:AAG3690	612[0n]	<i>Torquigener flavimaculosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO343-17	S0005_012	BOLD:ABX6347	612[0n]	<i>Trachinocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO344-17	S0008_040	BOLD:AAC4148	609[0n]	<i>Tylosurus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO345-17	S0015_019	BOLD:ACV4665	612[0n]	<i>Upeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO346-17	S0022_011	BOLD:ABZ7416	615[0n]	<i>Upeneus cf. vittatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO347-17	S0022_006	BOLD:AAB9714	648[0n]	<i>Upeneus</i> BOLDAAB9714	Senne
IFBIO	IFBIO348-17	S0023_004	BOLD:AAH7551	651[0n]	<i>Upeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO349-17	S0001_007	BOLD:AAF6311	648[0n]	<i>Zebrasoma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO382-17	S0006_029	BOLD:AAF8834	606[0n]	<i>Ablabys binotatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO391-17	S0035_008	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Senne
IFBIO	IFBIO393-17	S0031_012	BOLD:AAC6467	612[0n]	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO399-17	S0026_002	BOLD:AAB8727	609[0n]	<i>Amblygobius</i>	Senne
IFBIO	IFBIO408-17	S0007_012	BOLD:ACV9601	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO409-17	S0010_001	BOLD:ACV9601	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO415-17	S0016_016	BOLD:AAC9155	609[1n]	<i>Bothus pantherinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO422-17	S0009_002	BOLD:AAD2222	609[0n]	<i>Canthigaster</i>	Senne
IFBIO	IFBIO426-17	S0015_049	BOLD:AAB0585	609[0n]	<i>Caranx melampygus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO431-17	S0035_007	BOLD:AAB7102	603[3n]	<i>Chaetodon trifasciatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO457-17	S0007_005	BOLD:AAD4477	612[0n]	<i>Diagramma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO458-17	S0008_025	BOLD:AAD4477	609[0n]	<i>Diagramma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO486-17	S0032_003	BOLD:AAD6249	609[1n]	<i>Scolopsis bimaculata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO489-17	S0006_034	BOLD:AAC3195	612[2n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO491-17	S0008_012	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO493-17	S0011_002	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculooides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO496-17	S0005_002	BOLD:AAB2988	609[0n]	<i>Lactoria cornuta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO499-17	S0007_032	BOLD:AAB2988	609[0n]	<i>Lactoria cornuta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO501-17	S0005_015	BOLD:AAB2988	609[0n]	<i>Lactoria cornuta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO502-17	S0006_007	BOLD:AAF2668	609[0n]	<i>Lactoria</i>	Senne
IFBIO	IFBIO525-17	S0010_025	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO526-17	S0028_003	BOLD:AAC1521	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO528-17	S0019_023	BOLD:AAB0511	597[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO529-17	S0019_020	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO530-17	S0031_017	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO531-17	S0033_007	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO533-17	S0005_018	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO534-17	S0033_008	BOLD:ABZ0131	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO539-17	S0035_017	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Senne
IFBIO	IFBIO541-17	S0026_005	BOLD:AAC1547	547[2n]	<i>Lethrinus</i>	Senne

IFBIO	IFBIO548-17	S0032_007	BOLD:ADN0684	627[3n]	Mullidae	Senne
IFBIO	IFBIO557-17	S0028_010	BOLD:AAC1635	609[0n]	<i>Naso brevirostris</i>	Senne
IFBIO	IFBIO559-17	S0009_030	BOLD:AAI3160	612[0n]	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO561-17	S0008_054	BOLD:AAC2246	612[0n]	<i>Ostracion cubicus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO586-17	S0025_004	BOLD:AAC6496	609[0n]	<i>Platax orbicularis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO587-17	S0023_001	BOLD:AAC5812	609[0n]	<i>Platax teira</i>	Senne
IFBIO	IFBIO590-17	S0010_014	BOLD:AAC4020	612[0n]	<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO597-17	S0002_041	BOLD:ACF3921	612[0n]	<i>Plotosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO616-17	S0032_015	BOLD:ABY4451	579[2n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO635-17	S0023_007	BOLD:AAB0512	606[0n]	<i>Scomberoides lysan</i>	Senne
IFBIO	IFBIO636-17	S0012_011	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO638-17	S0004_064	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO639-17	S0005_060	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO666-17	S0011_005	BOLD:AAC4148	609[0n]	<i>Tylosurus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO688-17	S0015_004	BOLD:AAD3585	612[0n]	<i>Aeoliscus punctulatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO695-17	S0032_008	BOLD:ACV9601	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO700-17	S0020_001	BOLD:AAD2222	609[0n]	<i>Canthigaster</i>	Senne
IFBIO	IFBIO708-17	S0031_003	BOLD:AAE1213	612[0n]	<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO721-17	S0003_002	BOLD:ABU8169	609[0n]	<i>Cheilodipterus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO745-17	S0007_024	BOLD:AAB5716	609[0n]	<i>Heniochus acuminatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO752-17	S0005_004	BOLD:AAX0875	549[1n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO756-17	S0033_003	BOLD:AAD6249	609[0n]	<i>Scolopsis bimaculata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO769-17	S0032_009	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO770-17	S0035_015	BOLD:AAB0511	597[1n]	<i>Lethrinus BOLDAAB0511</i>	Senne
IFBIO	IFBIO777-17	S0015_025	BOLD:AAI3160	612[0n]	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO796-17	S0005_022	BOLD:AAF8900	612[0n]	<i>Sphyræna cf. flavicauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO835-17	S0009_022	BOLD:AAB8729	609[0n]	<i>Acanthurus nigricauda</i>	Senne
IFBIO	IFBIO843-17	S0002_066	BOLD:AAB4823	615[0n]	<i>Caesio</i>	Senne
IFBIO	IFBIO875-17	S0013_013	BOLD:ABY6363	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO876-17	S0015_018	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO877-17	S0021_008	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO878-17	S0032_010	BOLD:AAC8078	612[0n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO896-17	S0010_015	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO898-17	S0005_062	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO901-17	S0035_005	BOLD:AAD4824	609[0n]	<i>Stethojulis</i>	Senne
IFBIO	IFBIO912-17	S0022_002	BOLD:ACZ9919	649[0n]	<i>Epinephelus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO915-17	S0032_001	BOLD:AAD1767	579[1n]	<i>Epinephelus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO916-17	S0036_004	BOLD:ACZ9919	579[1n]	<i>Epinephelus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO919-17	S0021_001	BOLD:AAB2341	609[0n]	<i>Siganus laqueus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO923-17	S0001_041	BOLD:AAC6461	609[0n]	<i>Siganus argenteus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO934-18	S0037_001	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO939-18	S0038_004	BOLD:AAF7654	609[0n]	<i>Halichoeres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO940-18	S0038_005	BOLD:ADO3945	594[0n]	<i>Eurypegasmus</i>	Senne

IFBIO	IFBIO941-18	S0038_006	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO942-18	S0038_007	BOLD:AAC1521	612[1n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO944-18	S0038_009	BOLD:AAC0565	609[0n]	<i>Hyporhamphus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO945-18	S0038_010	BOLD:AAC2336	609[0n]	<i>Stethojulis interrupta</i>	Senne
IFBIO	IFBIO946-18	S0038_011	BOLD:AAB6992	612[0n]	<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO949-18	S0038_014	BOLD:ADI1740	609[0n]	Syngnathidae	Senne
IFBIO	IFBIO953-18	S0039_001	BOLD:AAD0784	609[0n]	<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO954-18	S0039_002	BOLD:AAI6160	609[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO955-18	S0039_003	BOLD:AAC3195	609[0n]	<i>Oxycheilinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO956-18	S0039_004	BOLD:AAF0288	609[0n]	<i>Vanderhorstia</i>	Senne
IFBIO	IFBIO957-18	S0039_005	BOLD:AAC4543	609[0n]	Scorpaenidae	Senne
IFBIO	IFBIO958-18	S0039_006	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO961-18	S0039_009	BOLD:AAC4542	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Senne
IFBIO	IFBIO962-18	S0039_010	BOLD:ADM7122	612[0n]	<i>Parupeneus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO963-18	S0040_001	BOLD:AAB9327	612[0n]	<i>Upeneus tragula</i>	Senne
IFBIO	IFBIO964-18	S0040_002	BOLD:AAC1405	609[0n]	<i>Parupeneus rubescens</i>	Senne
IFBIO	IFBIO965-18	S0040_003	BOLD:AAD6266	612[0n]	<i>Parupeneus pleurostigma</i>	Senne
IFBIO	IFBIO967-18	S0040_005	BOLD:ACF0223	612[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO970-18	S0040_008	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO972-18	S0040_010	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO974-18	S0041_002	BOLD:AAC1521	609[2n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO975-18	S0041_003	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO977-18	S0042_001	BOLD:AAF7654	609[0n]	<i>Halichoeres</i>	Senne
IFBIO	IFBIO978-18	S0042_003	BOLD:AAF8776	612[0n]	<i>Parupeneus fraserorum</i>	Senne
IFBIO	IFBIO979-18	S0042_004	BOLD:AAC1547	609[3n]	<i>Lethrinus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO980-18	S0042_005	BOLD:AAB0511	597[1n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO981-18	S0042_006	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO982-18	S0042_007	BOLD:AAB0511	609[1n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO983-18	S0042_008	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO985-18	S0042_010	BOLD:AAC2841	612[0n]	<i>Chaetodon kleinii</i>	Senne
IFBIO	IFBIO986-18	S0043_006	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO988-18	S0043_007	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Senne
IFBIO	IFBIO989-18	S0043_001	BOLD:ABY4451	582[3n]	<i>Scarus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO990-18	S0043_004	BOLD:AAD8577	609[0n]	<i>Novaculoides macrolepidotus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO993-18	S0043_005	BOLD:AAE4025	609[0n]	<i>Acanthurus mata</i>	Senne
IFBIO	IFBIO994-18	S0043_010	BOLD:AAI3160	612[0n]	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>	Senne
IFBIO	IFBIO996-18	S0043_011	BOLD:AAI6160	612[0n]	<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Senne
IFBIO	IFBIO997-18	S0044_002	BOLD:ACF0223	612[0n]	<i>Parupeneus macronemus</i>	Senne
RFSIO	RFSIO001-18	T0101_001	BOLD:AAE9260	609[0n]	<i>Chaetodon zanzibarensis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO006-18	T0101_006	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO014-18	T0101_014	BOLD:AAC8636	597[3n]	<i>Chaetodon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO025-18	T0101_025	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO026-18	T0102_001	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux

RFSIO	RFSIO028-18	T0102_003	BOLD:AAC2246	597[0n]	<i>Ostracion cubicus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO031-18	T0102_006	BOLD:ACK8181	609[0n]	<i>Pomacanthus semicirculatus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO036-18	T0102_011	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO038-18	T0102_013	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO040-18	T0102_015	BOLD:AAX0875	609[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO042-18	T0102_017	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO043-18	T0102_018	BOLD:AAE4785	597[0n]	<i>Plesiops</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO054-18	T0102_029	BOLD:ACY1702	603[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO056-18	T0102_031	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO060-18	T0103_003	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO062-18	T0103_005	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO064-18	T0103_007	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO066-18	T0103_009	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO073-18	T0103_016	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO074-18	T0103_017	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO075-18	T0103_018	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO080-18	T0201_002	BOLD:AAD8726	609[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO081-18	T0201_003	BOLD:AAD0474	609[0n]	<i>Balistoides viridescens</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO086-18	T0201_008	BOLD:AAE1178	609[0n]	<i>Chaetodon blackburnii</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO093-18	T0201_015	BOLD:AAC8278	609[0n]	<i>Neoniphon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO096-18	T0201_018	BOLD:ADN1799	609[0n]	Actinopterygii	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO109-18	T0202_004	BOLD:ACK8109	609[0n]	<i>Abudefduf</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO111-18	T0202_006	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO113-18	T0202_008	BOLD:AAB6988	609[0n]	<i>Plectroglyphidodon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO114-18	T0202_009	BOLD:AAE4785	609[0n]	<i>Plesiops</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO115-18	T0202_010	BOLD:AAC8318	609[0n]	<i>Neopomacentrus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO116-18	T0202_011	BOLD:ACV9716	609[0n]	<i>Sphyraena</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO117-18	T0202_012	BOLD:ADN3788	609[1n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO122-18	T0202_017	BOLD:AAC8318	609[0n]	<i>Neopomacentrus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO125-18	T0202_020	BOLD:AAI8860	609[0n]	<i>Corythoichthys</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO126-18	T0202_021	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO130-18	T0202_025	BOLD:AAC4647	609[0n]	<i>Sargocentron praslin</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO138-18	T0202_033	BOLD:AAC8318	609[0n]	<i>Neopomacentrus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO141-18	T0202_036	BOLD:AAJ1254	609[0n]	<i>Ostorhinchus flagelliferus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO142-18	T0202_037	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO144-18	T0202_039	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO152-18	T0203_007	BOLD:AAB5069	609[0n]	<i>Synodus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO177-18	T0203_032	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO186-18	T0301_005	BOLD:ADO5473	522[2n]	Synodontidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO192-18	T0301_011	BOLD:AAC1521	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO198-18	T0302_001	BOLD:AAD0400	603[0n]	<i>Sphyraena</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO200-18	T0302_003	BOLD:AAB0511	597[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO222-18	T0303_006	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO236-18	T0501_002	BOLD:AAC0565	609[0n]	<i>Hemiramphus</i>	Pièges lumineux

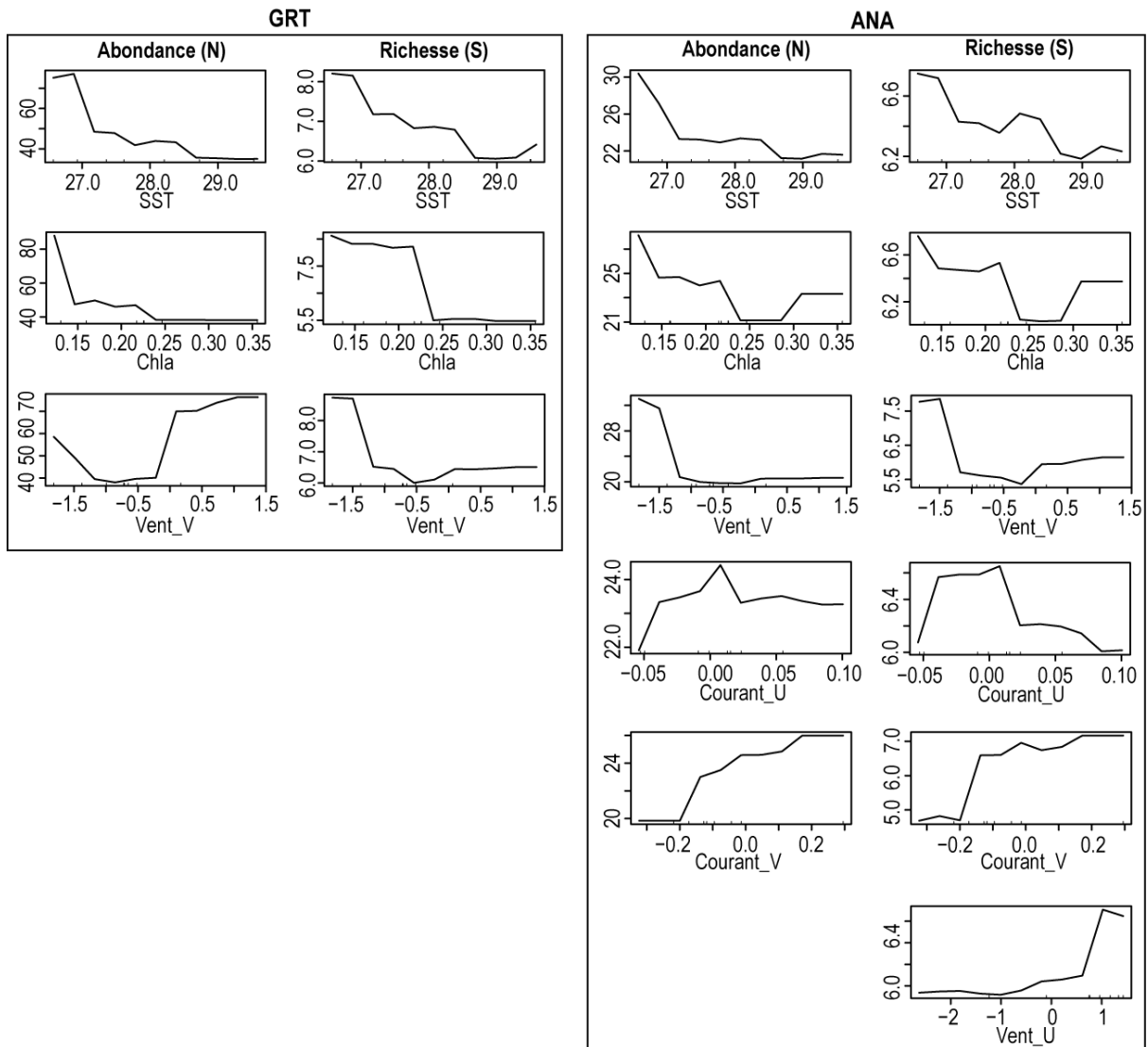
RFSIO	RFSIO237-18	T0501_003	BOLD:ACK7521	609[0n]	<i>Atherinomorus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO238-18	T0502_001	BOLD:ADO4802	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO240-18	T0503_001	BOLD:AAC9564	606[0n]	<i>Dendrochirus</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO242-18	T0503_003	BOLD:AAB8146	609[0n]	<i>Pterois miles</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO243-18	T0503_004	BOLD:ACV9601	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO244-18	T0503_005	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO245-18	T0503_006	BOLD:AAB4082	588[1n]	<i>Pristiapogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO246-18	T0503_007	BOLD:AAB8146	609[0n]	<i>Pterois miles</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO247-18	T0503_008	BOLD:AAC2841	609[0n]	<i>Chaetodon kleinii</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO249-18	T0503_010	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO250-18	T0503_011	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO251-18	T0503_012	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO252-18	T0503_013	BOLD:AAC4542	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO254-18	T0503_015	BOLD:AAC2246	600[0n]	<i>Ostracion cubicus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO257-18	T0503_018	BOLD:AAB4082	585[0n]	<i>Pristiapogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO258-18	T0503_019	BOLD:AAC4148	609[0n]	<i>Tylosurus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO265-18	T0602_006	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO266-18	T0602_007	BOLD:ADN2100	609[0n]	<i>Salaria</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO273-18	T0603_001	BOLD:AAE4785	606[0n]	<i>Plesiops</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO274-18	T0603_002	BOLD:AAJ1709	609[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO275-18	T0603_003	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO276-18	T0603_004	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO277-18	T0603_005	BOLD:AAJ1260	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO279-18	T0603_007	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO280-18	T0603_008	BOLD:AAB0511	597[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO283-18	T0603_011	BOLD:AAC9564	597[0n]	<i>Dendrochirus</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO287-18	T0701_001	BOLD:ACE9301	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO288-18	T0701_002	BOLD:AAB9539	609[1n]	<i>Pomacentrus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO291-18	T0701_005	BOLD:ACC5690	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO294-18	T0701_008	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO297-18	T0701_011	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO298-18	T0701_012	BOLD:AAC2084	609[1n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO300-18	T0701_014	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO301-18	T0701_015	BOLD:AAN4283	609[0n]	<i>Plectropomus punctatus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO303-18	T0701_017	BOLD:ACW9154	609[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO304-18	T0701_018	BOLD:ACW9154	609[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO305-18	T0701_019	BOLD:ACC5690	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO308-18	T0701_022	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO312-18	T0702_001	BOLD:ACC5690	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO315-18	T0702_004	BOLD:AAE5342	609[0n]	<i>Hippichthys</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO317-18	T0702_006	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO318-18	T0702_007	BOLD:AAN4283	609[0n]	<i>Plectropomus punctatus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO319-18	T0702_008	BOLD:AAJ1709	609[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO320-18	T0702_009	BOLD:AAC0108	609[0n]	<i>Asterropteryx</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO323-18	T0702_012	BOLD:ACV7965	591[0n]	<i>Salaria</i>	Pièges lumineux

RFSIO	RFSIO327-18	T0702_016	BOLD:ACW8182	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO330-18	T0702_019	BOLD:AAD8454	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO332-18	T0702_021	BOLD:AAJ1709	609[0n]	<i>Ariosoma scheelei</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO334-18	T0703_002	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO335-18	T0703_003	BOLD:ACV7965	591[0n]	<i>Salarias</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO337-18	T0703_005	BOLD:AAJ8751	609[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO343-18	T0703_011	BOLD:AAB0587	609[0n]	<i>Caranx ignobilis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO346-18	T0703_014	BOLD:AAB6438	609[0n]	<i>Lethrinus mahsena</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO348-18	T0703_016	BOLD:AAB5978	609[0n]	<i>Parupeneus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO349-18	T0703_017	BOLD:AAG3690	609[0n]	<i>Torquigener flavimaculosus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO351-18	T0703_019	BOLD:AAU1214	609[0n]	Scorpaenidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO352-18	T0703_020	BOLD:AAD9453	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO353-18	T0703_021	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO354-18	T0703_022	BOLD:AAL9262	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO356-18	T0801_001	BOLD:AAD5600	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO357-18	T0801_002	BOLD:AAB2440	609[0n]	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO362-18	T0801_007	BOLD:ACW8182	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO364-18	T0801_009	BOLD:ABZ0131	609[0n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO367-18	T0801_012	BOLD:AAJ8751	609[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO369-18	T0801_014	BOLD:ACC1190	540[0n]	<i>Canthigaster</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO374-18	T0801_019	BOLD:AAD9453	609[0n]	<i>Nectamia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO376-18	T0801_022	BOLD:ACV7965	591[0n]	<i>Salarias</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO379-18	T0801_025	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO382-18	T0801_028	BOLD:AAE4046	609[0n]	<i>Acanthurus dussumieri</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO383-18	T0801_029	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO388-18	T0802_001	BOLD:AAL7906	609[0n]	Gobiidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO389-18	T0802_002	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO393-18	T0802_006	BOLD:AAE2821	609[0n]	<i>Synanceia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO397-18	T0802_010	BOLD:AAD3666	600[0n]	<i>Dipterygonotus balteatus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO398-18	T0802_011	BOLD:AAC4543	603[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO399-18	T0802_012	BOLD:AAB9539	609[0n]	<i>Pomacentrus</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO401-18	T0803_002	BOLD:AAD9105	609[0n]	<i>Ptereleotris evides</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO403-18	T0803_004	BOLD:AAA9764	609[0n]	<i>Myripristis</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO404-18	T0803_005	BOLD:AAB0871	609[0n]	<i>Selar</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO406-18	T0803_007	BOLD:AAB0587	609[0n]	<i>Caranx ignobilis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO408-18	T0803_009	BOLD:AAB3424	609[0n]	<i>Sargocentron</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO412-18	T0901_004	BOLD:AAU1500	609[0n]	<i>Halidesmus</i> sp. <i>Madagascar</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO416-18	T0902_004	BOLD:AAD8454	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO417-18	T0902_005	BOLD:AAE0701	609[0n]	<i>Psenes cyanophrys</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO419-18	T0903_002	BOLD:AAF8797	609[0n]	<i>Plectorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO425-18	T0903_008	BOLD:AAB2907	609[0n]	<i>Lutjanus monostigma</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO426-18	T0903_009	BOLD:AAC4542	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO428-18	T0903_011	BOLD:ACV9758	609[0n]	<i>Hypoatherina</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO434-18	T1001_005	BOLD:ACE6993	585[3n]	<i>Hippocampus</i>	Pièges lumineux

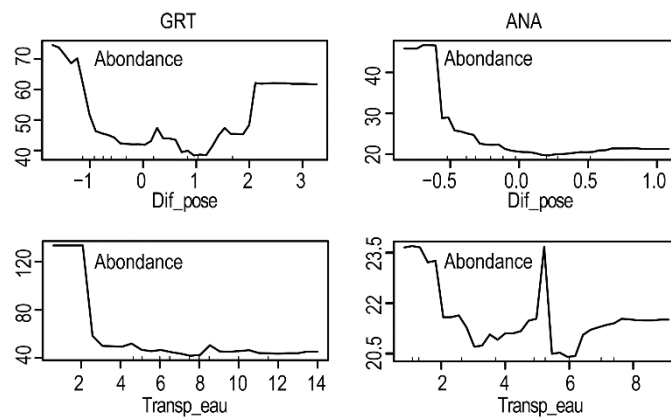
RFSIO	RFSIO437-18	T1001_008	BOLD:AAB0511	609[0n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO442-18	T1002_001	BOLD:AAB8394	609[0n]	<i>Zoramia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO443-18	T1002_002	BOLD:AAB8394	609[0n]	<i>Zoramia</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO446-18	T1002_005	BOLD:AAC4124	609[0n]	<i>Valenciennea</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO447-18	T1002_006	BOLD:AAB0511	606[2n]	<i>Lethrinus</i> BOLDAAB0511	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO449-18	T1002_008	BOLD:AAL7563	609[0n]	<i>Hypoatherina</i> sp.	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO450-18	T1003_001	BOLD:ABU8857	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO470-18	T1101_019	BOLD:AAC0108	609[0n]	<i>Asterropteryx</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO471-18	T1101_020	BOLD:AAC1522	597[0n]	<i>Lethrinus obsoletus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO473-18	T1102_001	BOLD:AAC1521	609[2n]	<i>Lethrinus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO475-18	T1102_003	BOLD:AAC0108	609[0n]	<i>Asterropteryx</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO479-18	T1102_007	BOLD:AAC2084	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO483-18	T1103_004	BOLD:AAE6131	609[0n]	<i>Petroscirtes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO487-18	T1201_004	BOLD:AAD2206	609[0n]	<i>Apogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO490-18	T1201_007	BOLD:ACY1702	606[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO493-18	T1201_010	BOLD:AAJ1260	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO498-18	T1201_015	BOLD:AAC6461	609[0n]	<i>Siganus argenteus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO499-18	T1202_001	BOLD:AAC4543	609[0n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO500-18	T1202_002	BOLD:AAD8726	609[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO508-18	T1202_010	BOLD:AAC4543	609[1n]	<i>Sebastapistes</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO509-18	T1202_011	BOLD:ACS5956	609[0n]	<i>Ostorhinchus gularis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO514-18	T1202_016	BOLD:ACV6948	609[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO515-18	T1202_017	BOLD:AAJ1260	609[0n]	<i>Ostorhinchus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO516-18	T1202_018	BOLD:AAD0400	609[0n]	<i>Sphyraena</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO524-18	T1202_026	BOLD:AAJ1264	606[1n]	<i>Pristiapogon</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO532-18	T1203_006	BOLD:AAD8726	609[0n]	<i>Fowleria</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO535-18	T1203_009	BOLD:ADN1799	609[0n]	Actinopterygii	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO538-18	T1203_012	BOLD:ACY1702	603[0n]	Apogonidae	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO542-18	T1203_016	BOLD:AAC8318	609[0n]	<i>Neopomacentrus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO544-18	T1203_018	BOLD:AAX0875	609[0n]	<i>Hippocampus camelopardalis</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO545-18	T1203_019	BOLD:AAD1433	609[0n]	<i>Parupeneus cyclostomus</i>	Pièges lumineux
RFSIO	RFSIO546-18	T1203_020	BOLD:ACS5956	609[0n]	<i>Ostorhinchus gularis</i>	Pièges lumineux



**Annexe 2.1 :** Graphes partiels des conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours des huit jours précédant l'échantillonnage sur une zone de 50 x 120 km et qui sont les plus importantes pour expliquer la richesse et l'abondance des post-larves de poissons observées aux sites du grand récif de Toliara (GRT) et Anakao (ANA). Avec SST : température de l'eau de surface (en °C), Chla : concentration en chlorophylle *a* (en mg.m<sup>-3</sup>), Vent\_U : vitesse du vent perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Vent\_V : vitesse du vent parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>), Courant\_U : vitesse du courant perpendiculaire à la côte (en m.s<sup>-1</sup>) et Courant\_V : vitesse du courant parallèle à la côte (en m.s<sup>-1</sup>).



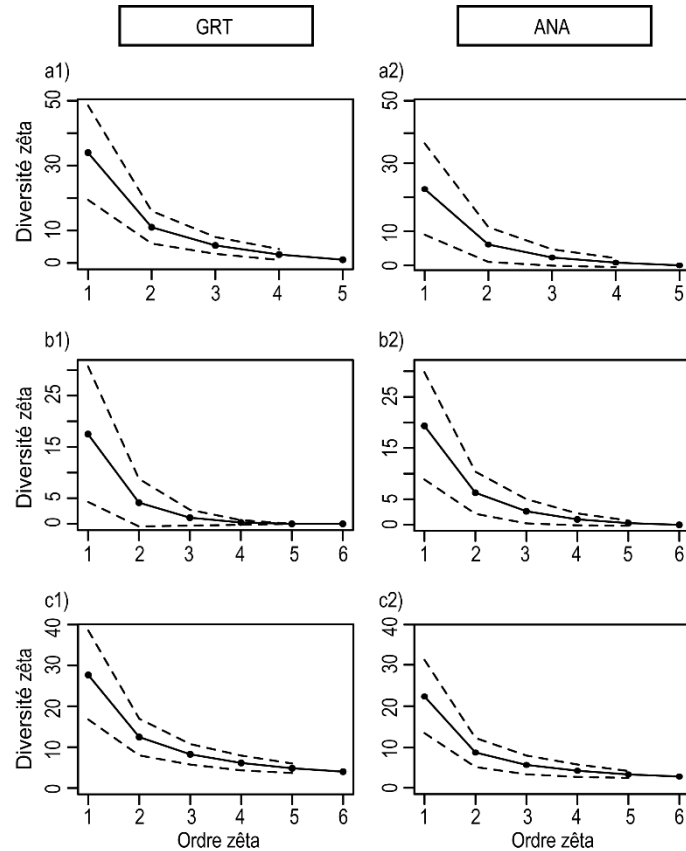
**Annexe 2.2 :** Graphes partiels des variables locales les plus importantes pour expliquer l'abondance des post-larves de poissons observée aux sites GRT (Grand récif de Toliara) et ANA (Récif d'Anakao). Avec Dif\_pose : la différence entre moment de la pose et moment du coucher du soleil (en minutes), et Transp\_eau : la transparence de l'eau (en m).



**Annexe 2.3 :** Importance des variables explicatives obtenue par permutation (%IncMSE) et rang (Rg) des variables expliquant les variations de la richesse (S) et de l'abondance (N) des post-larves capturées au site GRT (Grand récif de Toliara) et ANA (Récif d'Anakao). Les variables locales (LO) ont été combinées avec chacune des trois échelles des conditions océaniques obtenues par télédétection avant d'ajuster le modèle. Avec COT-PE, COT-ME, COT-GE : conditions océaniques obtenues par télédétection extraites au cours des 8, 16, et 24 jours avant la période d'échantillonnage sur une zone à petite, moyenne, et grande échelle. Voir **Tableau 2.1** pour les noms complets des variables.

Combinai sons	LO & COT	GRT				ANA			
		N		S		N		S	
		%IncMSE	Rg	%IncMSE	Rg	%IncMSE	Rg	%IncMSE	Rg
LO & COT-PE	Dif_pose	8,99	4	12,62	7	14,71	1	21,08	3
	SST_PE	9,77	2	13,40	5	9,50	7	-	-
	SST_LO	-	-	-	-	8,53	8	-	-
	Vent_V_PE	9,93	1	16,68	3	12,35	2	23,80	1
	Dif_relève	-	-	-	-	10,19	4	-	-
	Chla_PE	8,90	5	19,47	2	8,30	10	-	-
	Courant_V_PE	-	-	-	-	8,44	9	21,34	2
	Vent_V_LO	-	-	15,41	4	9,74	6	-	-
	Courant_U_PE	-	-	-	-	7,21	11	-	-
	Transp_eau	9,15	3	20,90	1	11,40	3	15,92	5
	Vent_U_LO	-	-	12,93	6	9,80	5	18,97	4
LO & COT-ME	Dif_pose	9,55	2	11,92	7	15,18	1	18,02	3
	SST_ME	12,68	1	17,83	2	13,14	2	21,86	1
	SST_LO	5,23	3	-	-	9,15	7	-	-
	Chla_ME	6,14	4	17,46	3	-	-	-	-
	SSS_ME	7,62	5	11,93	6	11,90	4	-	-
	Dif_relève	6,22	8	-	-	11,77	5	-	-
	Vent_U_ME	6,49	6	-	-	-	-	-	-
	Vent_V_LO	-	-	14,80	4	7,90	9	-	-
	Vent_U_LO	6,39	7	12,88	5	8,89	8	14,76	5
	Courant_U_ME	4,21	10	-	-	-	-	-	-
	Courant_V_ME	-	-	-	-	12,16	3	20,63	2
	Transp_eau	8,75	11	19,81	1	10,27	6	16,40	4
LO & COT-GE	Dif_pose	9,85	2	10,59	6	16,61	1	14,42	6
	SST_GE	15,30	1	18,49	3	12,78	3	15,15	4
	SST_LO	-	-	-	-	10,59	6	-	-
	Chla_GE	9,06	4	20,03	2	-	-	-	-
	Dif_relève	-	-	-	-	10,83	5	13,81	7
	SSS_GE	-	-	-	-	14,15	2	19,82	1
	Vent_V_LO	-	-	14,10	5	-	-	-	-
	Transp_eau	9,29	3	21,31	1	12,17	4	15,84	3
	Vent_V_GE	-	-	-	-	-	-	17,72	2
	Vent_U_LO	-	-	15,34	4	-	-	14,81	5

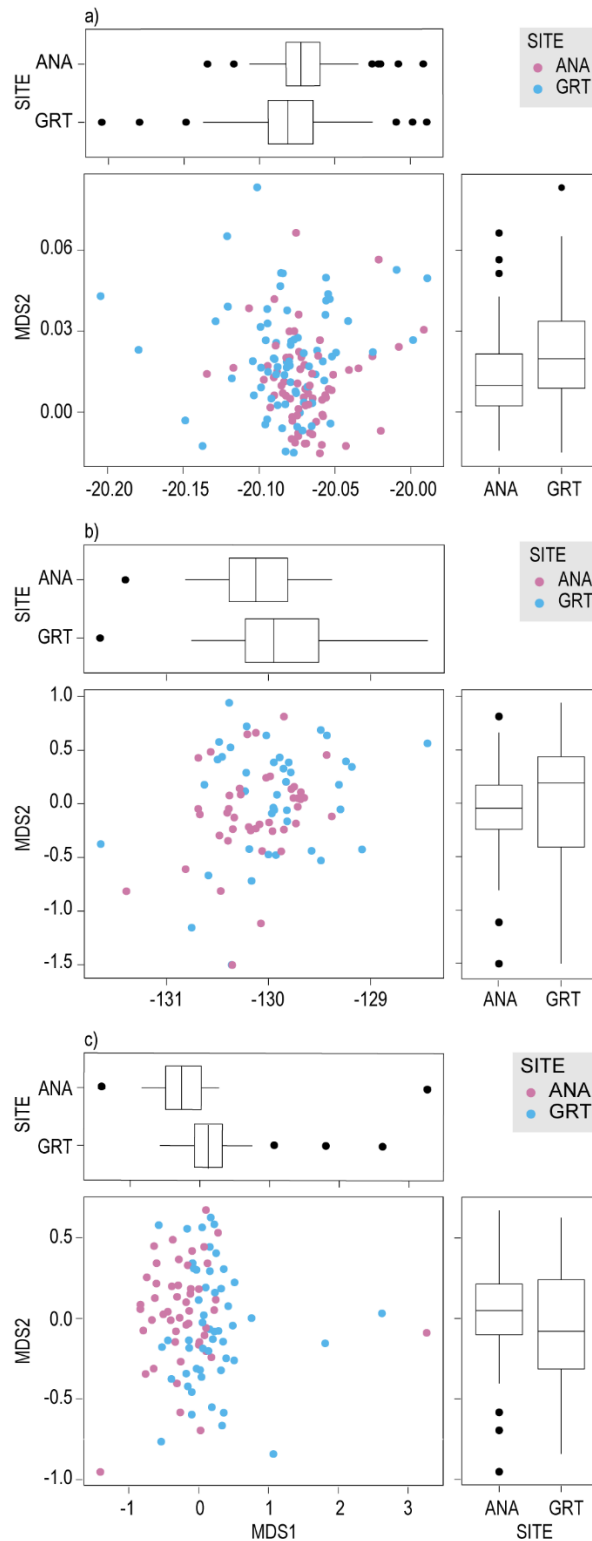
**Annexe 2.4 :** Nombre d'espèces communes (diversité zêta, points reliés par la ligne noire) à tous les échantillons d'une période d'échantillonnage donnée pour la saison chaude 2014-2015 (avec a1 pour GRT, a2 pour ANA), la saison chaude 2016-2017 (avec b1 pour GRT, b2 pour ANA) et pour la saison chaude 2017-2018 (avec c1 pour GRT, c2 pour ANA). L'ordre zêta correspond au mois d'échantillonnage avec un total de cinq (année1) à six (années 2 et 3) mois par site. Les lignes en pointillées indiquent le nombre minimal d'espèces communes minimum (ligne inférieure) et maximum (ligne supérieure) entre les échantillons. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.



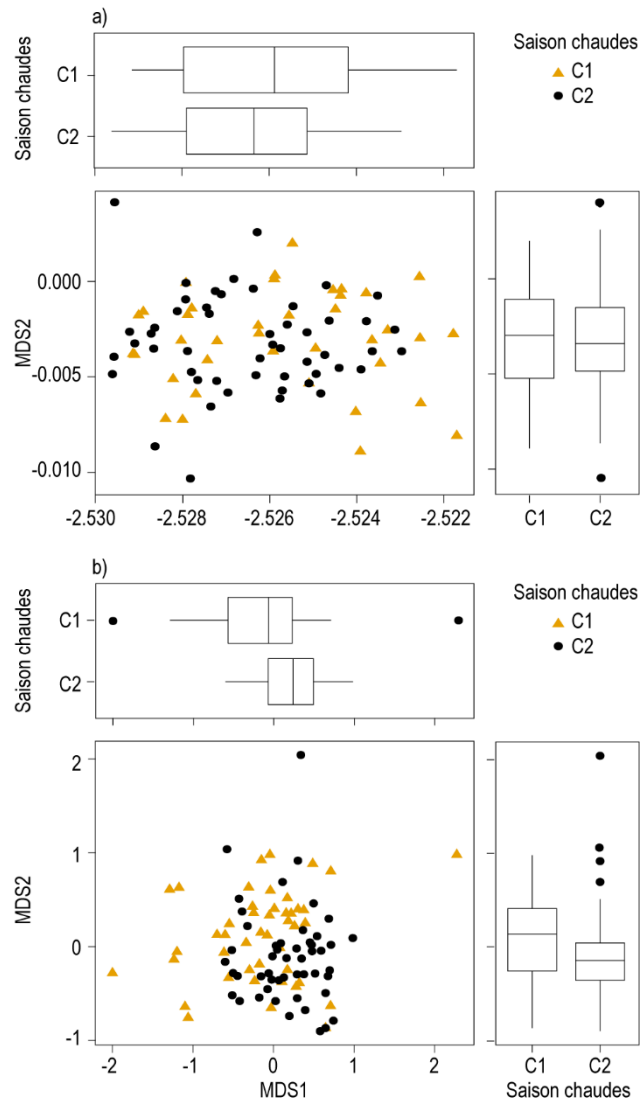
**Annexe 3.1** : Contribution de chaque caractéristique du substrat benthique basée sur le test SIMPER, avec Av. contrib : contribution moyenne sur chaque site. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.

	Contribution	Av. contrib pour GRT	Av. contrib pour ANA	Contribution cumulée
Macroalgue	0,13	0,71	0,18	0,28
Phanérogame	0,05	0,09	0,20	1,00
Coraux vivants	0,08	0,34	0,41	0,45
Coraux morts	0,07	0,51	0,67	0,76
Sable	0,07	0,26	0,54	0,61
Débris	0,06	0,14	0,33	0,88

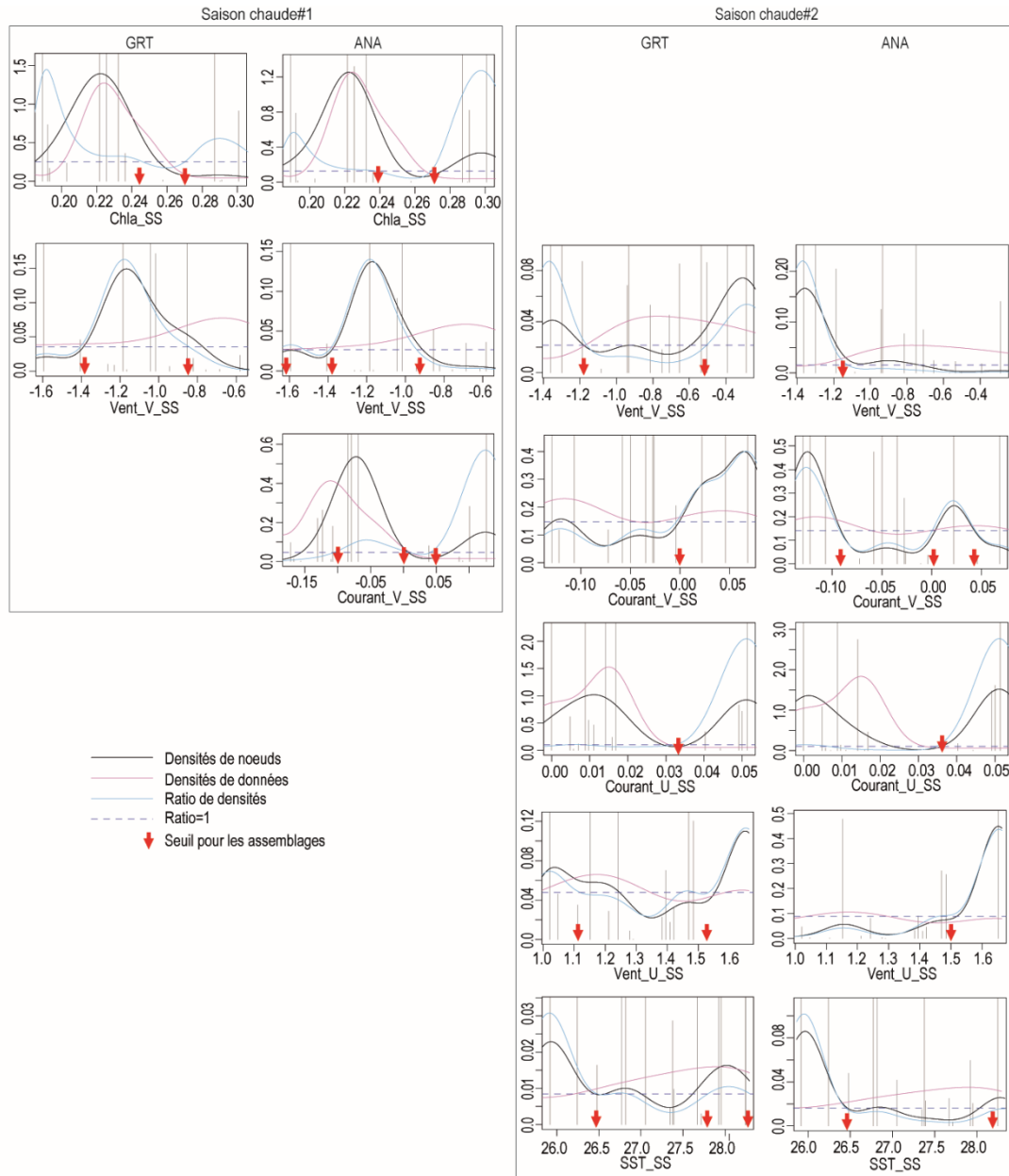
**Annexe 3.2 :** Ordination par « multidimensional scaling » de la variabilité spatiale des assemblages des post-larves de poissons, a) pour les deux saisons chaudes combinées, b) pour la première saison chaude, et c) pour la seconde saison chaude. Les points bleus correspondent au site GRT et les points roses au site ANA. La variabilité des assemblages des post-larves de poissons le long de chaque axe est affichée par les boîtes à moustaches au dessus et à droite de la figure. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.



**Annexe 3.3 :** Ordination par « multidimensional scaling » de la variabilité interannuelle des assemblages des post-larves de poissons : a) pour GRT, et b) pour ANA avec des points marrons pour la première saison chaude et des points noirs pour la seconde saison chaude. La variabilité des assemblages des post-larves de poissons le long de chaque axe est affichée par les boîtes à moustaches en dessus et à droite de la figure. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.

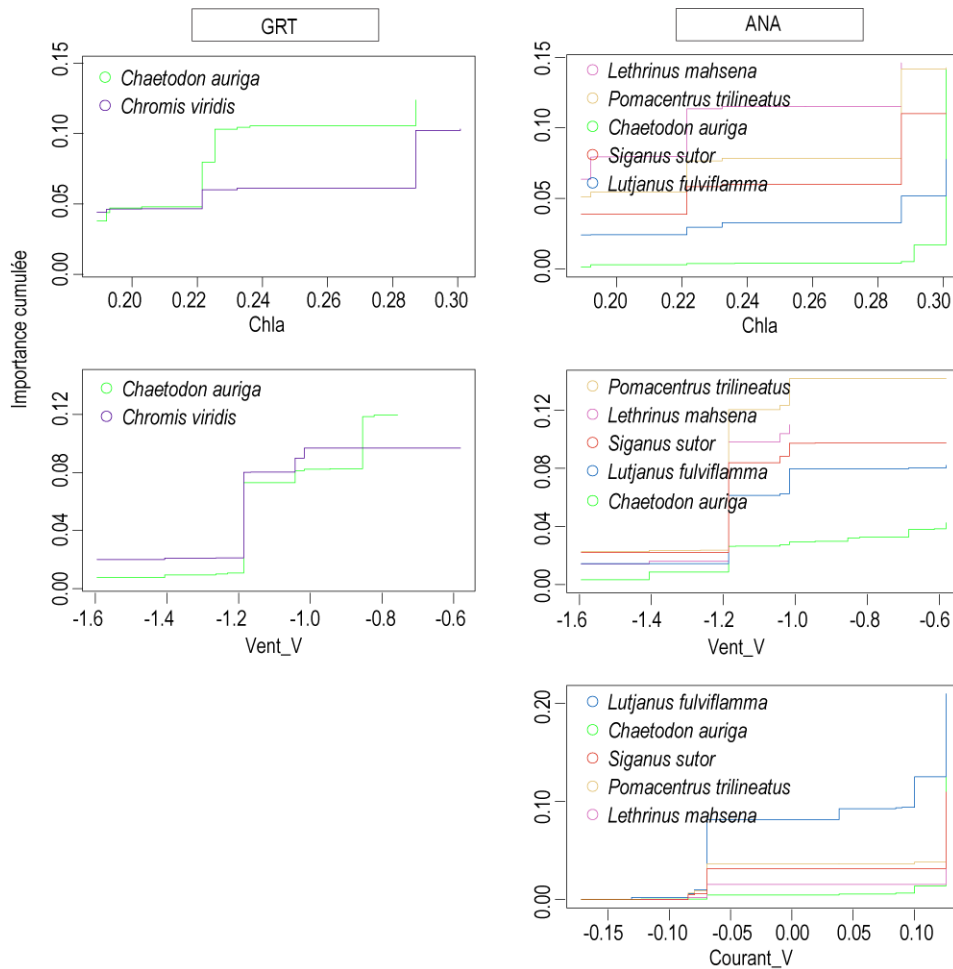


**Annexe 3.4 : Seuils (flèches rouges) pour les variables expliquant le mieux les assemblages de post-larves de poissons. Ces seuils correspondent à la valeur de la variable lorsque le ratio de densités (trait plein bleu) devient supérieur à 1 (trait horizontal pointillé bleu). Les traits pleins noir et rose correspondent respectivement à la densité des nœuds et la densité des données. L'axe des Y correspond à ces valeurs de densités.**

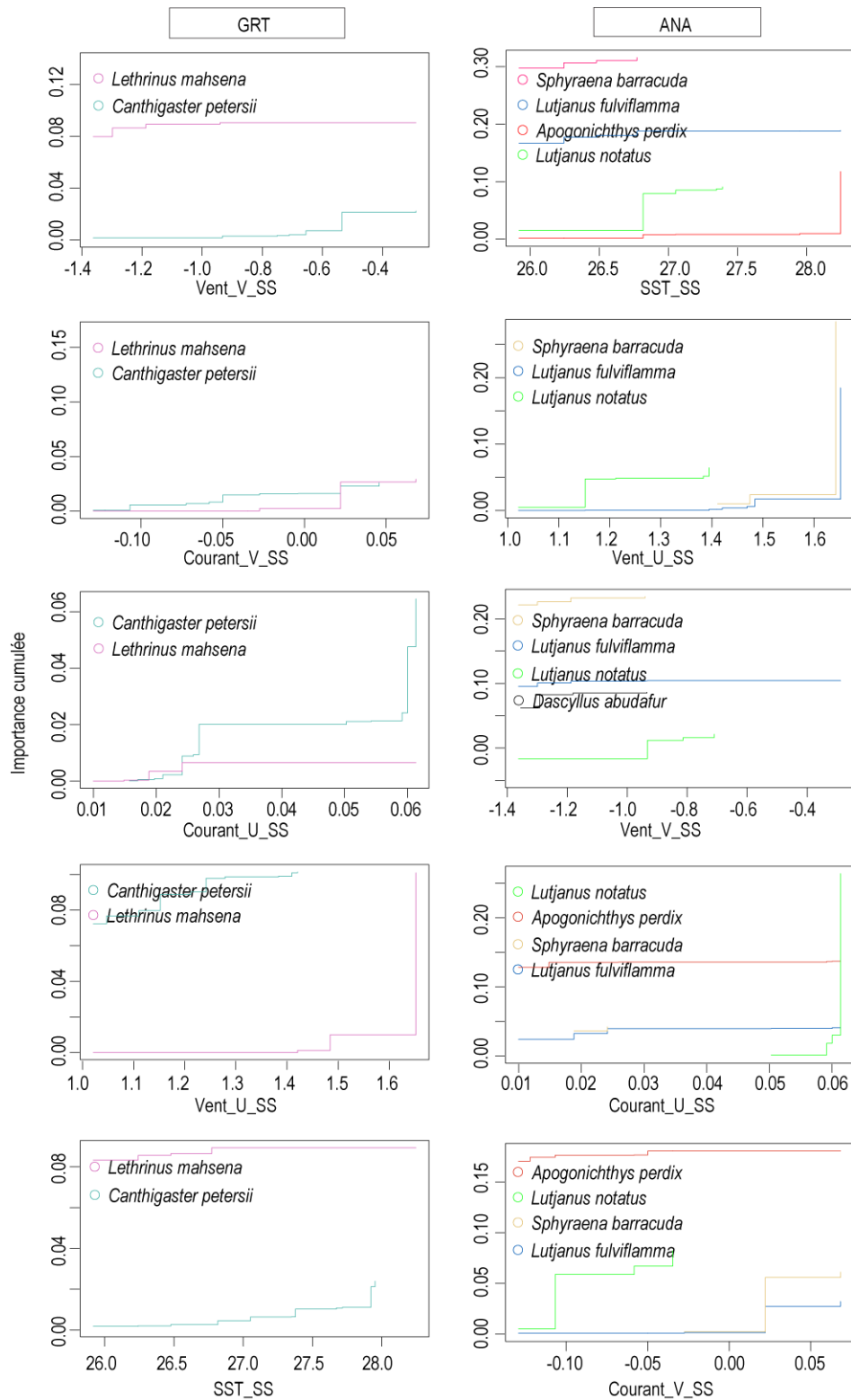




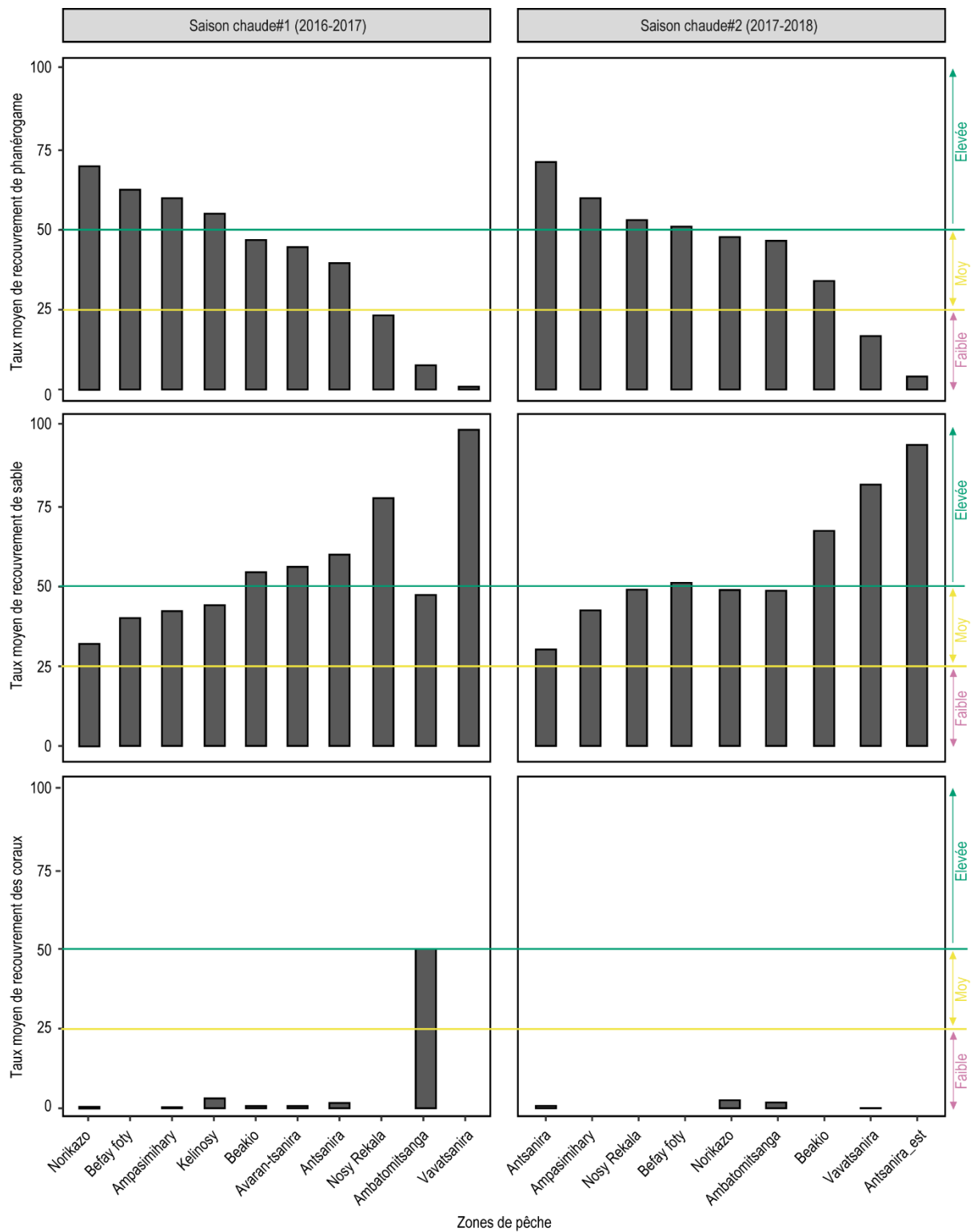
**Annexe 3.5 :** Courbes d'importance cumulée (R<sup>2</sup>) des conditions océaniques obtenues par télédétection dans les deux sites pour la première saison chaude montrant la réponse de chaque espèce le long du gradient de valeurs de chaque variable explicative. Les valeurs les plus élevées, à droite de chaque courbe, correspondent à la contribution à R<sup>2</sup> de chaque variable explicative, comme indiqué dans la Figure 3.9. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.



**Annexe 3.6 :** Courbes d'importance cumulée (R<sup>2</sup>) des conditions océaniques obtenues par télédétection dans les deux sites pour la seconde saison chaude montrant la réponse de chaque espèce le long du gradient de valeurs de chaque variable explicative. Les valeurs les plus élevées, à droite de chaque courbe, correspondent à la contribution à R<sup>2</sup> de chaque variable explicative, comme indiqué dans la Figure 3.9. Avec GRT : Grand récif de Toliara et ANA : Récif d'Anakao.



**Annexe 4.1 :** Caractéristiques du fond dans les zones de pêche pour chaque saison chaude, et définition des classes de phanérogames, de sable et de coraux. Les lignes verte, jaune, et rose correspondent respectivement aux taux de recouvrement élevée, moyen, et faible pour chaque caractéristique.



**Annexe 4.2 :** Taxons contribuant à la différence des assemblages de juvéniles en fonction des différentes classes de recouvrement par les phanérogames détectées par des analyses SIMPER. Av.Elevée, Av.Moy et Av.Faible correspondent respectivement aux moyennes en termes de nombre d'individus par ha observées dans les zones de pêche fortement, moyennement et faiblement couvertes par des phanérogames.

a) Recouvrement des phanérogames Elevé vs Moyenne

<b>Taxon</b>	<b>Av.Elevée</b>	<b>Av.Moy</b>	<b>Contributions cumulées</b>
<i>Siganus sutor</i>	401	297	0,18
<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	307	227	0,31
<i>Oplopomus</i> [BOLD:AAI3352]	123	42	0,37
<i>Scarus</i> [BOLD:AAD0849]	60	62	0,42
<i>Calotomus spinidens</i>	77	67	0,46
<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6131]	91	47	0,50

b) Recouvrement des phanérogames Elevé vs Faible

<b>Taxon</b>	<b>Av.Elevée</b>	<b>Av.Faible</b>	<b>Contributions cumulées</b>
<i>Siganus sutor</i>	401	252	0,17
<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	307	174	0,29
<i>Oplopomus</i> [BOLD:AAI3352]	123	89	0,36
<i>Stolephorus</i> [BOLD:AAG4825]	60	98	0,41
<i>Scarus</i> [BOLD:AAD0849]	77	55	0,46
<i>Petroscirtes</i> [BOLD:AAE6131]	91	29	0,50

c) Recouvrement des phanérogames Moyenne vs Faible

<b>Taxon</b>	<b>Av.Moy</b>	<b>Av.Faible</b>	<b>Contributions cumulées</b>
<i>Siganus sutor</i>	297	252	0,19
<i>Stethojulis</i> [BOLD:ADI2646]	227	174	0,29
<i>Oplopomus</i> [BOLD:AAI3352]	42	89	0,35
<i>Stolephorus</i> [BOLD:AAG4825]	19	<b>98</b>	0,41
<i>Scarus</i> [BOLD:AAD0849]	62	55	0,46
<i>Calotomus spinidens</i>	67	29	0,50

# Article 1 : Predicting species richness and abundance of tropical post-larval fish using machine learning

## Marine Ecology Progress Series





Henitsoa Jaonalison as Author [CHANGE ROLE]

DASHBOARD

PROFILE

[ SIGN OUT ]

### Dashboard

	Submission/Title/Type	Status	Action
 Delete <a href="#">[Author files]</a>	Manuscript ID: <b>MEPS-2019-07-034</b> Predicting species richness and abundance of tropical fishes post-larvae using Random Forest algorithms Type: Research Article Authors: Henitsoa Jaonalison (Corresponding Author) Submitted: 2019-08-19	In review	 See progress

Henitsoa Jaonalison<sup>1\*</sup>, Jean-Dominique Durand<sup>2</sup>, Jamal Mahafina<sup>1</sup>, Hervé Demarcq<sup>3</sup>, Nils Teichert<sup>4</sup>, Dominique Ponton<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara, Route du Port Mahavatse II – Toliara 601 – Madagascar

<sup>2</sup> MARBEC, Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Bat 24 cc 093 Place Eugène Bataillon 34095 cedex Montpellier, France

<sup>3</sup> MARBEC, IRD, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, Sète, France

<sup>4</sup> UMR 7208 BOREA (Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques), Sorbonne Université, MNHN, CNRS, UMPC, Université Caen, Univ Antilles Guadeloupe, IRD – Station Marine de Dinard – CRESCO, Dinard, France.

<sup>5</sup> ENTROPIE, IRD-Université de La Réunion-CNRS, Laboratoire d'Excellence CORAIL, c/o Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara, Route du Port Mahavatse II – Toliara 601 – Madagascar

\* Corresponding author: [jaonasat@gmail.com](mailto:jaonasat@gmail.com)

**Running page head:** Prediction of post-larval supply onto nearshore

## ABSTRACT

The previous studies aimed at modeling of the species richness (S) and abundance (N) of marine fishes mostly used environmental variables recorded locally during fish sampling (i.e. local variables), and merely focused on juvenile and adult fishes due to the difficulty of obtaining accurate estimates of S for post-larvae. Based on Random Forest, and precise estimations of S using DNA barcoding, the current study aimed at predicting S and N of post-larvae caught with light-traps at two coastal sites in SW Madagascar. The models were based on combinations of local variables with remotely sensed oceanic conditions for periods of eight, sixteen, and twenty-four days preceding fish sampling over small- (50x120 km<sup>2</sup>), medium- (100x200 km<sup>2</sup>), and large-scale (200x300 km<sup>2</sup>), respectively. The predictive models developed using the combination of local and small scales variables predicted more accurately S and N with 60% and 50% accuracy, respectively. The performance of models predicting N appeared influenced by the spatial differences in water masses between the two sites, while the models predicting S seemed to be less variable spatially. The Sea Surface Temperature (SST), the chlorophyll *a* (Chl*a*), and the alongshore wind speed were the most important small scales variables for predicting S and N. The thresholds of SST (27.0°C) and Chl*a* (0.22 mg m<sup>-3</sup>) were observed during the November to December period only. This suggests that S and N could be only predicted before Tropical Storm season as it possibly reduces the success of fish larvae settlement by washing them away from nearshore.

**Key words:** fish post-larvae, DNA barcoding, surface water masses, remote sensing, Random Forest, modeling.

## 1. INTRODUCTION

Several studies have pointed out the critical need of surveying presettlement fish, aka post-larvae for monitoring marine ecosystems (Hsieh et al. 2005, Cowen et al. 2007, Koslow et al. 2013). Indeed, the distribution, specie richness, and abundance of post-larvae may change under the influence of biophysical processes (Jackson et al. 2001, Leathwick et al. 2006, Mavruk et al. 2018) and the increasing stress from anthropogenic activities (Jackson et al. 2001). Surveying how the species richness and abundances of post-larvae vary in time may thus help document ecosystem modifications (Wernberg et al. 2013) and detect changes in fish communities (Koslow & Wright 2016). Indeed, the supply of post-larvae onto the nearshore habitat is a function of spawning stock size (Moser & Watson 1990), but also determine the renewal of adult fishes (Takahashi & Watanabe 2004). The central role of post-larvae in fish population dynamics highlights the urgent need for a better understanding on how species richness (S) and abundance (N) vary in nearshore habitats.

The close relationships between post-larvae survival and displacement, and the biophysical factors (including hydrodynamic conditions and food availability) should allow predicting their S and N in near-shore habitats. These predictions may inform about the structure of future settled fishes, and thus adult populations, important information for assisting resource management (Francis et al. 2011). Thus, S and N of post-larvae are not only central for surveying fish populations, but also for ecological modeling by integrating environmental variables (Nicolas et al. 2010, França et al. 2012). Most of previous modeling studies were limited by the modeling techniques used for predicting S and N of fishes. For exemple, Francis et al. (2005) and Klemas (2012) used Generalized Additive Models (GAM) for predicting N of fish, while Vasconcelos et al. (2015) used Generalized Linear Models (GLM) for predicting S of estuarine fish. However, França & Cabral (2015) found the outperformance of Classification and Regression Trees (CART) for predicting S of juvenile estuarine fishes compared to GLM, GAM, and Boosted Regression Trees (BRT) which present high sensitivity to changes in training and test datasets. Knudby et al. (2010) had otherwise found the higher performance of Random Forest in predicting the richness of fish compared to the modeling techniques mentioned above, including CART. These modeling studies were always focused on juveniles and adult estuarine fish as an accurate identification of post-larvae at the species level is often difficult. The few previous modeling studies on post-larvae focused merely on a single specie (Jenkins et al. 1999, Koehl et al. 2007), or to individuals identified at family level (Burgess et al. 2007).

Moreover, all of these previous modeling studies aimed at modeling S and N were based on variables recorded during sampling, either in-situ or using Remotely Sensed Oceanic Conditions. However, environmental variables recorded before the sampling period using remotely sensed oceanic conditions (RSOC) should be important for modeling S and N as they may influence post-larvae spatial distribution, survival, and the structure of larval fish supplying the coastal habitat. To our knowledge, the RSOC during the few days preceding sampling have never been used for predicting S and N of post-larvae, and the usefulness of this approach thus remains to be demonstrated. Although, developing predictive models based on RSOC remains challenging, this approach has been successfully used to predict the occurrence of jellyfish blooms (Albajes-Eizagirre et al. 2011).

Based on accurate estimates of S using DNA barcoding, this study aimed at 1) identifying the best RSOC scales for accurately predicting the variations of S and N of post-larvae; 2) defining the main RSOC variables affecting the variations of S and N; and 3) discovering how the performances of the models varied between two contrasted coastal sites. We hypothesized (i) RSOC variables extracted over small scale would better predict the variations of S and N of post-larval tropical fishes than the local, medium-, and large-scale variables, and (ii) the significant important variables should be similar for both S and N in the both sites. For reaching this aim and testing this hypothesis, we used random forest (RF) for modeling S and N of post-larval tropical fishes sampled at two coastal and contrasted sites of southwestern Madagascar. RF models were based on locally recorded information (local variables) and RSOC variables recorded at different spatial and temporal scales before each sampling period.

## **2. MATERIALS & METHODS**

### **2.1. Study site, sampling and identification process**

This study was carried out at two sites approximately 50 km apart in southwestern Madagascar (**Fig. 1**). The first site, off Anakao (ANA), corresponded to a flat coral reef surrounding Nosy Ve Island which is situated 10 km south of the permanent Onilahy River. This site is influenced by the plume of the Onilahy River when northerly winds blow. The influence of the river flow explains the variability of water masses characteristics between December and February (from 23.5 to 29 °C for sea surface temperature and from 32 to 35 for salinity), i.e. during the warm and rainy season (Jaonalison et al. 2016).

The second site (GRT) was located in the northern part of the Great Barrier Reef of Toliara (**Fig. 1**). This reef stretches over 19 km and represents approximately 33 km<sup>2</sup> of structurally



diverse shallow reef areas where coral diversity has declined since the '60s (Bruggemann et al. 2012). The GRT site is situated 4.5 km south of the non-permanent Fiherenana River, and 25 km north of Onilahy River. Characteristics of water masses also vary at GRT with sea surface temperature ranging from 24 to 28 °C, and salinity between 33 and 36 (Jaonalison et al. 2016). Nevertheless, the characteristics of water masses at GRT can be considered less variable than at ANA as diurnal tidal currents induce a regular intense mixing in the northern part of the Great Barrier Reef (R. Arfi unpubl. data).

This work was based on a monthly sampling during three austral warm seasons (November to April) in 2014-2015, 2016-2017, and 2017-2018. Sampling was performed during three consecutive nights of the new moon period as the peak in post-larvae arrival is mainly observed during this period of the lunar cycle (Robertson et al. 1988). At each site, three light traps called “SLEEP” (Collet et al. 2018) were set up at dusk and retrieved the following morning. The collected post-larvae were transported alive to the laboratory where they were sorted by morphospecies. One specimen per morphospecies was randomly selected and photographed with a camera Nikon model D90 equipped with a Sigma 105 mm macro lens. The camera was connected directly to a computer equipped with the Adobe Lightroom® software used for managing the photos and all the information related to each specimen. A fragment of tissue of each photographed specimen was preserved in 90% ethanol and stored at -20°C until total DNA extraction. DNA extraction and sequencing were performed at the CEMEB of the University of Montpellier, see Collet et al. (2018) for a complete description of the process. DNA sequences of the CO1 (Cytochrome Oxidase 1) gene were manually adjusted after visual inspection using “Chromas 2.6.4” (available at <http://technelysium.com.au/wp/chromas/>). The adjusted sequences were then edited and aligned with Clustak W using MEGA 7.0 (Kumar et al. 2016). COI sequences, with the image of the corresponding specimen, were then uploaded into a Barcode of Life Data System database [BOLD public dataset DS-PHDJAO]. In BOLD, each sequence was automatically assigned a Barcode Index Number (BIN, Ratnasingham & Hebert 2013). We adopted the subsequent approach for assigning a species name to each BIN. First, if the BIN corresponded to only one species in BOLD, and this species was observed in this BIN only, the specimen was identified as “Genus+species”. Second, if the BIN corresponded to more than one species of the same genus, or if the species’ name corresponded to different BINs in BOLD, the specimen was identified as “Genus+BIN” (e.g. *Lethrinus* [BOLD:AAB0511]). Third, if the BIN corresponded to species from different genera, but belonging to the same family, the specimen was identified as “Family+BIN” (e.g. Gobiidae

[BOLD:ACV9382]). Note that identifications such as “Genus+BIN”, or “Family+BIN”, do correspond to an identification to the species level as each BIN corresponds to an operational taxonomic unit, and thus to a putative species (Ratnasingham & Hebert 2013). When DNA barcoding failed, identification remained at the morphospecies level (e.g. Congridae\_gen sp\_1HJ).

The number of species (S) and individuals (N) in each sample did not take into account the small pelagic fish species (Clupeiformes and Atheriniformes). Although SLEEP light-traps are designed in order to not retain individuals of these species, they can be randomly abundant in some catches. Their abundances were thus considered in the models among the local variables as important numbers of small pelagic fishes may reduce the efficiency of the light traps for catching reef fish post-larvae. The variability of the composition of the catches was evaluated based on the number of common species to both sites each month, and can be visualized from curves generated by the function “zeta-diversity decline” in zetadiv package.

## **2.2. Environmental variables**

Several local variables were recorded at each site when the light-traps were set: sea surface temperature (using a thermometer), water transparency (using a Secchi disk), wind speed and direction (using an anemometer and a compass). Due to technical problems, sea surface salinity was recorded for the 2017-2018 sampling season only and was thus not retained for analyses. These local variables were selected as they can influence either the efficiency of light-traps (Hickford & Schiel 1999) or the S and N of post-larvae (Harris et al. 2001, Chen et al. 2018). Due to logistical constraints, the light-traps were not set at fixed time. The difference between the time of sunset and light-trap-setting, and between the time of sunrise and light-trap collection, were calculated and included among the local variables.

Remotely Sensed Oceanic Conditions (RSOC) were extracted from three areas of increasing surfaces (Fig. 1) and increasing time periods. The spatial and temporal scale considered in this study are based on James et al. (2002) who suggested that fish larvae could be transported 21 to 43 km over 6 days. Applying the same proportion, we hypothesized that larvae could be influenced by environmental factors: 1) up to 50 km from the coast over an eight days period before the sampling night for the small scale (RSOC-SS); 2) up to 100 km and 16 days for the medium scale (RSOC-MS); and 3) up to 200 km from the coast and 24 days for the large scale (RSOC-LS). The RSOC-SS, -MS and -LS included the composite MUR Sea Surface Temperature product (JPL 2015) available at <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/Aquarius/>, the

AQUARIUS Sea Surface Salinity (Meissner & Wentz 2016) available at <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/Aquarius/>, the level-3 daily data set of chlorophyll *a* concentration from MODIS (NASA Ocean Biology Processing Group 2017) from <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>. The WindSat data (available at [www.remss.com](http://www.remss.com)) are produced by Remote Sensing Systems and sponsored by the NASA Earth Science MEaSUREs DISCOVER Project and the NASA Earth Science Physical Oceanography Program (Wentz et al. 2013). Finally, the OSCAR surface current velocity (ESR 2009) were obtained from <https://www.esr.org/research/oscar/oscar-surface-currents/>. All data sets and variable names are summarized in **S1**. The spatial and temporal resolution of these RSOC variables, as well as their corresponding number of pixels (for each variable, one pixel denotes one information) were detailed in **S2**. For each variable, information from these pixels for each day were averaged over 8, 16 and 24 days.

### 2.3. Random forest modeling

Before building each Random Forest (RF) model, each dataset (DS) was split into a training dataset (Train-DS) containing 75% of the original data, and a testing dataset (Test-DS) containing 25% (**Fig. 2b**). Each Train-DS was used to build a RF model while each corresponding Test-DS was used to test the accuracy of the model.

The RF algorithm used for fitting the models was chosen as this machine learning technique can be used with data presenting non-constant variance distributions, or unbalanced data. This technique can also easily deal with missing values (Potts & Elith 2006) and allows for nonlinear relationships between predictors (Darst et al. 2018). The number of predictors randomly sampled at each node ( $m_{try}$ ), and the number of trees ( $n_{tree}$ ), are the main parameters for RF algorithms (Liaw & Wiener 2002). In the present study, 500 trees were retained for all the models as this value gave the minimum error estimates. As the number of predictors ( $p$ ) for each model was always lower or equal to 14,  $m_{try} = \sqrt{p}$  was used by default for all the models. The goodness of fit of each RF model was measured using the percentage of deviance ( $R^2_{train}$ ) it explained, the best model was the one presenting the highest explained deviance.

As multicollinearity and redundancy of variables can influence a goodness-of-fit of a RF model and its interpretability (Murphy et al. 2010), variable selection is an important step for reducing candidate variables. We used the Random Forest-Recursive Feature Elimination algorithm (RF-RFE, **Fig. 2b**) that corresponds to the “wrapper” selection methods (Guyon & Elisseeff 2003, Genuer et al. 2010). According to Darst et al. (2018), this algorithm mitigates the impact of correlated predictors on a RF model by selecting the group of predictor variables that

corresponds to the lowest root mean square error of prediction ( $RMSE_{RF-RFE}$ ). Variable selection with the RF-RFE algorithm was also run using train-DS.

For RF models based on regressions, the mean square error (%IncMSE) is the most widely used, and a more reliable, metric for measuring the relative importance of each variable (Genuer et al. 2010). In this study, %IncMSE was used to rank the relative contribution of the predictor variables on S and N variations, the significance of predictor contribution being bootstrapped using 500 permutations. The partial effect of each important predictor was then plotted to estimate its relationship with the response variable S and N. These partial plots also allowed to determine how predictors affected the response variable, if some threshold values (Thres.) were observed, what was the direction of the effect for wind and current, etc.

Testing the efficiency of model in predicting the response variable was the last step of the modeling process. Two metrics were used for assessing the predictive performance of the model. The first metric was the coefficient of determination (R<sup>2</sup>-Test) between the predicted values from the fitted model and the observed value from Test-DS (**Fig. 2b**). R<sup>2</sup>-Test values vary between 0 and 1, where values close to 1 indicate the high performance of prediction and values close to 0 denote the worse. The second metric was the root mean square error of prediction (RMSE-Test). RMSE-Test was used for comparing the predictive performance of the models built for each of the three scale of RSOC when values of their R<sup>2</sup>-Test were equal, a lower RMSE-Test denoting a better predictive model.

#### **2.4. Datasets used for random forest modeling**

For each sampling sites separately, models for S and N were run independently with local variables, small scale variables (RSOC-SS), medium scale variables (RSOC-MS), and large scale variables (RSOC-LS) (**Fig. 2a**, step1). This first step allowed 1) to select the important local variables, and 2) to compare the fit goodness of the model using local variables against those using the three scales of RSOC. As some local variables may play an important role in the variation of S and N, the important local variables selected by RF-RFE were added to RSOC-SS, RSOC-MS, and RSOC-LS variables (**Fig. 2a**, step2). This second modeling phase allowed to compare the goodness of fit of models without (step1), or with (step2), the important local variables.

Data analyses and modeling were all performed with R programming software R.5.1 (R Core Team 2018), using the “zetadiv” package (Version 1.1.1, Latombe et al. 2018) for assessing the spatial variability of shared species, the “caret” package (Version 6.0-84, Kuhn 2019) for

variables selection with RF-RFE, the “RandomForest” package (Version 4.6-14, Breiman et al. 2018) for RF model fitting and the “rfpermute” package (Version 2.1.5, Archer 2016) for estimating the significance of importance metrics of RF models based on 500 permutations.

### 3. RESULTS

#### 3.1. S and N of post-larvae

A total of 277 samples, 141 at GRT and 136 at ANA, were obtained over the three austral warm seasons. The difference in terms of sampling effort among sites were associated to logistic problems. A total of 238 species (114 at species level, 76 at genus+[BIN] level, 15 at family+[BIN] level, and 33 morphospecies) were caught, 190 at GRT, 165 at ANA, 116 being observed at both sites (**S3**). At GRT site, S varied between 1 and 29 species per trap and night and N between 1 and 673 individuals per trap and night. At ANA site, S and N ranged from 1 to 17 species, and 1 to 202 individuals per trap and night, respectively. The highest values of S and N were observed from November to December for the both sites (**Fig. 3**). At both sites, catches were mostly dominated by Apogonidae, Lethrinidae, Pomacentridae, Lutjanidae, Siganidae, Chaetodontidae, and Acanthuridae.

#### 3.2. Goodness-of-fit of models without and with local variables

Based on the percentage of deviance explained by the models (i.e. the goodness-of-fit of each model, R2-Train, **Table 1**), the variations of S at GRT and ANA appeared better explained when the local variables were associated with RSOC variables. R2-Train based on local variables only were only 30% for GRT and 36% for ANA, but increased to 52-53% (GRT) and 45-46% (ANA) when local variables were associated to RSOC. When comparing R2-Train of the models for S between sites, the variation of S at GRT tended to be better explained by the RSOC variables than at ANA (52-53% against 45-46%).

The goodness of fit of models revealed that the variations of N were better explained by local variables. Indeed, no clear improvements in the goodness-of-fit of models were observed when combining the local variables with each of the three scales of RSOC. R2-Train varied from 29% at GRT and 52% at ANA when using local variables alone, to 26-29% at GRT and 52-55% at ANA when using the combinations (**Table 1**). However, the variations of N were better explained by local variables at ANA (R2-Train=52%) than at GRT (R2-Train=29%).

Among local variables, based on permutation test, two were detected as important variables for explaining the variations of S and N: the setting time of traps (Dif\_set) and water turbidity (Water\_turb) whatever the scales of RSOC considered (**S4**).

### 3.3. Performance of RF models for predicting for S and N

Highest R<sup>2</sup>-Test and the lowest RMSE-Test values indicated that the combination of LO with the RSOC extracted during the eight days preceding sampling over small-scale (RSOC-SS) appeared to predict more accurately the variation of N at each sites, and S at ANA, than with RSOC-MS and RSOC-LS (**Table 2**). Interestingly, whatever the set of variables used for predicting S at GRT, R<sup>2</sup>-Test values remained constant and RMSE-Test values varied only between 4.91 and 4.95 (**Table 2**).

Based on R<sup>2</sup>-test, the performance of the RF models for predicting the variations of S using RSOC-SS were similar at each site: 0.49 for GRT and 0.48 for ANA (**Table 2**). But, RF tends to under-predict the high value of S at GRT compared to ANA (**Fig. 4**). In contrast, N of presettlement fish appeared to be more accurately predicted at GRT than at ANA (R<sup>2</sup>-Test=0.59 and 0.49, respectively, **Table 2**). But, RF model appeared to over-predict N at GRT compared to ANA (**Fig. 4**).

### 3.4. Contribution and thresholds of RSOC-SS

The permutation importance measure (%IncMSE) revealed that three predictors significantly contributed to explain variation in S and N at GRT, while up to six predictors were selected at ANA site (**Fig. 5**). Sea Surface Temperature (SST), concentration of chlorophyll *a* (Chla) and the alongshore wind speed were the common important variables predicting the variation of S and N at the two sites (**Fig. 5**); their rank of importance was, however, higher at GRT than at ANA. High values of S and N were observed when the SST remained under 27 °C, Chla below 0.22 mg m<sup>-3</sup>, and the northerly wind speed was more than 1.5 m s<sup>-1</sup> (**Fig. 5**). Interestingly, the current speed along the two directions appeared relevant in predicting S and N at ANA site, although their importance ranked always lower.

## 4. DISCUSSION

To our knowledge this is a pioneering study predicting S and N of presettlement fish based on a) precise species identification using DNA barcoding, b) Random Forest and c) Remotely Sensed Oceanic Conditions (RSOC) extracted over a period of several days preceding sampling and over different scales. Our findings revealed the importance of the combination between local variables and RSOC extracted during the eight days preceding sampling over small-scale (RSOC-SS) for predicting S and N. Few previous studies have used RSOC to model marine communities. Using a computational intelligence algorithm, Albajes-Eizagirre et al. (2011) extracted past day RSOC including water mass (SST and Salinity) and a proxy of food availability (Chla) to predict the occurrence of jellyfish blooms in the Catalan coast of northwestern Mediterranean Sea. These authors found a strong relationship between the minimum value of salinity and the appearance of jellyfish blooms. A descriptive modeling approach based on Redundancy Analysis was conducted by Avendaño-Ibarra et al. (2013) in the Gulf of California using RSOC extracted during sampling in order to describe the variation of N of larval fish caught with plankton nets. These authors demonstrated the influence of SST, salinity, and Chla on the variations of N. Contrasting with these previous works, the present study using RF models were able to detect thresholds in the local variables and RSOC-SS variables which explained the variations of S and N. Moreover, this present study demonstrated the importance of variables recorded during light traps setting (local variables) for explaining the variations of N whereas the RSOC-SS better explained the variations of S, S being less influenced by local variables.

### 4.1. Importance of local variables on the variation of N

The strong importance of local variables for explaining the variations of N highlights how the abundances of post-larvae in light traps are sensitive to the conditions when gears are set. An important factor appeared to be the difference between the time of sunset and light-trap-setting and water turbidity (most common important local variables, **S4**). High N values were observed when traps were set 30 minutes or more before sunset (see **A2**). To our knowledge, no previous studies have ever investigated the influence of the trap-setting time on N in light trap. These higher values of N observed before sunset may be due to the interaction between trap-setting time and tidal currents. Indeed, post-larvae can be transported by onshore tidal current, the maximum transport occurring before high tide (Sponaugle & Cowen 1996). In the present study, sampling took place during the new moon period when high tide always occurs before sunset. However, the higher N observed in light trap could be also associated to larval fish

activities as they migrate vertically in water surface around sunset for feeding zooplankton (McLaren & Avendaño 1995).

Higher N in light trap was also detected when the water turbidity was high (see **A2**). This finding is paradoxical as N of post-larvae should be lower when water turbidity is high. Indeed, high water turbidity usually reduces the efficiency of light traps (Hickford & Schiel 1999, Lindquist & Shaw 2005) as the phototactic response of post-larvae decreases with lower light intensities (Stearns et al. 1994). In the current study, the high values of N observed during high water turbidity may be linked to strong wind that increases water turbidity in coastal waters (Cho 2007) and generate surface currents. In such environmental conditions, light traps set in more turbid waters would be able to capture higher numbers of post-larvae taking advantage of the wind-driven currents.

#### **4.2. Combination of local variables with RSOC: useful for predicting S and N**

Although, the variations of the number of species caught by light traps (S) appeared to be less explained by local variables, the combination of local variables with RSOC variables were useful to predict both S and N. The RF models based on the combination of local variables with RSOC extracted during the eight days preceding sampling over small-scale (RSOC-SS) appeared to predict more accurately the variations of S and N. This may be linked to the fact that larval fishes were more abundant in near shore than in oceanic waters (Hsieh et al. 2010). Thus, the coastal oceanic conditions play an important role on post-larvae, for ex. the circular coastal currents may retain them (Kingsford & Finn 1997, Burgess et al. 2007). However, the performances of models predicting the abundances of presettlement fish (N) based on the combination of local variables and RSOC-SS variables differed between sites, while they appeared to be more consistent for predicting the richness (S).

Based on R<sup>2</sup>-Test, RF models predicted more accurately the variations of N at GRT than at ANA. These differences in model's performances could be explained by the contrasted characteristics of the surface water that have been found to influence more importantly the variations of N at ANA than at GRT (based on R<sup>2</sup>-Train). This influence is probably linked to the location of ANA site, about 10 km from the mouth of the Onilahy River. The discharge of this permanent river averages 145 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> but can reach up to 1,500 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> during flood events (R. Arfi unpubl. data). Based on Sentinel-2A images freely distributed by the European Spatial Agency, the turbidity of the Onilahy River plume can easily reach the ANA site (T. Jallerat, University of La Réunion, unpubl. data). This explains the values of Secchi depth ranging from



1 to 9 m, and the sea surface salinities varying between 31.5 to 35.7, recorded at ANA site (**S5**), against 3 to 15 m and 34.3 to 35.9 for GRT (**S5**). This lower variability of salinity and the high transparency of water at GRT site may be linked punctually to the occasional input from the non-permanent Fiherenana River (R. Arfi, IRD, unpubl. data), but more regularly to the massive and dominant cross-reef tidal inflow that renews up to 80% of water at GRT (Chevalier et al. 2014). Consequently, the higher performance of RF models for predicting N at GRT suggests the less complexity of prediction in less variable environment due to the less impact of freshwater input.

In contrast, RF models performed similarly for predicting S for the both sites (based on R<sup>2</sup>-Test). These findings reflect the consistency of RF models in predicting S despite the variability in characteristics of surface water for each site. However, the number of the best predictors of S from RSOC-SS differed among sites: only three were significantly related to predict S at GRT, while six were needed at ANA (**Fig. 5**). These differences may be linked to the high variability of S observed at ANA (**S6**) probably induced by the variability of surface water characteristics. The high number of predictors retained by RF models for S may thus be due to the response of different species along the predictors gradients. A similar pattern was also observed for N, with a higher number of predictors retained by RF model at ANA compared to GRT. Three important predictors were, however, identified for S and N from the both sites: SST, Chla, and the alongshore wind speed.

#### **4.3. Thresholds of important variables for S and N**

RF models predicted higher S and N when the average of SST remained under 27.0 °C. Higher values of N were also predicted when Chla remain under 0.22 mg m<sup>-3</sup>. These thresholds were observed between November and December for the three sampling seasons (**S7**). This period of the year corresponds to moment S and N reach their highest values which indicate the reproductive activity of most reef fish species (Reynalte-Tataje et al. 2012). Interestingly, the high Chla values were observed from January to April (**S7**) a period when values of S and N were lower (**Fig. 3**). These observations seem to contradict studies that observed an increase in S (Leathwick et al. 2006) and N (Falfán-Vázquez et al. 2008) of fish post-larvae with increasing of Chla. The highest Chla values observed between January and April highlights the importance of other factors such as tropical storms that always occurs during this period in Madagascar. Indeed, tropical storms enhance the concentration of chlorophyll *a* (Lin et al. 2003) but also weaken the success of fish reproduction by transporting the larvae away from their settlement areas (Morsink 2018).

Despite the presence of prevailing southerly alongshore winds in southwestern Madagascar, the strong northerly alongshore wind appeared to be among the most important predictor of S and N at both sites. This northerly alongshore wind characterizes the warm and wet season in the region (R. Arfi, IRD, unpubl. data). As winds are known to be a major driving force for ocean currents (Cowen & Sale 2002), this strong northerly alongshore wind may play a role in the intensification of the Southwestern Madagascar Alongshore Coastal Currents (SMACC, Ramanantsoa et al. 2018). Indeed, the speed of this recently discovered southward alongshore current that occurs within 50 km from the coast can increase up to  $0.3 \text{ m s}^{-1}$  during the austral warm season (Ramanantsoa et al. 2018). Paradoxically, the speed of the southward alongshore current was not retained by RF models for explaining the variations of S and N at GRT. At ANA, the speed of the southward alongshore current was retained by RF models but its importance for predicting S and N remained low ( $R_k = 9$  for N and 5 for S, **Fig. 5**). As wind-driven surface currents constitute one of the major factors explaining the transport and concentration of fish larvae (Schlaefer et al. 2018), what appears as a paradox may simply suggest that other factors than the LO and RSOC-SS variables could explain the 50% of the variations of S and N that remain unexplained.

#### **4.4. Possible contribution of other factors**

The fish larvae behavior may be one of the factors inducing the S and N variability that remained unexplained by RF models. The active behavior of fish larvae before they settle may help their retention near coastal habitats (Leis 2007), or their shoreward movements as they are able to swim against water flow (Tricklebank et al. 1992, Tzeng & Wang 1993, Hickford & Schiel 1999). Larval fish species are known to migrate vertically (Paris & Cowen 2004, Irisson et al. 2009, Huebert et al. 2011, Berenshtein et al. 2018). These migrations allow their retention in specific area as observed for larvae of Pomacentridae (Paris & Cowen 2004) and flatfish (Bailey et al. 2005) as current speed in deep waters are often weaker than those in surface (Shanks 2009). Larvae of most dominant fish families observed in the current study (Siganidae, Lutjanidae, Pomacentridae, Lethrinidae, Chaetodontidae, and Acanthuridae) have been demonstrated to be able to swim at a speed greater than  $0.3 \text{ m s}^{-1}$  and up to a maximum of  $0.65 \text{ m s}^{-1}$  (Fisher 2005). This indicates the ability of presettlement fish to maintain their position by swimming against currents such as SMACC in southwest of Madagascar with a maximum speed of  $0.3 \text{ m s}^{-1}$  (Ramanantsoa et al. 2018).

The present study provided information on how along-shore winds speed, SST, and Chla concentrations explained variations of presettlement fishes S and N. These RF models can be

considered as a basis to record future changes in N and S of presettlement tropical fish larvae by documenting the differences between predicted and observed values. However, the thresholds detected for each variable may change along years. They thus need to be validated over longer time series. Long-term monitoring would allow to take into account: (1) the effect on ENSO on characteristic of surface waters, the hydrodynamic conditions, and food availability (Hoareau et al. 2012); (2) the contribution of tropical storms that can transport fish larvae over large distances (Reid et al. 2016).

## **ACKNOWLEDGMENT**

We thank J. J. Marcellin, D. Fiandria, R. Tsipy, Tovondrainy, and Noelson for help with field collections and the staff of the GenSeq technical facilities of the LabEx ‘Centre Méditerranéen de l’Environnement et de la Biodiversité’ of the Université de Montpellier for sequencing collected samples. This work was financially supported by project POE 2.10 POCT FED – FEDER ‘Biodiversité de l’Océan Indien’, the French National Research Institute for Sustainable Development (JEAI-ACOM project), the Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF/IH.SM-MG 66 341), and Institut Halieutique et des Sciences Marines (materials support).

## LITERATURE CITED

- Albajes-Eizagirre A, Romero L, Soria-Frisch A, Vanhellefont Q (2011) Jellyfish prediction of occurrence from remote sensing data and a non-linear pattern recognition approach. *Proc SPIE*, 8174: - doi: 10.1117/12.898162
- Archer E (2016) Estimate Permutation p-Values for Random Forest Importance Metrics (Version 2.1.5). <https://github.com/EricArcher/rfPermute> (accessed on 08 May 2018)
- Avendaño-Ibarra R, Godínez-Domínguez E, Aceves-Medina G, González-Rodríguez E, Trasviña A (2013) Fish Larvae Response to Biophysical Changes in the Gulf of California, Mexico (Winter-Summer). *J Mar Biol* 2013: 1–17
- Bailey KM, Nakata H, Van der Veer HW (2005) The Planktonic Stages of Flatfishes: Physical and Biological Interactions in Transport Processes. In: Gibson RN (eds) *Flatfishes*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, p – 94-119
- Berenshtein I, Paris CB, Gildor H, Fredj E, Amitai Y, Lapidot O, Kiflawi M (2018) Auto-correlated directional swimming can enhance settlement success and connectivity in fish larvae. *J Theor Biol* 439: 76–85
- Breiman L, Cutler A, Liaw A, Wiener M (2018) Breiman and Cutler’s Random Forests for Classification and Regression (Version 4.6-14). <https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/RandomForests/> (accessed on 08 May 2018)
- Bruggemann JH, Rodier M, Guillaume MMM, Andréfouët S, Arfi R, Cinner JE, Pichon M, Ramahatratra F, Rasoamanendrika F, Zinke J, McClanahan TR (2012) Wicked Social-Ecological Problems Forcing Unprecedented Change on the Latitudinal Margins of Coral Reefs: the Case of Southwest Madagascar. *Ecol Soc* 17: 47
- Burgess SC, Kingsford MJ, Black KP (2007) Influence of tidal eddies and wind on the distribution of presettlement fishes around One Tree Island, Great Barrier Reef. *Mar Ecol Prog Ser* 341: 233–242
- Chen L-C, Lan K-W, Chang Y, Chen W-Y (2018) Summer Assemblages and Biodiversity of Larval Fish Associated with Hydrography in the Northern South China Sea. *Mar Coast Fish* 10: 467–480
- Chevalier C, Devenon J-L, Rougier G, Blanchot J (2014) Hydrodynamics of the Toliara Reef Lagoon (Madagascar): Example of a Lagoon Influenced by Waves and Tides. *J Coast Res* 31: 1403–1417

- Cho HJ (2007) Effects of Prevailing Winds on Turbidity of a Shallow Estuary. *Int J Environ Res Public Health* 4: 185–192
- Collet A, Durand J-D, Desmarais E, Cerqueira F, Cantinelli T, Valade P, Ponton D (2018) DNA barcoding post-larvae can improve the knowledge about fish biodiversity: an example from La Reunion, SW Indian Ocean. *Mitochondrial DNA Part A* 29: 905–918
- Cowen RK, Sale PF (2002) Larval Dispersal and Retention and Consequences for Population Connectivity. In: Sale PF (eds) *Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. Coral Reef Fishes*. San Diego Academic Press, p 149-170
- Cowen R, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold S, Werner F (2007) Population Connectivity in Marine Systems: An Overview. *Oceanography* 20: 14–21
- Darst BF, Malecki KC, Engelman CD (2018) Using recursive feature elimination in random forest to account for correlated variables in high dimensional data. *BMC Genet* 19: 65-70
- ESR (2009) OSCAR third degree resolution ocean surface currents. NASA Physical Oceanography DAAC. - doi: 10.5067/OSCAR-03D01
- Falfán-Vázquez E, Ordóñez-López U, Órnelas-Roa M (2008) Spatial variation of Snapper and Grouper larvae in Yucatan Shelf. *Hidrobiológica* 18: 69–76
- Fisher R (2005) Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. *Mar Ecol Prog Ser* 285: 223–232
- França S, Cabral HN (2015) Predicting fish species richness in estuaries: Which modeling technique to use? *Environ Model Softw* 66: 17–26
- França S, Vasconcelos RP, Fonseca VF, Tanner SE, Reis-Santos P, Costa MJ, Cabral HN (2012) Predicting fish community properties within estuaries: Influence of habitat type and other environmental features. *Estuar Coast Shelf Sci* 107: 22–31
- Francis MP, Morrison MA, Leathwick J, Walsh C, Middleton C (2005) Predictive models of small fish presence and abundance in northern New Zealand harbours. *Estuar Coast Shelf Sci* 64: 419–435
- Francis MP, Morrison MA, Leathwick J, Walsh C (2011) Predicting patterns of richness, occurrence and abundance of small fish in New Zealand estuaries. *Mar Freshwater Res* 62: 1327–1341
- Genuer R, Poggi J-M, Tuleau-Malot C (2010) Variable selection using random forests. *Pattern Recognit Lett* 31: 2225–2236
- Guyon I, Elisseeff A (2003) An Introduction to Variable and Feature Selection. *J Mach Learn Res* 3: 1157–1182

- Harris SA, Cyrus DP, Beckley LE (2001) Horizontal Trends in Larval Fish Diversity and Abundance Along an Ocean-Estuarine Gradient on the Northern KwaZulu-Natal Coast, South Africa. *Estuar Coast Shelf Sci* 53: 221–235
- Hickford M, Schiel D (1999) Evaluation of the performance of light traps for sampling fish larvae in inshore temperate waters. *Mar Ecol Prog Ser* 186: 293–302
- Hoareau TB, Boissin E, Berrebi P (2012) Evolutionary history of a widespread Indo-Pacific goby: the role of Pleistocene sea-level changes on demographic contraction/expansion dynamics. *Mol Phylogenet Evol* 62: 566–572
- Hsieh C, Reiss C, Watson W, Allen MJ, Hunter JR, Lea RN, Rosenblatt RH, Smith PE, Sugihara G (2005) A comparison of long-term trends and variability in populations of larvae of exploited and unexploited fishes in the Southern California region: A community approach. *Prog Oceanogr* 67: 160–185
- Hsieh HY, Lo WT, Liu DC, Su WC (2010) Influence of hydrographic features on larval fish distribution during the south-westerly monsoon in the waters of Taiwan, western North Pacific Ocean. *J Fish Biol* 76: 2521–2539
- Huebert KB, Cowen RK, Sponaugle S (2011) Vertical migrations of reef fish larvae in the Straits of Florida and effects on larval transport. *Limnol Oceanogr* 56: 1653–1666
- Irison J-O, Guigand C, Paris CB (2009) Detection and quantification of marine larvae orientation in the pelagic environment. *Limnol Oceanogr Methods* 7: 664–672
- Islam MS, Hibino M, Tanaka M (2006) Distribution and dietary relationships of the Japanese temperate bass *Lateolabrax japonicus* juveniles with two contrasting copepod assemblages in estuarine nursery grounds in the Ariake Sea, Japan. *J Fish Biol* 68: 569–593
- Jackson JB, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science (New York, N.Y.)* 293: 629–637
- James MK, Armsworth PR, Mason LB, Bode L (2002) The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269: 2079–2086

- Jaonalison H, Mahafina J, Ponton D (2016) Fish post-larvae assemblages at two contrasted coral reef habitats in southwest Madagascar. *Regional Studies in Marine Science* 6: 62–74
- Jenkins GP, Black KP, Keough MJ (1999) The role of passive transport and the influence of vertical migration on the presettlement distribution of a temperate, demersal fish: numerical model predictions compared with field sampling. *Mar Ecol Prog Ser* 184: 259–271
- JPL (2015) GHRSSST Level 4 MUR Global Foundation Sea Surface Temperature Analysis. NASA PO.DAAC. - doi: 10.5067/GHGMR-4FJ01
- Kingsford M, Finn M (1997) The influence of phase of the moon and physical processes on the input of presettlement fishes to coral reefs. *J Fish Biol* 51: 176–205
- Klemas V (2012) Remote sensing of environmental indicators of potential fish aggregation: An overview. *Baltica* 25: 99–112
- Knudby A, Brenning A, LeDrew E (2010) New approaches to modeling fish–habitat relationships. *Ecol Modell* 221: 503–511
- Koehl M, Strother J, Reidenbach M, Koseff J, Hadfield M (2007) Individual-based model of larval transport to coral reefs in turbulent, wave-driven flow: behavioral responses to dissolved settlement inducer. *Mar Ecol Prog Ser* 335: 1–18
- Koslow JA, Goericke R, Watson W (2013) Fish assemblages in the Southern California Current: relationships with climate, 1951–2008. *Fish Oceanogr* 22: 207–219
- Koslow JA, Wright M (2016) Ichthyoplankton sampling design to monitor marine fish populations and communities. *Mar Policy* 68: 55–64
- Kuhn M (2019) Classification and Regression Training (Version 6.0-84). <https://github.com/topepo/caret/> (accessed on 08 May 2018)
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Mol Biol Evol* 33: 1870–1874
- Latombe G, McGeoch MA, Nipperess D, Hui C (2018) zetadiv: an R package for computing compositional change across multiple sites, assemblages or cases. *BioRxiv*: - doi: 10.1101/324897
- Leathwick JR, Elith J, Francis MP, Hastie T, Taylor P (2006) Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Mar Ecol Prog Ser* 321: 267–281

- Leis J (2007) Behaviour as input for modeling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Mar Ecol Prog Ser* 347: 185–193
- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and Regression by randomForest. *R news* 2: 18-22
- Lin I, Liu WT, Wu C-C, Wong GTF, Hu C, Chen Z, Liang W-D, Yang Y, Liu K-K (2003) New evidence for enhanced ocean primary production triggered by tropical cyclone. *Geophys Res Lett* 30: - doi: 10.1029/2003GL017141
- Lindquist DC, Shaw RF (2005) Effects of current speed and turbidity on stationary light-trap catches of larval and juvenile fishes. *Fish Bull* 103: 438–444
- Mavruk S, Bengil F, Yüksek A, Özyurt CE, Kiyaga VB, Avşar D (2018) Intra-annual patterns of coastal larval fish assemblages along environmental gradients in the northeastern Mediterranean. *Fish Oceanogr* 27: 232–245
- McLaren IA, Avendaño P (1995) Prey field and diet of larval cod on Western Bank, Scotian Shelf. *Can J Fish Aquat Sci* 52: 448–463
- Meissner T, Wentz FJ (2016) Remote Sensing Systems SMAP Ocean Surface Salinities [Level 3 Running 8-day]. Version 2.0 validated release. Remote Sensing Systems, Santa Rosa, CA, USA. - doi: 10.5067/SMP20-3SPCS.
- Morsink K (2018) Hurricanes, Typhoons, and Cyclones. <http://ocean.si.edu/planet-ocean/waves-storms-tsunamis/hurricanes-typhoons-and-cyclones> (accessed 28 May 2019)
- Moser HG, Watson W (1990) Distribution and abundance of early life history stages of the California halibut, *Paralichthys californicus* and comparisons with the fantail sole, *Xystreureys liolepis*. *Fish B-NOAA* 174: 31–84
- Murphy MA, Evans JS, Storfer A (2010) Quantifying *Bufo boreas* connectivity in Yellowstone National Park with landscape genetics. *Ecology* 91: 252–261
- NASA Ocean Biology Processing Group (2017) MODIS-Aqua Level 3 Mapped Chlorophyll Data Version R2018.0 [Data set]. NASA Ocean Biology DAAC. - doi: 10.5067/AQUA/MODIS/L3M/CHL/2018
- Nicolas D, Lobry J, Lepage M, Sautour B, Le Pape O, Cabral H, Uriarte A, Boët P (2010) Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuar Coast Shelf Sci* 86: 137–147
- Paris CB, Cowen RK (2004) Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae. *Limnol Oceanogr* 49: 1964–1979



- Potts JM, Elith J (2006) Comparing species abundance models. *Ecol Modell* 199: 153–163
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/> (accessed 08 May 2018)
- Ramanantsoa JD, Penven P, Krug M, Gula J, Rouault M (2018) Uncovering a New Current: The Southwest Madagascar Coastal Current. *Geophys Res Lett* 45: 1930–1938
- Ratnasingham S, Hebert PDN (2013) A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. *PLoS One* 8: - doi: 10.1371/journal.pone.0066213
- Reid K, Crochelet E, Bloomer P, Hoareau TB (2016) Investigating the origin of vagrant dusky groupers, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), in coastal waters of Réunion Island. *Mol Phylogenet Evol* 103: 98–103
- Reynalte-Tataje DA, Zaniboni-Filho E, Bialecki A, Agostinho AA (2012) Temporal variability of fish larvae assemblages: influence of natural and anthropogenic disturbances. *Neotrop Ichthyol* 10: 837–846
- Robertson DR, Green DG, Victor BC (1988) Temporal Coupling of Production and Recruitment of Larvae of a Caribbean Reef Fish. *Ecology* 69: 370–381
- Schlaefer JA, Wolanski E, Lambrechts J, Kingsford MJ (2018) Wind Conditions on the Great Barrier Reef Influenced the Recruitment of Snapper (*Lutjanus carponotatus*). *Front Mar Sci* 5: - doi: 10.3389/fmars.2018.00193
- Shanks AL (2009) Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biol Bull* 216: 373–385
- Sponaugle S, Cowen R (1996) Nearshore patterns of coral reef fish larval supply to Barbados, West Indies. *Mar Ecol Prog Ser* 133: 13–28
- Stearns D, Holt G, Forward R, Pickering P (1994) Ontogeny of phototactic behavior in red drum larvae (*Sciaenidae*: *Sciaenops ocellatus*). *Mar Ecol Prog Ser* 104: 1–11
- Takahashi M, Watanabe Y (2004) Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Mar Ecol Prog Ser* 266: 227–238
- Tricklebank KA, Jacoby CA, Montgomery JC (1992) Composition, distribution and abundance of neustonic ichthyoplankton off northeastern New Zealand. *Estuar Coast Shelf Sci* 34: 263–275
- Tzeng W-N, Wang Y-T (1993) Hydrography and distribution dynamics of larval and juvenile fishes in the coastal waters of the Tanshui River estuary, Taiwan, with reference to estuarine larval transport. *Mar Biol* 116: 205–217

- Vasconcelos RP, Henriques S, França S, Pasquaud S, Cardoso I, Laborde M, Cabral HN (2015) Global patterns and predictors of fish species richness in estuaries. *J Anim Ecol* 84: 1331–1341
- Wentz FJ, Ricciardulli L, Gentemann C, Meissner T, Hilburn KA, Scott J (2013) Remote Sensing Systems Coriolis WindSat [Daily]. Environmental Suite on 0.25 deg grid, Version 7.0.1. Remote Sensing Systems, Santa Rosa, CA. - doi: 10.5067/SMP20-3SPCS
- Wernberg T, Smale DA, Tuya F, Thomsen MS, Langlois TJ, de Bettignies T, Bennett S, Rousseaux CS (2013) An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nat Clim Change* 3: 78–82

## Tables

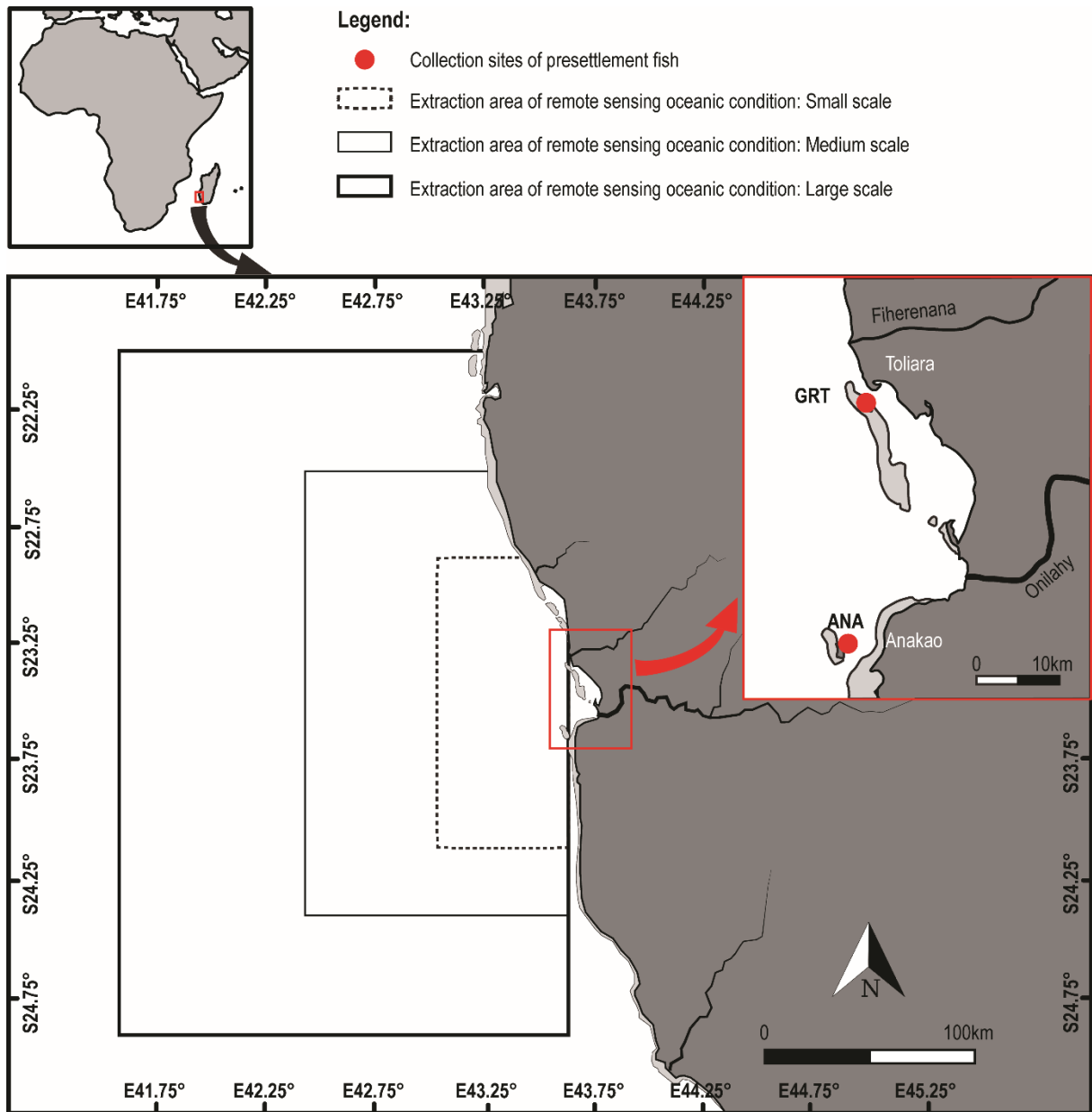
**Table 1.** The percentage of explained deviance of RF models fitted independently with local variables and RSOC variables at different scales, or by combination of the both (i.e. local variables with each of RSOC at each scale) for explaining the variation richness (S) and abundances (N). “Without local variables” = the models for each scale of RSOC were run without local variables; and “With local variables” = the models for each scale of RSOC were run with the selected local variables. RSOC-SS, RSOC-MS, RSOC-LS denote the RSOC extracted during eight, sixteen, twenty-four days preceding sampling over Small-, Medium-, and Large-scale, respectively. See Fig. 2 for a description of the modeling steps.

	Without local variables (Independent)				With local variables (Combination)			
	S models		N models		S models		N models	
	R2-Train	R2-Train	R2-Train	R2-Train	R2-Train	R2-Train	R2-Train	R2-Train
	(GRT)	(ANA)	(GRT)	(ANA)	(GRT)	(ANA)	(GRT)	(ANA)
<b>Local var.</b>								
Train-DS	30	36	29	52				
<b>RSOC-SS</b>								
Train-DS	32	18	16	11	<b>52</b>	<b>46</b>	<b>27</b>	<b>52</b>
<b>RSOC-MS</b>								
Train DS	32	19	16	8	<b>53</b>	<b>46</b>	<b>26</b>	<b>54</b>
<b>RSOC-LS</b>								
Train DS	31	17	16	8	<b>53</b>	<b>45</b>	<b>29</b>	<b>55</b>

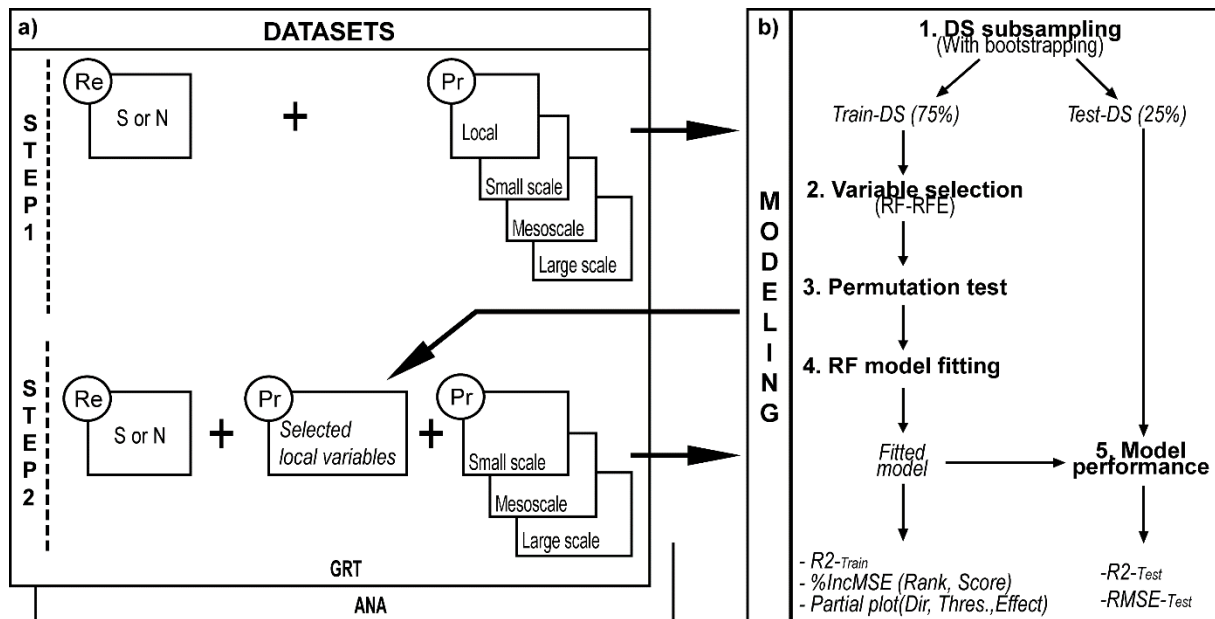
**Table 2.** Performances of the RF models for predicting S and N at each of the three scales of RSOC. The performance is measured by the coefficient of determination (R2-Test) and the prediction mean squared error (RMSE-Test) based Test-DS for ANA and GRT sites. RSOC-SS, RSOC-MS, RSOC-LS denote the RSOC extracted during eight, sixteen, twenty-four days preceding sampling over Small-, Medium-, and Large-scale, respectively. See Fig. 2 for a description of the modeling steps.

	S models				N models			
	GRT		ANA		GRT		ANA	
	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test	R2-Test	RMSE-Test
RSOC-SS	0.49	4.95	0.48	2.59	0.59	48.37	0.49	20.63
RSOC-MS	0.49	4.91	0.45	2.66	0.57	49.40	0.46	21.11

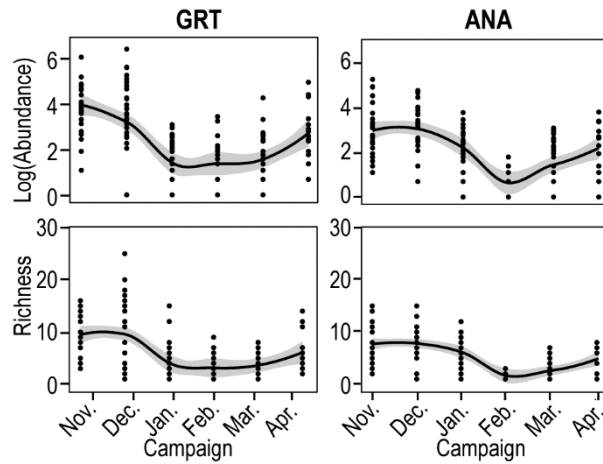
**Figures**



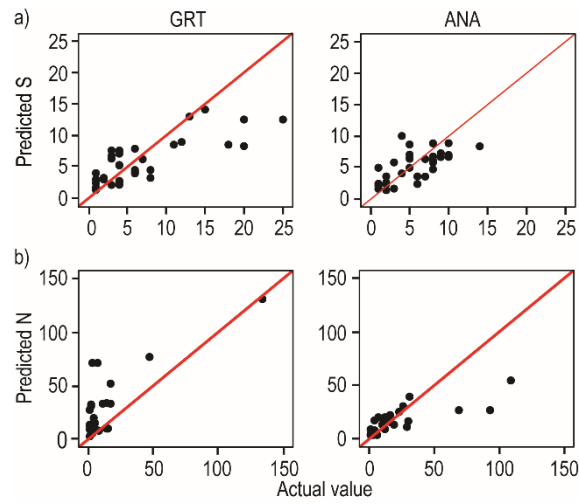
**Fig. 1.** Locations of the sampling sites for post-larvae (red circles). With ANA=Anakao reef, and GRT=Great Barrier Reef of Toliara



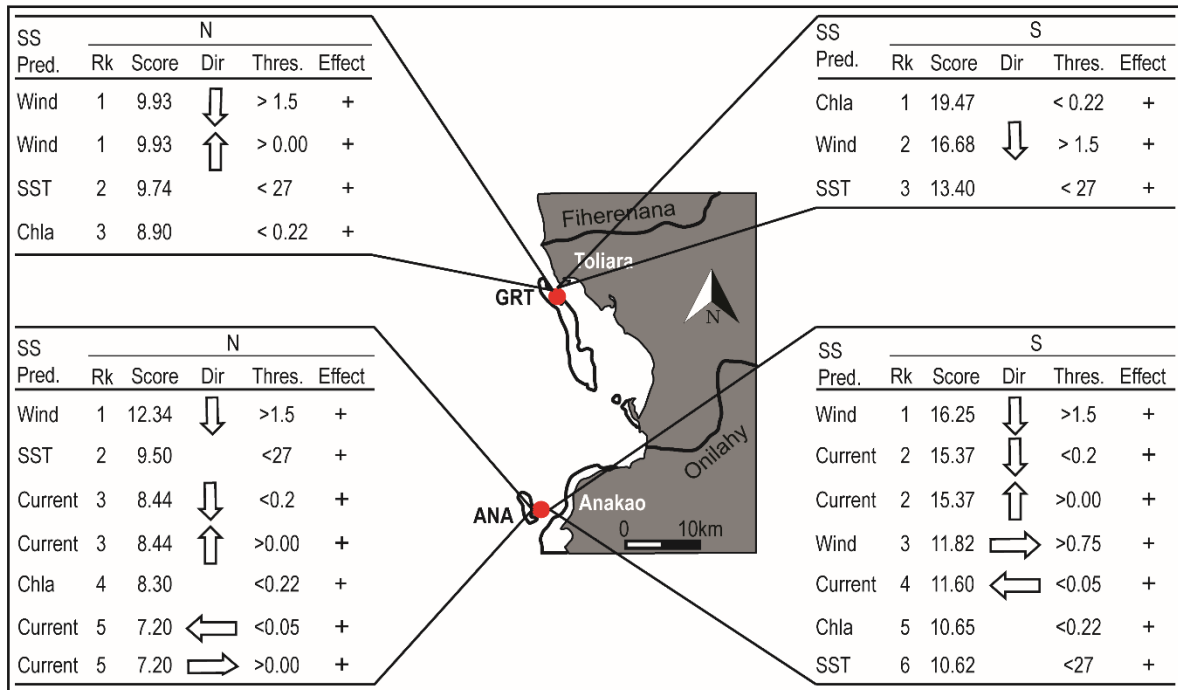
**Fig. 2.** Schematic representation of the modelling process. **(a)** Structure of datasets, with Re: response variables and Pr: predictor variables. The two modeling steps are in bold, while the outputs of each step are in italic. See the text for the detailed descriptions of the steps and all the outputs; **(b)** Random Forest modelling process, with DS= Dataset, Rank: the rank of each predictor based on the importance score; Score: importance score ranked by decreasing importance of Mean Square-error (%IncMSE); Dir: eventual direction of wind and current, Thres.: the threshold obtained from partial dependence plot of each predictor; and Effect: that reflect the impact of each predictor on N and S variation.



**Fig. 3.** Temporal change in presettlement fish abundance and richness at Great Barrier Reef of Toliara (GRT) and Nosy Ve island, off Anakao (ANA). Each black dots correspond to one sample per station and night. The black smooth curve was obtained from “loess” smoothing method in order to foresee the trends, and the gray color denotes the confidence interval around the smooth curve. Refer to **Fig. 1** for the positions of Great Barrier Reef of Toliara (GRT) and Anakao (ANA) sites.



**Fig. 4.** Predicted values from RF models for richness (a) and abundances (b) based on Train-DS vs observed values from Test-DS. The solid red lines correspond to the 1:1 line. Each black dot corresponds to an observation in Test-DS.



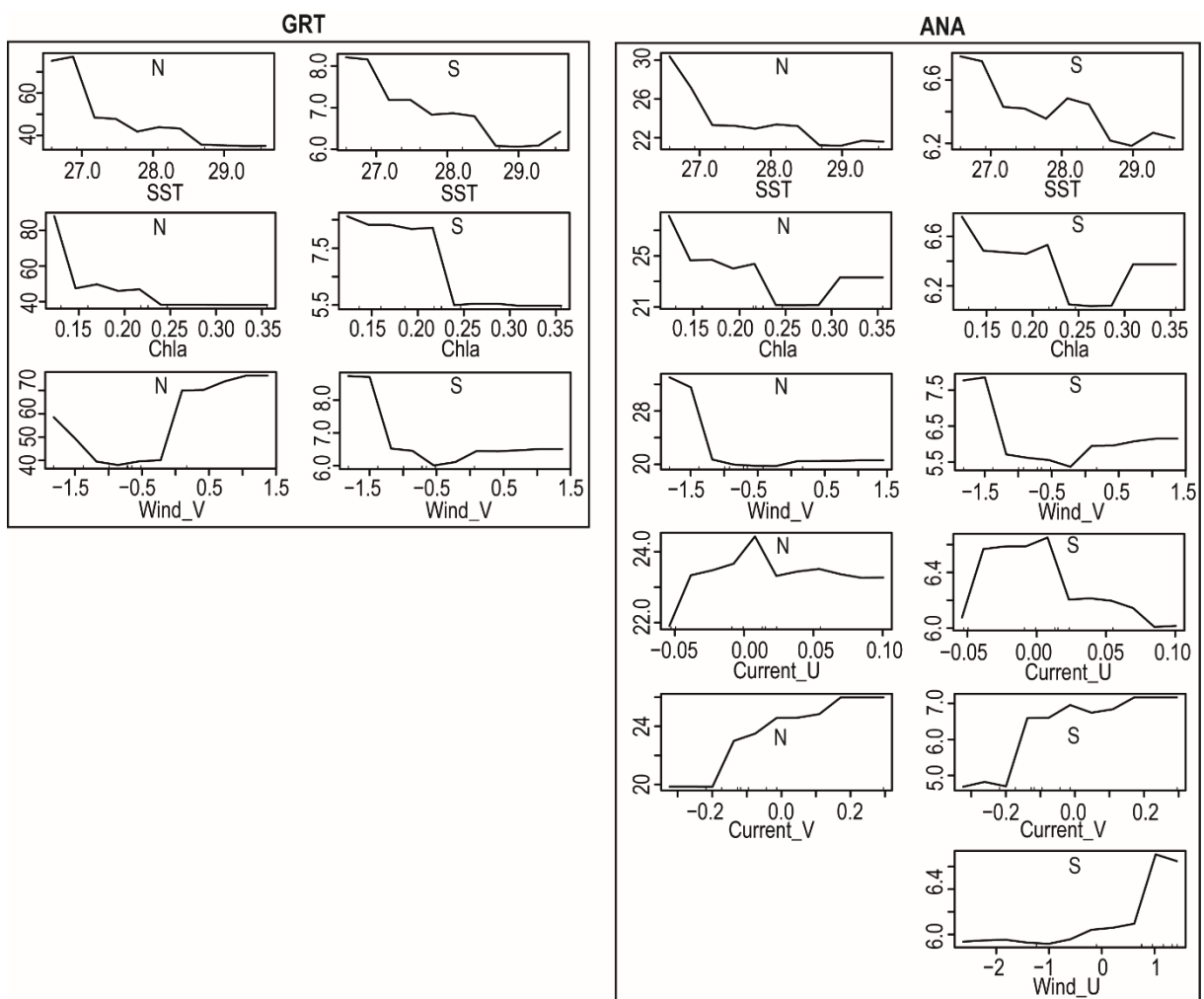
**Fig. 5.** Importance and partial contribution of the relevant predictors for predicting the abundance (N) and richness (S) at Anakao reef (ANA), and Great barrier Reef of Toliara (GRT). Information are synthesized based on the partial plots (see **A1**). With SS Pred.: relevant predictors from RSOC-SS with SST (in °C), Chla (in mg.m<sup>-3</sup>), Wind and Current (in m.s<sup>-1</sup> for speed); Rk: the rank of each predictor based on the importance score, with 1 corresponds to the highest importance score for a given response variable; Score: importance score ranked by decreasing importance of Mean Square-error (%IncMSE); Dir: eventual direction of wind and current marked by the orientation of the arrows; Thres.: the threshold obtained from partial dependence plot; and Effect: that reflect the impact of each predictor on abundance and richness variation with (+): for positive impact or increase of response variable.



## Appendices

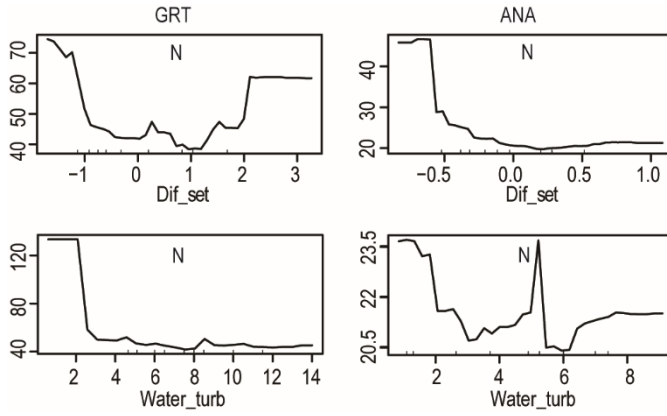
### A1

Dependence plots obtained by random forest models for GRT and ANA sites linking S and N of presettlement fish to the most important remotely sensed oceanic conditions extracted during the eight days preceding sampling over a 50 x 120 km area. With SST: Sea Surface Temperature, Chla: Concentration of chlorophyll *a*, Wind\_U: cross-shelf wind speed, Wind\_V: alongshore wind speed, Current\_U: cross-shelf current speed, and Current\_V: alongshore current speed.





## A2

Dependence plots for the most important local variables on the abundance (N) of presettlement fish for GRT and ANA sites. With Dif\_set: Trap setting time, and Water\_turb: Water turbidity.



## Article 2 : Spatial and Interannual Variability of Presettlement Tropical Fish Assemblages Explained by Remote Sensing Oceanic Conditions



Role: **Author** Username: hjaonalison

• UPDATE MY INFORMATION • JOURNAL OVERVIEW  
MANUSCRIPT • INSTRUCTIONS FOR AUTHORS • PRIVACY

Author **Henitsoa JAONALISON**

ad the source files for the manuscript. Click 'Revise Submission' to submit a revision of the manuscript. If you Decline To Revise the manuscript, it will be moved to the Declined Revisions folder.  
es are not ready to be submitted, do not click the 'Revise Submission' link. [Manuscript Services](#)

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

Title ▲▼	Initial Date Submitted ▲▼	Date Revision Due ▲▼	Status Date ▲▼	Current Status ▲▼	View Decision ▲▼
Spatial and Interannual Variability of Presettlement Tropical Fish Assemblages Explained by Remote Sensing Oceanic Conditions	08 Aug 2019	09 Nov 2019	19 Oct 2019	Revise	<a href="#">Minor Revisions Needed</a>

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

*Henitsoa Jaonalison<sup>1\*</sup>, Jean-Dominique Durand<sup>2</sup>, Jamal Mahafina<sup>1</sup>, Hervé Demarcq<sup>3</sup>,  
Raphaël Lagarde<sup>4</sup>, Dominique Ponton<sup>5</sup>*

<sup>1</sup> *Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara, Rue Dr. Rabesandratana – Toliara 601 – Madagascar*

<sup>2</sup> *MARBEC, IRD, Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, Montpellier, France*

<sup>3</sup> *MARBEC, (IRD, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer), Centre de Sète, France*

<sup>4</sup> *Université de Perpignan Via Domitia-CNRS, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, UMR 5110, F 66860 Perpignan, France.*

<sup>5</sup> *ENTROPIE, IRD-Université de La Réunion-CNRS, Laboratoire d'Excellence CORAIL, c/o Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara, Rue Dr. Rabesandratana – Toliara 601 – Madagascar*

\* Corresponding author: [jaonasat@gmail.com](mailto:jaonasat@gmail.com); +261342775130

### Acknowledgments

Our acknowledgments going to the research assistants (J. J. Marcellin, D. Fiandria, R. Tsipy, Tovondrainy, and Noelson) for conducting fish sampling, and to the team of the 'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier' (ISEM) for sequencing our fish tissues.

### Funding information

This work was performed with financial and material support from the French National Research Institute for Sustainable Development (JEAI-ACOM IRD), the Critical Ecosystem Partnership Fund (MG-66341), and Institut Halieutique et des Sciences Marines.

## **Abstract**

Understanding the interannual effect of various environmental factors on biodiversity distribution is fundamental for developing biological monitoring tools. The interannual variability of environmental factors on presettlement fish assemblages (PFAs) has been so far under investigated, especially in Madagascar. Numerous explanatory variables including local variable recorded during the sampling night, characteristics of the benthic substrate, and remotely sensed oceanic conditions (RSOC) were used to explain the spatio-temporal variability of PFAs in southwestern Madagascar. Gradient forest analyses were used to hierarchically classify the effect of these explanatory variables on the PFAs for two sites and during two different recruitment seasons. RSOC variables appeared to better explain the PFAs than the local variable and the characteristics of the benthic substrate. The PFAs caught in water masses with coastal characteristics were more explained than those with open water characteristics. This spatial variability is hypothesized to be linked to differences in feeding conditions among water masses. The gradient forest analyses also highlighted the complexity of predicting PFAs as the species for which their abundances were better explained by RSOC variables varied between years. This interannual variability was mainly explained by the interannual variation of chlorophyll *a* (Chla) concentration, wind, and surface current, with better prediction obtained during the year with high Chla values associated with high averaged Sea Surface Temperature. These findings suggest the importance of forecasting Chla concentrations, taking into account the impact of tropical storms and climate variability in order to predict PFAs in the future.

**Keywords:** remote sensing, presettlement fish, assemblages, modeling, Gradient Forest, variability

## **Introduction**

Several studies pointed the importance of studying presettlement fish assemblages (aka post-larvae) to better understand and predict how adult biomass varies (Lockwood et al. 1981; Nichols et al. 1987; Hsieh et al. 2005; Koslow and Davison 2016; Chen et al. 2018) or more generally to monitor marine fish communities (Koslow and Wright 2016). Indeed, PFAs represent survivors of the larval phase, i.e. the individuals that will replenish adult fish populations (Takahashi and Watanabe 2004). PFAs also represent a promising tool for monitoring coastal marine ecosystems as their structures relate to environmental factors and to different anthropogenic pressures (Smith et al. 2018). Developing PFAs surveys is thus considered as an urgent need in areas experiencing climate change and anthropogenic pressure (Koslow and Wright 2016).

Furthermore, in a context of climate change it seems vital to better understand how future environmental conditions will impact PFAs and thus fish communities. This highlights the necessity to develop predictive models able to anticipate the PFAs dynamic and to identify the hierarchical effect of explanatory variables on PFAs structure. In tropical waters, this field of research has remained largely under investigated. Carassou et al. (2008) conducted one of the rare studies aiming at hierarchically classifying the explanatory variables recorded at different temporal and spatial scales structuring the PFAs. These authors demonstrated that abundances of presettlement fish responded to large scale meteorological and small-scale water column factors, according to threshold values that varied among families. This study did not address the effect of interannual variation of explanatory variables on PFAs. To our knowledge, the eventual importance of remotely sensed oceanic conditions (RSOC) extracted over few days preceding fish sampling in structuring PFAs has never been investigated in tropical waters.

In Madagascar, small-scale fishermen and coastal populations highly depend on marine resources for their subsistence (Cooke et al. 2000). Their increasing numbers (INSTAT and ICF 2010, Le Manach et al. 2012) and the declining quality of coastal habitats (IOTC 2009) may lead to modifications in the taxonomic composition of fish assemblages (Folke et al. 2004). In order to better record or even anticipate these modifications, PFAs need to be efficiently investigated. In SW Madagascar, PFAs surveys started about a decade ago (Mahafina 2011; Jaonalison et al. 2016) but employed different sampling gears and were based on different taxonomic resolutions. Recently, standardized protocols for sampling and identifying presettlement fish at the species level have been developed (Jaonalison et al. in review). Using

these protocols, these authors demonstrated that regression tree models based on remotely sensed oceanic conditions (RSOC) were able to predict the richness and abundance of tropical PFAs. As a follow-up, the present study aimed to further expand the approach and test if the structure of PFAs described at the species level could also be explained by RSOC. More precisely, the specific objective of this study was to assess the interannual variability of the PFAs by characterizing: (i) the variability of the RSOC and PFAs among years, and (ii) how the interannual changes in RSOC impact PFAs structure. Our hypothesis was that the PFAs interannual variability was induced by the RSOC interannual variability. The analyses were all performed with Gradient Forest as this method can deal with large databases with numerous responses variables (i.e. numerous species in our case) and numerous explanatory variables (Roubeix et al. 2017).

## **Materials and Methods**

### **Study Sites Sample Collection and Processing**

Presettlement fish were sampled in two sites in the Great Barrier Reef of Toliara (GRT) and in the reef off Anakao (ANA) on the southwestern coast of Madagascar (**Fig.1**). A detailed description of each site is provided in Jaonalison et al. (in review) but rapidly these two sites mainly differ by the characteristics of their water masses. Indeed, the GRT site is mostly under the influence of oceanic water masses due to the diurnal tidal inflow that renews up to 80% of water in Toliara Lagoon (Chevalier et al. 2015). Oppositely, the ANA, closer to the coast, is influenced by the Onilahy River flows when the local northerly wind blows (Jaonalison et al. in review). Larval collection was performed from November 2016 to April 2017 (Campaign #1), and from November 2017 to April 2018 (Campaign #2). Sampling was conducted during three consecutive nights of the new moon period, at three stations per site using light trap known as *SLEEP* (Collet et al. 2018). In the laboratory, all fishes were sorted alive by morphospecies. One individual per morphospecies was photographed with a “Nikon D90” camera and a piece of its caudal fin was preserved in ethanol 90° for DNA barcoding. The whole process of larval identification to the species level is detailed in Collet et al. (2018).

### **Environmental Data**

Three types of explanatory variables were used in the present study, their detailed description can be found in **Online Resource1**. First, local variables were recorded during each sampling night at each site as no variability cannot be observed between stations that were about 500 m apart. Secondly, characteristics of the benthic substrate over which each trap was set were

recorded once a year. Finally, remotely sensed oceanic conditions were recorded during an eight-days period preceding each sampling over a 50 by 120 km area centred on a position half distance between the two sites (**Fig.1**).

Seven local variables were recorded: sea surface temperature (using a thermometer), water transparency (using a Secchi disk), wind speed and direction (using an anemometer and a compass). Due to technical problems, sea surface salinity was recorded for the second campaign only and was thus not retained for the analyses. The difference between the time of sunset and light-trap-setting, and between the time of sunrise and light trap retrieving were also considered as local variables. The abundance of small pelagic fish species in light-trap was also considered among local variables as their numbers may affect the way light traps attract and retain assemblages of presettlement fish.

A specific campaign was conducted once a year in order to analyse the characteristics of the benthic substrate at each sampling station. The approach was based on high precision photo-quadrats following Dumas et al. (2009). Photo-quadrats were taken using a waterproof Olympus TG 860 camera along three 20 m transects forming of star placed randomly at each sampling station. In the laboratory, percentage cover of sediment, coral, seagrass, and macroalgae were measured using Coral Point Count with Excel® extension (CPCe, Kohler and Gill 2006).

The remotely sensed oceanic conditions (RSOC) were extracted for an eight-day period preceding each sampling over a 50 by 120 km area (Lon.max=43.611403, Lon.min=43.022609, Lat.max=-22.900648, Lat.min=-24.115845, **Fig.1**). This spatial and temporal scale was chosen as it was identified as the best predictor of presettlement fish richness and abundance at the two studied sites (Jaonalison et al. in review). The RSOC included the Sea Surface Temperature (SST), the concentration of chlorophyll *a* (Chla), the cross-shelf wind velocity U (Wind\_U) and the alongshore wind velocity V (Wind\_V), and the cross-shelf current velocity U (Current\_U) and the alongshore current velocity V (Current\_V), see **Online Resource1** for details.

### **Data Analysis and Modeling**

Multivariate analyses were performed for depicting the spatial and interannual variability of each of the three types of explanatory variables. The spatial differences in benthic substrate characteristics and presettlement fish assemblages (PFAs) were visualized with Mutlidimensional scaling (MDS) and tested with Permutational Multivariate Analysis of Variance (Anderson 2017). The most discriminative characteristic of the benthic substrate, or

species within assemblages, was then identified with a Similarity of Percentage analysis (Clarke et al. 1994). The spatial and interannual variability of local variables and the remotely sensed oceanic conditions were analysed with Principal Component Analysis (PCA) for visualising the parameter discriminating both sites and campaigns. The analysis for RSOC was run independently from local variables as they concern merely the interannual variability. The differences in mean variation of remotely sensed oceanic conditions between campaigns were tested with analyses of variance (ANOVA).

A total of 19 explanatory variables were used for explaining the PFAs. Among the different methods developed for identifying response of plant or animal assemblages faced to environmental gradients, Gradient Forest (GF) appears to be the most robust and well suited among the exploratory machine learning techniques. Indeed, GF can deal with non-linear relationships (Ellis et al. 2012), and can analyse large databases with numerous species and explanatory variables (Roubeix et al. 2017). GF, which is an extension of Random Forest method, dealt with the prediction of multi-species simultaneously (Ellis et al. 2012) by applying the approach called “assemble-predict-together” defined by Ferrier and Guisan, (2006). This approach consists in analysing simultaneously the response of several species to the explanatory variables with one trained model.

Three datasets per site were created: one for the two campaigns considered together, one for campaign#1 and one for campaign#2. The datasets for campaign#1 and campaign#2 allowed to compare among years the explained presettlement fish assemblages (PFAs), and the importance of explanatory variables. As GF analyses are sensitive to the presence of rare species, only species exceeding 3% of occurrence were retained. For each dataset, the GF analyses were performed following two steps. During a first step, three models were trained using either local variable, characteristics of the benthic substrate, or remotely sensed oceanic conditions separately. During a second step, GF analyses were performed using all the explanatory variables. This two steps approach allowed to compare the goodness of fit of each model for the explained PFAs, based on the average of  $R^2$  value ( $R^2_{aver.}$ ) of the species for which the abundances were better described as applied by Roubeix et al. (2017) when presenting their results.

The thresholds of the important explanatory variables structuring the explained PFAs were obtained through the analysis of the ratio between density of splits and density of data. The effect of an explanatory variable on the explained PFAs is important when this ratio is greater



than one. Significant thresholds influencing each of the species for which the abundances were better described were also identified based on the three criteria for threshold selection applied by Roubéix et al. (2017). According to these authors, the threshold of a given explanatory variable is ecologically significant if (1) the explanatory variable is important, based on  $R^2$  weighted importance, for explaining the abundances; (2) the threshold of this explanatory variable is clearly defined based on the cumulative importance curves; and (3) the threshold is clearly highlighted for several species for which the abundances were better described, based on the cumulative importance curves.

Data analyses were performed with R programming software R.5.1 (R Core Team 2018), using “vegan” package (Version 2.5.4, Oksanen et al., 2019) for statistical analysis, the “gradientForest” (Version 0.1-17, Ellis et al., 2012) and “extendedForest” (Version 1.6.1, Ellis et al., 2012) packages for modeling the PFAs.

## Results

### Spatio-Temporal Change of Local and RSOC Variables

PCA analysis indicated that the local variables varied between sites and campaigns. Campaign#1 was characterized by a higher water transparency at GRT, while cross-shelf wind and SST were more important at ANA (**Online Resource 2**). For campaign#2, no clear spatial variation was observed.

Concerning the remotely sensed oceanic conditions (RSOC), their pattern differed significantly among campaigns (**Fig.2c** and **Online Resource 3**). The Chla and the SST (**Fig.2b** and **Fig.2c**) were significantly higher (ANOVA,  $p < 0.01$ ) during campaign#1 (average  $\pm$  SD of  $0.24 \pm 0.06 \text{ mg m}^{-3}$  and  $28.06 \pm 1.03 \text{ }^\circ\text{C}$ , respectively) than during campaign#2 (average of  $0.18 \pm 0.04 \text{ mg m}^{-3}$  and  $27.20 \pm 1.01 \text{ }^\circ\text{C}$ , respectively). In terms of Chla concentrations, campaign#2 was characterized by a high number of observations exceeding  $0.5 \text{ mg m}^{-3}$  in February, while only one observation exceeded this value during campaign#1 for the same month. Differences between campaigns were also observed for the onshore winds speed (Wind\_U, **Fig.2b** and **Fig.2c**) that was significantly lower (ANOVA,  $p < 0.01$ ) in campaign#1 (average:  $1.04 \pm 0.27 \text{ m s}^{-1}$ ) than in campaign#2 ( $1.29 \pm 0.27 \text{ m s}^{-1}$ ). The alongshore wind (Wind\_V) consisted mostly of northerly wind that blew at an average of  $1.06 \pm 0.50 \text{ m s}^{-1}$  during campaign#1 and  $0.79 \pm 0.50 \text{ m s}^{-1}$  only during campaign#2. During campaign#1, up to 60% of currents flew offshore (with an average speed of  $0.04 \pm 0.02 \text{ m s}^{-1}$ ) and 40% were onshore (average:  $0.02 \pm 0.004 \text{ m s}^{-1}$ ). During campaign#2, currents flew entirely onshore (average:  $0.03 \pm 0.03 \text{ m s}^{-1}$ ).

During campaign#1, over 80% of alongshore currents were southward (with an average speed of  $0.12 \pm 0.06 \text{ m s}^{-1}$ ), while this percentage dropped to around 67% for campaign#2 (average:  $0.09 \pm 0.06 \text{ m s}^{-1}$ ). Only 20% of currents were northward for campaign#1 (with a steady speed of  $0.30 \text{ m s}^{-1}$ ) and about 33% only for campaign 2 (average:  $0.07 \pm 0.02 \text{ m s}^{-1}$ ).

### **Spatial Characteristics of the Benthic Substrate**

The characteristics of the benthic substrate at GRT and ANA sites were different (PERMANOVA test,  $R^2 = 0.30$ ,  $p < 0.01$ , **Fig.3b**). SIMPER analysis revealed that this dissimilarity was mainly due to macroalgae constituting 52% of the benthic substrate in ANA but ~5% only at GRT (**Fig.3a** and **Online Resource 4**). The higher coverage by live coral (~18%) and sand (~42%) at GRT against ~11% and ~19%, respectively, also contributed to the dissimilarity in the characteristics of the benthic substrate between the two sites (**Fig.3a** and **Online Resource 4**).

### **Spatio-Temporal Variability in Presettlement Fish Assemblages**

A total of 165 species belonging to 42 families were collected during the two sampling campaigns, with 99 species caught at GRT and 96 at ANA. About 60 species from 20 families had an occurrence greater than 3%, with 46 species for GRT and 51 species for ANA. At GRT, the most frequent species were *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084], *Dascyllus trimaculatus*, and *Apogonichthys perdis* during campaign#1, *A. perdis*, *Pomacentrus trilineatus*, and *Petroscirtes* [BOLD:AAE6131] during campaign#2 (**Online Resource 5**). At ANA, the most frequent species were *Chaetodon auriga*, *D. trimaculatus*, and *Lutjanus fulviflamma* during campaign#1, *C. auriga*, *A. perdis*, and *Chromis viridis* during campaign#2 (**Online Resource 5**). At GRT, the most abundant species were *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084], *A. perdis* and *Nectamia* [BOLD:AAL9262] during campaign#1, *Lethrinus mahsena*, *Ostorhinchus* [BOLD:AAC2084], and *A. perdis* during campaign#2 (**Online Resource 6**). At ANA, the most abundant species were *Siganus sutor*, *Lethrinus* [BOLD:AAB0511], and *L. fulviflamma* during campaign#1, *Lethrinus mahsena*, *C. viridis*, and *C. auriga* during campaign#2 (**Online Resource 6**). The difference in terms of the most frequent and abundant species reflects the dissimilarity of presettlement fish assemblages between sites and campaigns, a difference that was confirmed by the MDS analyses (**Online Resource 7, Online Resource 8**). The results of PERMANOVA tests show that these differences were significant at  $p < 0.01$ .

### **Relative Contribution of the Three Types of Explanatory Variables on PFAs**

The result of Gradient Forest analyses indicates that the variations of presettlement fish assemblages (PFAs) were not explained by the characteristic of the benthic substrates. Indeed, the  $R^2$  value corresponding to habitat variables was only 0.06 for ANA (**Table.1**) and explained the variations of *S. sutor* only. For GRT site, the  $R^2$  value was more important, reaching 0.35, but it explained the variation of *Fistularia commersonii* abundances only. Therefore, the characteristics of the benthic substrate were excluded from subsequent analyses.

The variables measured locally during sampling (i.e. local variables) were also not relevant in explaining the PFAs at GRT site ( $R^2_{\text{max.}}=0.11$ ,  $R^2_{\text{aver.}}=0.05$ ), and at ANA site ( $R^2_{\text{max.}}=0.21$ ,  $R^2_{\text{aver.}}=0.09$ , **Table.1**).

Compared to the characteristics of the benthic substrate and the local variables, the remotely sensed oceanic conditions (RSOC) explained better the structuration of the PFAs with  $R^2_{\text{aver.}}=0.22$  for GRT and 0.34 for ANA during campaign#1 and  $R^2_{\text{aver.}}=0.18$  for GRT and 0.32 for ANA during campaign#2 (**Table.2**). Interestingly, based on these “ $R^2_{\text{aver.}}$ ” RSOC appeared to explain only a low part of the variations of the explained PFAs for GRT, while about a moderate part for ANA.

### **Spatio-Temporal Variability of RSOC Contribution**

The species for which the abundances were better explained by RSOC differed between campaigns and between sites for a given campaign (**Fig.4**). The number of species for which the abundances were better described by RSOC was higher during campaign#2 (**Fig.4f and h**) than during campaign#1 (**Fig.4b and d**). Moreover, the number of species for which the abundance was better described were also more important in ANA with nine species during campaign#1 (**Fig.4d**) and 13 species during campaign#2 (**Fig.4h**) than in GRT with four and seven species respectively (**Fig.4b and Fig.4f**). At GRT, *Chromis viridis* and *C. auriga* were the species for which the abundances were better described in campaign#1 (**Fig.4b**) while it was *L. mahsena* and *C. petersii* in campaign#2 (**Fig.4f**). At ANA site, the species for which the abundances were better described were different among campaigns, except for *L. fulviflamma* which was always among the species for which the abundances were better described by RSOC (**Fig.4d and Fig.4h**).

The rank and importance of the explanatory variables (based on  $R^2$  weighted importance) varied between years and sites. During campaign#1, Chla and the northerly Wind\_V were the most important explanatory variables of presettlement fish assemblages (PFAs) at GRT and ANA sites (**Fig.4a and c**), Current\_V also being among the most important explanatory variables at

ANA (**Fig.4c**). For campaign#2, five explanatory variables appeared to be the most important, but the rank of these explanatory variables differed at each site (**Fig.4e** and **g**).

### **RSOC Threshold for Presettlement Fish Assemblages**

For campaign#1, three important RSOC variables presented thresholds for the PFAs at ANA, and up to five at GRT. The PFAs appeared to be better described by Chla when concentrations were lower than  $0.24 \text{ mg m}^{-3}$  or greater than  $0.27 \text{ mg m}^{-3}$ . The PFAs also appeared to be better described by the northerly Wind\_V when its speed was between  $0.8$  and  $1.4 \text{ m s}^{-1}$  for the two sites, and when the speed of southward Current\_V was between  $0$  and  $0.1 \text{ m s}^{-1}$  and northward Current\_V superior to  $0.05 \text{ m s}^{-1}$  at ANA site only (**Online Resource 9**). For campaign#2 at GRT site, the PFAs were better described by northerly Wind\_V when its speed was lower than  $0.5 \text{ m s}^{-1}$  or greater than  $1.2 \text{ m s}^{-1}$ , by northward Current\_V when its speed was between  $0$  and  $0.065 \text{ m s}^{-1}$ , by onshore current\_U greater than  $0.03 \text{ m s}^{-1}$ , by westerly wind\_U when its speed was lower than  $1.1$  or greater than  $1.5 \text{ m s}^{-1}$ , and by SST when values were lower than  $26.5^\circ\text{C}$  or between  $27.75$  to  $28.25^\circ\text{C}$  (**Online Resource 9**). At ANA site, the PFAs were better described by SST when lower than  $26.5^\circ\text{C}$  or higher than  $28.25^\circ\text{C}$ , by westerly wind\_U when its speed was greater than  $1.5 \text{ m s}^{-1}$ , by northerly Wind\_V greater than  $1.2 \text{ m s}^{-1}$ , onshore current\_U greater than  $0.035 \text{ m s}^{-1}$ , southward Current\_V greater than  $0.1 \text{ m s}^{-1}$  and northward Current\_V between  $0$  and  $0.05 \text{ m s}^{-1}$  (**Online Resource 9**).

### **RSOC Thresholds for Species**

During campaign#1, significant thresholds of the northerly wind speed and Chla for the species for which the abundances were better were clearly detected for both sites. The northerly wind speed influenced all the species for which the abundances were better described at the two sites when it blew below  $1.2 \text{ m s}^{-1}$  (**Fig.5a** and **b**). The Chla explains more the variation of abundances of *C. viridis* at GRT site (**Fig.5a**), and *S. sutor*, *Pomacentrus trilineatus*, and *L. fulviflamma* at ANA site when values were over  $0.29 \text{ mg m}^{-3}$  (**Fig.5b**). For the five species for which the abundances were better described at ANA site, a common threshold of northward currents speed at  $0.12 \text{ m s}^{-1}$  was detected during campaign#1 (**Fig.5b**).

For campaign#2, no clear common threshold was observed for the two species for which the abundances were better described at GRT site (**Fig.5c**) or for the five species for which the abundances were better described at ANA (**Fig.5d**). GF models detected some specific thresholds only. For ex., abundances of *L. mahsena* caught at GRT site and abundances of *Sphyraena barracuda* and *L. fulviflamma* caught in ANA site were higher when onshore wind

was  $>1.65 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . At ANA site, abundances of *L. notatus* were higher when onshore currents were over  $0.06 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ .

## **Discussion**

To our knowledge, this study is one of the first describing the structure of tropical presettlement fish assemblages (PFAs) based on accurate species identification obtained through DNA barcoding, and using a) Gradient Forest (GF), one the most robust exploratory machine learning technique, and b) remotely sensed oceanic conditions (RSOC) observed before sampling (i.e. past-day RSOC). The results of GF analyses highlighted the importance of past-day RSOC in explaining the PFAs compared to information recorded during sampling or the characteristics of the benthic substrate.

### **RSOC: More Useful for Explaining the PFAs**

In the present study, the PFAs differed significantly among sites. Such differences in PFAs between GRT and ANA had already been observed by Jaonalison et al. (2016). These authors hypothesized that the spatial differences of PFAs might be explained by the characteristics of the benthic substrate as such link had been clearly defined for post-settlement stage by Levin et al. (1997). Although the characteristics of the benthic substrate were different between the two sites, GF analyses demonstrated that they were of low importance for explaining the PFAs structure. This weak relationship between the characteristics of the benthic substrate and PFAs structure may suggest the water masses characteristics play an important role for PFAs. Using Canonical Correspondence Analysis (CCA), Chen et al. (2018) found that the larval fish assemblages collected with plankton nets in northern South China Sea can be defined by water mass characteristics, mainly SST and sea surface salinity. In the current study, the water masses characteristics differed among sites. In ANA, the water masses corresponded to a more coastal environment under the influence of the nearby Onilahy River with salinities varying from 31.5 to 35.7 (Jaonalison et al. in review). Oppositely, at GRT the water masses were less variable and more similar to oceanic water conditions due to the important tidal inflow that regularly renews lagoonal water masses (Chevalier et al. 2015). Although water masses characteristics have been found to explain the spatial differences in abundances (N) of presettlement fish (Jaonalison et al. in review), they appeared to be less important for explaining PFAs structure in the current study. Indeed, GF models obtained using locally recorded variables had the goodness of fit varying between 5 and 9% only.

The remotely sensed oceanic conditions (RSOC) appeared to be the most important variables explaining the observed presettlement fish assemblages (PFAs) - reflecting the importance of coastal oceanic conditions in nearshore area for shaping PFAs. Out of the 60 species for which presettlement stage occurrence was more than 3%, the abundances of 23 species only were explained by gradient forest based on RSOC. Among these 23 species, 15 were among the most frequent species observed in the both sites but the eight others (*Abudefduf vaingiensis*, *Canthigaster petersii*, *Dascyllus abudafar*, *Fowleria* [BOLD:AAD8726], *Lutjanus notatus*, *Paramonacanthus pusillus*, *Pomacentrus agassizi*, and *Sphyraena barracuda*) were not among the most frequent species. Thus, the occurrence of a species does not appear to be the main parameter making its abundances better described by gradient forest. Moreover, the abundances of species belonging to Blenniidae, Caesionidae, Fistularidae, Holocentridae, Ostracidae, Plesiopidae, Pomacanthidae, Scorpaenidae, and Syngnathidae were not described by GF models although some of them such as *Caesio caerulea*, *Fistularia commersonii* were among the most frequent species in the samples.

### **Spatial and Interannual Variabilities of GF Model Goodness of Fit Based on RSOC**

The goodness of fit of the GF models based on RSOC, and the species for which the abundances were better described by the GF models differed between sites and years. The spatial variability could be linked to the difference in PFAs structure among sites as species may respond differently to environmental conditions. Surprisingly, the number of species for which the abundances were better described and the goodness of fit of models based on RSOC were always higher at ANA although this site appeared to be a more variable environment due to the influence of the nearby Onilahy River (Jaonalison et al. in review). This result suggests that other characteristics of coastal water masses not recorded in this present study may play an important role. Some previous studies have emitted the hypothesis that coastal waters could present better feeding conditions for presettlement fish than open waters (Nagelkerken et al. 2001; Cocheret de la Morinière et al. 2002). In New Caledonia, the biomass of zooplankton has been observed to be strongly influenced by terrigenous inputs from rivers due to their high concentrations of particulate organic matter (Le Borgne et al. 1989). These findings led Carassou et al. (2010) to suggest that terrigenous inputs may provide best feeding conditions to presettlement fish in areas influenced by nearby rivers. The highest number of species for which the abundances were better described at ANA site could be thus linked to the best feeding conditions of presettlement fish in ANA (i.e. in coastal water masses) than at GRT site (i.e. in open water mass). Concerning the interannual variability of the PFAs and of the species for

which the abundances were better described, both appeared to be associated to the importance rank of Chla. Indeed, Chla was the highest explanatory variables for PFAs during campaign#1 when it presented an average concentration of  $0.24 \pm 0.06 \text{ mg m}^{-3}$ , and the lowest explanatory variables during campaign#2 with an average concentration of  $0.18 \pm 0.04 \text{ mg m}^{-3}$ . In New Caledonia, the Chla concentration measured at the moment of sampling was found to be the main factor determining the spatial structure of PFAs (Carassou et al. 2008). High Chla concentrations are known to provide the main food source for zooplankton (Chassot et al. 2010). Thus, food availability for fish larvae, induced by high Chla, could be the main factor determining both the spatial and interannual variability of PFAs in tropical areas. This seems logical as a higher food availability increases the survival of pre-settlement fish (Olivar et al. 2010) and allow them to efficiently resist predation (Owen et al. 1989). These findings also give some insight to the tolerance of fish larvae to food availability, or to the dependency of their preys to primary production. In this present study, *S. sutor* was among the species for which the abundances were better described during campaign#1 when Chla concentrations were high. The abundances of Siganidae larvae were also linked to high Chla concentration in New Caledonia coastal waters (Carassou et al. 2008). Oppositely, during campaign#2 Chla concentrations were generally low, except in February, but the abundances of Sphyraenidae (*Sphyraena barracuda*), Lutjanidae (*L. fulviflamma* and *L. notatus*) and Apogonidae (*A. perdis*) were highly explained. This suggests these species consume preys that are not directly linked to primary production.

Based on criteria applied by Roubéix et al. (2017) for significant threshold selection, three significant thresholds were clearly defined during campaign#1 only:  $0.29 \text{ mg m}^{-3}$  for Chla,  $1.2 \text{ m s}^{-1}$  for northerly alongshore wind speed, and  $0.12 \text{ m s}^{-1}$  for northward alongshore current in (Fig.5). In contrast, no clear thresholds were detected during campaign#2 characterized by an important number of observations with Chla concentration exceeding  $0.5 \text{ mg m}^{-3}$  in February (Online Resource 3). This highly skewed distribution of the values of Chla during campaign#2 may explain the absence of correlation between this parameter and the PFAs. The fact that high concentrations of Chla occurred in February during campaign#2 suggests they were induced by tropical storms that were more frequent than during campaign#1 according to Météo France Océan Indien (2017). Indeed, tropical storms are known to increase the Chla concentrations (Lin et al. 2003). Moreover, a significant reduction of the average SST was also observed during campaign#2 compared to campaign#1. Strong winds associated to tropical storm have been demonstrated to decrease SST (Price et al. 2008) from a minimum of  $1^\circ$  (Cione et al. 2000) to

a maximum of  $9^\circ$  (Lin et al. 2003). The cold surface water related to such storms can extend to hundreds of kilometres (Emanuel 2001), and the return to initial conditions can take between 5 and 30 days (Dare and McBride 2011). While inducing lower SST, tropical storms may weaken (Morsink 2018), or delay (Reynalte-Tataje et al. 2012), the reproductive activity of some fish species. Moreover, tropical storms may also induce eggs and larvae drifting away as no fish larvae can swim against the maximum water current  $\sim 1 \text{ m s}^{-1}$  (Fisher 2005), i.e. observed during a tropical storm.

### **Research Improvements and Perspectives**

In conclusion, this work highlighted the complexity of predicting PFAs in the future as their structure appeared to depend mainly on Chla concentrations and hydrodynamic conditions that can dramatically change from year to year. Moreover, the eventual influence of tropical storms on Chla concentrations and hydrodynamic conditions reinforces this complexity and explains the non-consistency of gradient forest results. Two years of survey does not seem sufficient for obtaining a consistent output and not useful for getting insights about interannual variability. According to Brodeur et al. (2008), at least ten years of data are needed to detect a significant change in PFAs. This period of time could be sufficient for addressing interannual variability in PFAs structure (Koslow and Wright 2016) and to document the effects of El Nino and La Nina events as well as those of tropical storms.

In parallel with the acquisition of longer time series of presettlement fish, forecasting Chla concentrations appears to be among the important steps to avoid the difficulty in predicting PFAs. Forecasting the Chla seems, however, a challenging step in a complex marine system as its concentration linked to the hydrodynamic conditions. The Wavelet-transform and Artificial Neural Network (WANN) appeared to be a promising method for forecasting the Chla concentration 1 month ahead in South San Francisco Bay (Rajaei and Boroumand 2015) using time series data from 1994 to 2013. The performance of this approach to predict the target variable with high accuracy was confirmed by Alizadeh et al. (2017). However, the forecast should be initially conditioned by silica, dissolved iron, nitrate, and forcing data including zonal and meridional wind stress, SST and shortwave radiation (Rousseaux and Gregg 2017). Most of this information remain to be acquired in Western Indian Ocean region.

### **References**



- Alizadeh MJ, Kavianpour MR, Kisi O, Nourani V (2017) A new approach for simulating and forecasting the rainfall-runoff process within the next two months. *J Hydrol* 548:588–597
- Anderson MJ (2017) *Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA)*. Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. American Cancer Society, pp 1–15
- Brodeur R, Peterson W, Auth T, Soulen H, Parnel M, Emerson A (2008) Abundance and diversity of coastal fish larvae as indicators of recent changes in ocean and climate conditions in the Oregon upwelling zone. *Mar Ecol Prog Ser* 366:187–202
- Carassou L, Le Borgne R, Rolland E, Ponton D (2010) Spatial and temporal distribution of zooplankton related to the environmental conditions in the coral reef lagoon of New Caledonia, Southwest Pacific. *Mar Pollut Bull* 61:367–374
- Carassou L, Ponton D, Mellin C, Galzin R (2008) Predicting the structure of larval fish assemblages by a hierarchical classification of meteorological and water column forcing factors. *Coral Reefs* 27:867–880
- Chassot E, Bonhommeau S, Dulvy NK, Mélin F, Watson R, Gascuel D, Pape OL (2010) Global marine primary production constrains fisheries catches. *Ecol Lett* 13:495–505
- Chen L-C, Lan K-W, Chang Y, Chen W-Y (2018) Summer Assemblages and Biodiversity of Larval Fish Associated with Hydrography in the Northern South China Sea. *Mar Coast Fish* 10:467–480
- Chevalier C, Devenon J-L, Rougier G, Blanchot J (2015) Hydrodynamics of the Toliara Reef Lagoon (Madagascar): Example of a Lagoon Influenced by Waves and Tides. *J Coast Res* 31:1403–1416
- Cione JJ, Molina P, Kaplan J, Black PG (2000) SST time series directly under tropical cyclones: Observations and implications. Preprint 24th Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology Fort Lauderdale, FL, Amer Meteor Soc, 1A1
- Clarke KR, Warwick RM, Laboratory PM (1994) *Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council : Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK

- Cocheret de la Morinière E, Pollux BJA, Nagelkerken I, van der Velde G (2002) Post-settlement Life Cycle Migration Patterns and Habitat Preference of Coral Reef Fish that use Seagrass and Mangrove Habitats as Nurseries. *Estuar Coast Shelf Sci* 55:309–321
- Collet A, Durand J-D, Desmarais E, Cerqueira F, Cantinelli T, Valade P, Ponton D (2018) DNA barcoding post-larvae can improve the knowledge about fish biodiversity: an example from La Reunion, SW Indian Ocean. *Mitochondrial DNA Part A* 29:905–918
- Cooke A, Ratomahenina, Ranaivosoin E, Razafindraibe H (2000) Madagascar. In Sheppard C R C (ed) *Seas at the millennium: an environmental evaluation: 2. Regional chapters: The Indian Ocean to The Pacific*, 2<sup>nd</sup> edn, Pergamon, Amsterdam, pp 113–131
- Dare RA, McBride JL (2011) Sea Surface Temperature Response to Tropical Cyclones. *Mon Weather Rev* 139:3798–3808
- Dumas P, Bertaud A, Peignon C, Léopold M, Pelletier D (2009) A “quick and clean” photographic method for the description of coral reef habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 368:161–168
- Ellis N, Smith SJ, Pitcher CR (2012) Gradient forests: calculating importance gradients on physical predictors. *Ecology* 93:156–168
- Emanuel K (2001) Contribution of tropical cyclones to meridional heat transport by the oceans. *J Geophys Res Atmospheres* 106:14771–14781
- Ferrier S, Guisan A (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *J Appl Ecol* 43:393–404
- Fisher R (2005) Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. *Mar Ecol Prog Ser* 285:223–232
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:557–581
- Hsieh C, Reiss C, Watson W, Allen MJ, Hunter JR, Lea RN, Rosenblatt RH, Smith PE, Sugihara G (2005) A comparison of long-term trends and variability in populations of

- larvae of exploited and unexploited fishes in the Southern California region: A community approach. *Prog Oceanogr* 67:160–185
- INSTAT, ICF M (2010) Enquête Démographique et de Santé de Madagascar 2008-2009. 474
- IOTC SC (2009) Madagascar National Report. 13
- Jaonalison H, Mahafina J, Ponton D (2016) Fish post-larvae assemblages at two contrasted coral reef habitats in southwest Madagascar. *Reg Stud Mar Sci* 6:62–74
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput Geosci* 32:1259–1269
- Koslow JA, Davison PC (2016) Productivity and biomass of fishes in the California Current Large Marine Ecosystem: Comparison of fishery-dependent and -independent time series. *Environ Dev* 17:23–32
- Koslow JA, Wright M (2016) Ichthyoplankton sampling design to monitor marine fish populations and communities. *Mar Policy* 68:55–64
- Le Borgne R, Blanchot J, Charpy L (1989) Zooplankton of tikehau atoll (Tuamotu archipelago) and its relationship to particulate matter. *Mar Biol* 102:341–353
- Levin PS, Chiasson W, Green JM (1997) Geographic differences in recruitment and population structure of a temperate reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 161:23–35
- Lin I, Liu WT, Wu C-C, Wong GTF, Hu C, Chen Z, Liang W-D, Yang Y, Liu K-K (2003) New evidence for enhanced ocean primary production triggered by tropical cyclone. *Geophys Res Lett* 30:1718
- Lockwood SJ, Nichols JH, Dawson WA (1981) The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus* L.) spawning stock size by plankton survey. *J Plankton Res* 3:217–233
- Mahafina J (2011) Perception et comportement des pêcheurs pour une gestion durable de la biodiversité et de la pêche récifale du Sud-Ouest de Madagascar. Thèse de Doctorat en Cotutelle, Université de La Réunion et Université de Toliara

- Météo France Océan Indien (2017) Bilan des activités cycloniques - bassin Sud-ouest de l'Océan Indien. <http://www.cycloneoi.com/archives-blog/cyclone/2016-2017-une-nouvelle-saison-cyclonique-peu-active.html>
- Morsink K (2018) Hurricanes, Typhoons, and Cyclones. <http://ocean.si.edu/planet-ocean/waves-storms-tsunamis/hurricanes-typhoons-and-cyclones>
- Nagelkerken I, Kleijnen S, Klop T, van den Brand R, de la Morinière E, van der Velde G (2001) Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Mar Ecol Prog Ser* 214:225–235
- Nichols JH, Bennett DB, Symonds DJ, Grainger R (1987) Estimation of the stock size of adult *Nephrops norvegicus* (L.) from larvae surveys in the western Irish Sea in 1982. *J Nat Hist* 21:1433–1450
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) Community Ecology Package, Version 2.5.4, 1-297
- Olivar MP, Emelianov M, Villate F, Uriarte I, Maynou F, Álvarez I, Morote E (2010) The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fish Oceanogr* 19:209–229
- Owen RW, Lo NCH, Butler JL, Theilacker GH, Alvariño A, Hunter JR, Watanabe Y (1989) Spawning and Survival Patterns of Larval Northern Anchovy, *Engraulis mordax*, in Contrasting Environments-A Site-Intensive Study. *Fish Bull Wash DC* 1971 87:673–688
- Price JF, Morzel J, Niiler PP (2008) Warming of SST in the cool wake of a moving hurricane. *J Geophys Res* 113:C07010
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rajae T, Boroumand A (2015) Forecasting of chlorophyll-a concentrations in South San Francisco Bay using five different models. *Appl Ocean Res* 53:208–217

- Reynalte-Tataje DA, Zaniboni-Filho E, Bialetzki A, Agostinho AA (2012) Temporal variability of fish larvae assemblages: influence of natural and anthropogenic disturbances. *Neotropical Ichthyol* 10:837–846
- Roubeix V, Daufresne M, Argillier C, Dublon J, Maire A, Nicolas D, Raymond J-C, Danis P-A (2017) Physico-chemical thresholds in the distribution of fish species among French lakes. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 418:1–14
- Rousseaux CS, Gregg WW (2017) Forecasting Ocean Chlorophyll in the Equatorial Pacific. *Front Mar Sci* 4:236
- Smith JA, Miskiewicz AG, Beckley LE, Everett JD, Garcia V, Gray CA, Holliday D, Jordan AR, Keane J, Lara-Lopez A, Leis JM, Matis PA, Muhling BA, Neira FJ, Richardson AJ, Smith KA, Swadling KM, Syahailatua A, Taylor MD, van Ruth PD, Ward TM, Suthers IM (2018) A database of marine larval fish assemblages in Australian temperate and subtropical waters. *Sci Data* 5:180207
- Takahashi M, Watanabe Y (2004) Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Mar Ecol Prog Ser* 266:227–238

## Figures captions

**Fig.1** Sampling sites (black dots) with GRT: Great Barrier Reef of Toliara and ANA: Anakao Reef. The dotted rectangle corresponds to the extraction area for the remotely sensed oceanic conditions

**Fig.2** PCA of remotely sensed oceanic conditions. With a) percentage of variance for each dimension, b) factor variables, c) PC1-PC2 plane with black dots for campaign#1 and yellow dots for campaign#2

**Fig.3** Distribution of the characteristics of benthic substrate of coral reef habitat in GRT (blue bars and dots) and ANA (pink bars and dots), with a) barplot of the percentage cover of the characteristics of benthic substrate and b) ordination of the characteristics of benthic substrate with multidimensional scaling (MDS) ordination

**Fig.4** Gradient forest results for GRT (a, b, e, and f) and ANA (c, d, g, and h) with the overall importance  $R^2$  of RSOC variables (a and c for campaign#1 and e and g for campaign#2), and the ranked goodness-of-fit  $R^2$  for the explained PFAs (b and d for campaign#1 and f and h for campaign#2). Species with  $R^2 \leq 0$  are not represented

**Fig.5** Interannual and spatial variability of accuracy importance (based on  $R^2$  value) of the most important explanatory variables (in decreasing importance) for each of the top species for which the abundances were better described (in decreasing order) with a and b for GRT and ANA during campaign#1 and c and d for GRT and ANA during campaign#2. The thresholds (Thres.) values were obtained from **Online Resource10** for campaign#1, and **Online Resource11** for campaign#2. Dash (-) denotes the absence of thresholds and the arrows relate to the direction of wind and currents vectors

## Caption for supplementary materials

Spatial and Interannual Variability of Presettlement Tropical Fish Assemblages Explained by Remote Sensing Oceanic Conditions

Submitted to : Estuaries and Coasts

*Henitsoa Jaonalison\**, *Jean-Dominique Durand*, *Jamal Mahafina*, *Hervé Demarc*, *Raphaël Lagarde*, *Dominique Ponton*

\* Corresponding author: Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara, Rue Dr. Rabesandratana – Toliara 601 – Madagascar. [jaonasat@gmail.com](mailto:jaonasat@gmail.com); +261342775130

**Online resource1** Description of the explanatory variables

**Online resource2** PCA of local variables. With a) percentage of variance for each dimension, b) factor variables, c) PC1-PC2 plane with black dots for campaign#1 and yellow for campaign#2. Each point corresponds to the environmental record per site and per month. The points near the blue point were recorded at GRT, while those surrounding the pink one were from ANA site

**Online resource3** Interannual variability of the remotely sensed oceanic conditions for each month of sampling. The lower and upper boundaries of the boxes correspond to the 25th and 75th percentile, respectively. The horizontal lines within the box correspond to the median values and the vertical lines show the range of values that fall within 1.5 times the interquartile range individual points correspond to values outside three times of the interquartile range

**Online resource4** Contribution of each characteristic of the benthic substrates based on SIMPER test, with Av. contrib: average contribution in each site (GRT and ANA)

**Online resource5** Occurrence of the first 20 most-occurring fish species observed at GRT during campaign#1 (a) and campaign#2 (c) and ANA site during campaign#1 (b) and campaign#2 (d)

**Online resource6** Log-transformed abundances of the 20 most-abundant fish taxa observed at GRT for campaign#1 (a) and campaign#2 (c) and ANA site for campaign#1 (b) and campaign#2 (d)

**Online resource7** Multidimensional scaling enlightening the spatial variability of the presettlement fish assemblages, a) for both campaigns together, b) for campaign#1, and c) for campaign#2 with blue points for GRT and pink points for ANA. The variability of presettlement fish assemblages along each axis is displayed in boxplots

**Online resource8** Multidimensional scaling enlightening the interannual variability of the presettlement fish assemblages, a) for GRT, b) for ANA with yellow triangles corresponding to campaign#1 (C1) and black circles to campaign#2 (C2). The variability of presettlement fish assemblages along each axis is displayed in boxplots

**Online resource9** Thresholds (outlined by the red arrows) for the explained presettlement fish assemblages corresponding to the range of value of the ratio of densities (blue full line) superior to the ratio=1 (blue dashed line), the black and pink full line denote the density of splits and the density of data, respectively. Y axis correspond to “Densities”

**Online resource10** Cumulative importance curves ( $R^2$ ) for remotely sensed oceanic conditions in both sites for campaign#1, in order of overall importance, showing contrasting compositional responses along explanatory variable gradients among species. The highest values attained (at the right of each curve) are the contribution to  $R^2$  from each explanatory variables as observed in **Fig.5**

**Online resource11** Cumulative importance curves ( $R^2$ ) for remotely sensed oceanic conditions in both sites for campaign#2, in order of overall importance, showing contrasting compositional responses along explanatory variable gradients among species. The highest values attained (at



the right of each curve) are the contribution to  $R^2$  from each explanatory variable as observed in **Fig.5**